А. Ш. ДАВИТАШВИЛИ

# КУРС ПАЛЕОНТОЛОГИИ

ГОСГЕОЛТЕХИЗДАТ

## ОПЕЧАТКИ

| *Стр.* | *Строка* | *Напечатано* | *Следует читать* |
|---|---|---|---|
| 85 | Рис. 94, первая вертикальная полоса слева | Scyphozoa | Ctenophora (?) |
| 175 | Рис. 252, подпись | Trigonia bronni. | Trigonia subundulata. |
| 245 | Рис. 407, подпись | Actinocama. | Actinocamax |
| 263 | Рис. 429, подпись | Megalaspsis | Megalaspis |
| 379 | 3 св. | *Ares* | *Aves* |
| 499 | Рис. 753, подпись | Cordailes. | Cordaites. |
| 521 | Рис. 781, подпись | жилкованием. | и параллельным жилкованием. |
| 554 | 15 сн. | гидрогеологического | гидрологического |

Л. Ш. ДАВИТАШВИЛИ
Московский нефтяной институт имени акад. И. М. Губкина

56(4/9)

# КУРС ПАЛЕОНТОЛОГИИ

*Утверждено Всесоюзным Комитетом по делам высшей школы при СНК СССР в качестве учебника для геолого-разведочных, нефтяных и горных вузов*

Инв. № 2450

БИБЛИОТЕКА
Геологического Ин-та
Акад. Наук СССР

Институт Геологических Наук Академии Наук СССР
Библиотека

ГОСТОПТЕХИЗДАТ
ГОСУДАРСТВЕННОЕ НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
НЕФТЯНОЙ И ГОРНО-ТОПЛИВНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
МОСКВА 1941 ЛЕНИНГРАД

56
Д—13

## АННОТАЦИЯ

Книга Л. Ш. Давиташвили «Курс палеонтологии» является учебником для геолого-разведочных институтов и геолого-разведочных факультетов горно-геологических институтов. Основная цель книги — дать учащимся, на основе достаточно обильного фактического материала, четкое знание методов палеонтологического исследования и научить студентов пользоваться палеонтологическими данными для разрешения вопросов исторической геологии и эволюционной биологии.

Особое внимание уделяется вопросам дарвинизма в палеонтологии.

# ПРЕДИСЛОВИЕ

Эта книга представляет собою учебник, предназначенный преимущественно для геолого-разведочных институтов и геолого-разведочных факультетов горно-геологических институтов. От моей «Палеонтологии», вышедшей двумя изданиями в 1933 и 1936 гг., «Курс палеонтологии» отличается прежде всего значительно бóльшим объемом. Сходство же между обоими учебниками заключается, главным образом, в одинаковом плане построения книги.

«Курс палеонтологии» имеет своей главной целью дать учащимся, на основе достаточно обильного фактического материала, четкое знание основных методов палеонтологического исследования и научить студентов пользоваться палеонтологическими данными для разрешения вопросов исторической геологии и эволюционной биологии.

Для более подробного изучения систематики ископаемых организмов можно пользоваться «Основами палеонтологии» К. Циттеля (русский перевод под редакцией проф. А. Н. Рябинина) и «Курсом палеоботаники» проф. А. Н. Криштофовича. Палеонтологическая история позвоночных гораздо подробнее, чем в моей книге, изложена в «Палеонтологии позвоночных» А. Ромера (русский перевод опубликован в 1939 г.). Для некоторых читателей, быть может, небезынтересно познакомиться с моей книгой «Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина».

*Л. Давиташвили*

Московский нефтяной институт
им. акад. И. М. Губкина

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ

# ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ЕЕ ЗАДАЧИ

## ГЛАВА I

## ВВЕДЕНИЕ

### Предмет палеонтологии

Палеонтология есть наука об организмах, существовавших на протяжении геологической истории.

Слово «палеонтология» буквально означает «наука о древних существах». Итак, эта наука изучает все организмы, когда-либо жившие на земном шаре, поскольку до нашего времени сохранились какие бы то ни было данные, относящиеся к этим существам.

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

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

Палеонтология изучает все организмы, жившие до нынешнего геологического момента, и их историю. Таким образом, предмет изучения в палеонтологии несравненно обширнее, чем в биологии современных нам существ. Действительно, палеонтология должна изучать строение и систематику древних организмов, происхождение живших когда-то животных и растений; она, далее, должна исследовать их и со всех других сторон, с которых рассматривает организмы биология вообще: со стороны их образа жизни, физиологии и т. д., поскольку это доступно исследованию. В частности, палеонтология должна изучать экологию древних организмов, т. е. отношения этих организмов к окружающей их органической и неорганической среде. Таким образом, разрабатываемые биологией современных организмов методы исследования должны применяться всюду, где это только возможно, и палеонтологией. Выясняемые на основе изучения современных организмов биологические закономерности должны, конечно, учитываться и при палеонтологическом исследовании. В то же время, изучая историческое развитие жизни и его закономерности, палеонтология наравне с биологией современных организмов участвует в разработке теоретических основ биологии, тем самым способствуя развитию знаний не только о вымерших, но и о ныне живущих растениях и животных.

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

Именно с геологией наша наука связана теснейшим образом и в народнохозяйственном отношении. Палеонтология, как это будет ясно из дальнейшего, обслуживает прежде геологию, и в этом именно заключается ближайшая связь палеонтологии с народным хозяйством.

## Окаменелости

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

Согласно этому определению, окаменелостями надо считать и окаменевшие твердые части тела животного, в которых первоначальное вещество более или менее замещено минеральными веществами, и совершенно не измененные раковины, не отличимые по сохранности от раковин ныне живущих животных, и следы ног древних позвоночных и остатки экскрементов животных, и остатки скорлупы яиц птиц и пресмыкающихся, — словом, всякие остатки организмов или даже следы их жизнедеятельности, в той или иной степени сохранившие свою первоначальную форму (рис. 1 и 2).

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

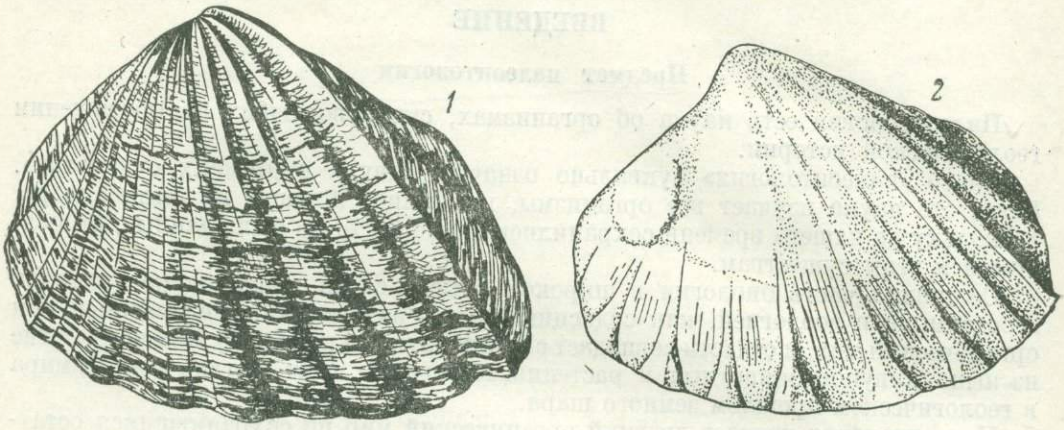



Рис. 1. *Didacna crassellata*:
*1* — раковина; *2* — внутреннее ядро.

Остатки организмов будут называться окаменелостями, или ископаемыми, даже в том случае, если они принадлежат видам, продолжающим существовать и в нынешний геологический период.

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

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

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

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

Наиболее обычный процесс, которому подвергаются остатки животных, — процесс так называемого окаменения (или фоссилизации), при котором различные минеральные вещества, содержащиеся в воде в растворенном состоянии (карбонаты, кремнезем, сернистое железо или другие), проникают во все пустоты и заполняют их или замещают собою вещества, первоначально содержавшиеся в органических остатках. Так, например, известковые раковины могут быть замещены кремнеземом, а кремневые скелеты губок — кальцитом. Процессу окаменения, кроме остатков животных, могут подвергаться и остатки растений (стволы деревьев). Очень часто стволы и другие части растений превращаются в уголь, листья же могут превращаться в тонкие углистые пленки, в которых очень часто сохраняются тончайшие жилки. В некоторых случаях остатки животных, состоящие из хитина, также встречаются в обугленном состоянии (например граптолиты, см. стр. 63).

### Отпечатки и ядра

Значение терминов «отпечаток», «внутреннее ядро» и «внешнее ядро» легко уяснить себе на примере двустворчатых моллюсков. Если после погребения раковины она растворилась, то на ее месте может образоваться полость, стенки которой передают форму этой раковины и представляют собой отпечаток ее наружной поверхности.

Рис. 2. Отпечатки.

*1* — отпечатки ног динозавра на плите из триаса Северной Америки (штат Массачузетс). Одна часть плиты имеет гладкую поверхность, другая—шероховатую. В момент возникновения отпечатков гладкая часть плиты была, очевидно, под водой, а шероховатая находилась уже в области береговой суши. Динозавр шел с берега в мелководную полосу; *2* — *Medusites*, отпечаток устья медузы на песчанике. Кембрий: Немного уменьшено. По Абелю (*1*) и Геннигу (*2*).

При заполнении внутренней полости раковины каким-либо минеральным веществом, например илом, может получиться слепок, или отлив внутренней полости. Если затем известковая раковина была уничтожена вследствие растворения (а это происходит часто в пластах осадков благодаря циркулирующей воде), то остается лишь слепок, который называется внутренним ядром (см. рис. 1 [2]).

Если минеральное вещество осадков заполняет всю полость, образовавшуюся после растворения раковины, то полученный слепок воспроизводит наружную поверхность раковины и потому называется наружным, или внешним, ядром. Таким образом, внутренние и наружные ядра являются образовавшимися в естественных условиях слепками раковин или других частей организмов.

## Значение палеонтологии для исторической геологии

Общепринятое деление геологической истории (см. стр. 10) основано, как известно, на изучении ископаемых флор и фаун. Чем древнее ископаемые фауны и флоры, тем дальше они стоят от нынешних по своему составу и по организации видов, к ним принадлежащих.

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

Не все ископаемые организмы имеют одинаковое значение для определения геологического возраста слоев, из которых они происходят. Некоторые организмы сравнительно мало изменялись на протяжении тех или иных отрезков геологического времени, другие, наоборот, развивались очень быстро (в геологическом смысле).

Некоторые группы организмов представлены различными видами в следующих друг за другом горизонтах. Это обстоятельство обусловливает значение таких форм в качестве руководящих ископаемых. Далее, ценность руководящих окаменелостей тем выше, чем обширнее площадь их распространения в данном горизонте.

Надо, однако, иметь в виду, что противопоставление руководящих ископаемых форм всем прочим организмам, остатки которых встречаются в слоях одного и того же геологического возраста, имеет условный, в значительной мере временный характер и зависит от уровня наших палеонтологических знаний в каждый данный момент. Так, например, лет тридцать назад даже виднейшие специалисты не подозревали, что находимые в слоях меловой системы раковинки микроскопических одноклеточных организмов, называемых фораминиферами (см. стр. 35), могут быть использованы для геологической хронологии этого периода. Тогда эти микроскопические фораминиферы не были, следовательно, руководящими формами. Однако в настоящее время руководящее значение этих форм для геологической хронологии мелового периода установлено с полной несомненностью. Строго говоря, каждая форма, в результате дальнейших успехов палеонтологической и геологической науки, может оказаться руководящей даже для мелких подразделений геологического времени. Для определения же крупных хронологических единиц геологической истории может быть использован каждый хорошо изученный ископаемый организм; следовательно, как это ни парадоксально, по существу каждый вид является в известном смысле более или менее руководящим.

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

Изучение ископаемых может пролить обильный свет на условия образования осадков, в которых погребены эти ископаемые. Например, по присутствию пресноводных моллюсков можно решить, что осадки отложились в пресноводном бассейне; наоборот, морские виды указывают на соленость, близкую к нормальной океанической. Остатки растений указывают на определенные климатические условия. Так, присутствие остатков некоторых двудольных растений, ха-

рактерных для теплого климата, в нижнетретичных отложениях в Гренландии и на севере Якутии указывает на мягкий климат, господствовавший там в нижнетретичное время.

Некоторые животные указывают на определенные климатические условия. Так, современные рифовые кораллы могут успешно развиваться при температуре не ниже 20° С (хотя они могут в течение продолжительного времени переносить и несколько более низкую температуру, — около 18° С). Поскольку формы верхнетретичных рифовых кораллов близки современным, есть основание думать, что распространение этих ископаемых видов также зависело от наличия минимума температуры, близкого к указанному.

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

Наконец, изучение былой жизни должно проливать свет на причины и условия образования угля, нефти, горючих сланцев и некоторых других полезных ископаемых осадочного происхождения, возникавших либо при том или ином участии организмов, либо лишь в присутствии организмов в среде, где развивался или накоплялся материал этих полезных ископаемых.

Значение палеонтологических данных для изучения вопросов исторической геологии будет более подробно рассмотрено в гл. XXVIII.

### Недостатки и достоинства геологической летописи

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

Во-первых, мягкие и нежные части организмов, часто наиболее важные для познания анатомического строения и систематического положения этих организмов, почти никогда не сохраняются. Организмы, лишенные твердых скелетных элементов, крайне редко сохраняются в ископаемом состоянии. При этом надо иметь в виду, что весьма обширные группы различных типов животных совершенно не содержат форм, имеющих части, могущие сохраняться в обычных условиях.

Во-вторых, для того чтобы остатки организмов сохранились и были доступны геологическому и палеонтологическому исследованию, необходим ряд благоприятных обстоятельств. Так, остатки животных могут сохраниться лишь в том случае, если до их разрушения они были погребены под накоплявшимися осадками; там, где не происходит отложение этих последних, остатки организмов не могут сохраниться.

В-третьих, необходимо, чтобы погребенные остатки не были уничтожены последующими процессами, связанными с дальнейшей историей отложений (диагенезом и метаморфизмом).

Далее, ископаемые, содержащиеся в осадках, которые не были подняты до нынешней дневной поверхности, недоступны для палеонтолога или могут сделаться объектом изучения только по образцам пород из более или менее глубоких буровых скважин.

Как мы видим, ряд условий препятствует получению нами окаменелостей для палеонтологического изучения; поэтому трудно рассчитывать получить из слоев земной коры полную летопись развития жизни.

Ч. Дарвин дал замечательный анализ причин этой неполноты геологической летописи в своем «Происхождении видов». Он доказал, что ненахождение той или иной формы (или группы форм) ниже известного горизонта еще не дает нам права утверждать, что эта форма (или эта группа) не существовала ранее данного века; точно так же ненахождение формы (или группы) выше того или иного горизонта еще не дает нам права заключить, что эта форма (или группа) перестала существовать после данного века. В таком смысле надо понимать выдвинутое Дарвином положение, что «положительным указаниям палеонтологии можно

вполне доверять, тогда как отрицательные указания не имеют цены, как это столь часто подтверждалось фактически».

Однако, несмотря на эти трудности, восстановление цельной картины развития организмов вполне возможно, и палеонтология успешно борется с этими трудностями. Преодолению их благоприятствуют следующие обстоятельства.

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

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

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

**Подразделение геологического времени**

| Эры | Периоды | | Эпохи |
|---|---|---|---|
| Кайнозойская | Четвертичный | | Голоцен<br>Плейстоцен |
| | Третичный | Неоген | Плиоцен<br>Миоцен |
| | | Палеоген | Олигоцен<br>Эоцен<br>Палеоцен |
| Мезозойская | Меловой, или мел | | Верхний мел<br>Нижний мел |
| | Юрский, или юра | | Верхняя юра, или мальм<br>Средняя юра, или доггер<br>Нижняя юра, или лейас |
| | Триасовый, или триас | | Верхний триас<br>Средний триас<br>Нижний триас |
| Палеозойская | Пермский, или пермь | | Верхняя пермь<br>Нижняя пермь |
| | Каменноугольный, или карбон | | Верхний карбон<br>Средний карбон<br>Нижний карбон |
| | Девонский, или девон | | Верхний девон<br>Средний девон<br>Нижний девон |
| | Силурийский, или силур | | Верхний силур, или готландий<br>Нижний силур, или ордовиций |
| | Кембрийский, или кембрий | | Верхний кембрий<br>Средний кембрий<br>Нижний кембрий |
| Архейская | | | |

## Геологическая хронология

На стр. 10 помещена таблица геологической хронологии, где указаны эры, периоды и эпохи геологической истории земного шара. Более мелких единиц — веков — здесь мы не даем. Как видно из таблицы, третичный период, в отличие от всех остальных, делится на две части: палеоген и неоген. Эти две части представляют собою как бы «подпериоды» и в свою очередь подразделяются на эпохи. Впрочем, некоторые геологи говорят о палеогеновом и неогеновом периодах, и тогда «третичный период» совершенно выпадает из схемы геологического времени.

ГЛАВА II

# ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ

## 1. Господство веры в неизменяемость видов в биологии додарвиновского периода

Эволюция органического мира есть часть единого процесса исторического развития материи. Когда-то, в весьма отдаленное время, возникли первые живые существа, гораздо более простые, чем любые из нынешних простейших (стр. 35); затем они развивались на протяжении всей геологической истории, давая несметное множество разнообразнейших форм. Огромное бо́льшинство этих форм исчезло, другие сохранились до нашего времени.

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

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

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

Однако успехи биологии и, в частности, палеонтологии поставили сторонников сотворения видов перед непреодолимыми затруднениями. Знаменитый французский ученый Кювье, изучавший ископаемые остатки животных и восстанавливавший их скелеты, убедился в том, что остатки эти принадлежат к родам вымершим, не существующим в нынешней фауне. Исходя из этого, Кювье построил теорию катастроф. Катастрофы, по Кювье, были внезапными революциями в земной коре. Таковы, например, опускания земной коры, за которыми следовал захват континентальных площадей морями. Другие катастрофы вызывали поднятие горных цепей и отступание морей; таким образом осушалось дно моря и создавались новые континентальные площади; по этим площадям могли распространяться наземные фауны, которые переселялись сюда из других областей. Катастрофы, однако, истребляли население отдельных областей, а в некоторых случаях обусловливали уничтожение видов на всем земном шаре. «Теория Кювье о претерпеваемых Землей революциях была революционна на словах и реакционна на деле. На место акта божественного творения она поставила целый ряд подобных творческих актов и сделала из чуда существенный рычаг природы» (Ф. Энгельс, «Диалектика природы», 1933, стр. 91).

Ученик Кювье, А. д'Орбиньи, развивая эту теорию, утверждал, что в течение геологической истории Земли произошло двадцать семь катастроф; после каждой такой катастрофы, уничтожавшей все население земного шара, население последнего восстанавливалось путем нового акта творения. Этот ученый в 1852 г., незадолго до появления книги Дарвина «Происхождение видов» (1859 г.), писал:

«Ничто не может открыть нам тайну, которая связана с последовательными творческими актами эпох органического мира от первой до последней. Действительно, мы видим, что во всех пунктах земного шара сразу, одновременно появляется множество различных существ, принадлежащих всем основным типам животных. . . Как образовалось это множество существ, которые впервые появляются на поверхности земного шара? Что это за творческая сила, имевшая столь необыкновенное всемогущество? Здесь мы должны признаться, что мы лишены всякой возможности ответить на какой-либо из этих великих вопросов. Существуют границы, которые не может преступить человеческий разум,—обстоятельства, при которых человек должен ограничиться признанием фактов, не будучи в состоянии объяснить их. Первое творение обнаруживается в силурийском ярусе. После его уничтожения какой-то геологической причиной, по прошествии значительного промежутка времени, в девонском ярусе имело место второе творение; и двадцать семь раз отдельные акты творения последовательно заселяли всю Землю новыми растениями и животными, вслед за каждым геологическим переворотом, который уничтожал все живое в природе. Таков факт, факт несомненный, но непостижимый, который мы лишь устанавливаем, не пытаясь проникнуть в сверхчеловеческую тайну, его окружающую».

Подобные воззрения высказывал и другой ученик Кювье, Л. Агассиц.

В конце XVIII и в начале XIX в. палеонтология занималась преимущественно накоплением и систематизацией фактического материала.

Одной из главных задач было установление систематического порядка. Наука об организмах пользовалась в то время метафизическим методом, сводящимся в основном к расчленению явлений, к установлению граней, которые признавались неизменными. С этой точки зрения понятны слова Кювье: «Постоянство видов есть необходимое условие для существования научного естествознания».

Но эмпирические данные накапливались, и параллельно с этим подготовлялся переворот в области метода. Метафизическое понимание органического мира, ставящее между явлениями абсолютные неизменные грани, противоречило фактам и уже при д'Орбиньи не могло двигать биологию вперед. В связи с этим уже с конца XVIII, а в особенности в XIX в. отдельные натуралисты (Ламарк, Жоффруа Сент-Илер и другие) приходят к идее об эволюции организмов.

Окончательный крах веры в неизменность видов органического мира связан с моментом выхода в свет в 1859 г. книги Чарлза Дарвина «Происхождение видов». К этому времени описательное естествознание накопило великое множество фактов по систематике и морфологии организмов, а также по палеонтологической истории животных и растений. Наивная история о двадцати семи актах творения всего населения Земли решительно опровергалась этими фактами. Первичное накопление фактов, для которого так много сделали натуралисты додарвиновской эпохи, подготовило торжество эволюционного учения, хотя сами естествоиспытатели, собиравшие и систематизировавшие эти факты, были в большинстве противниками этого учения. Таким образом, победа эволюции тесно связана со всем ходом развития естествознания.

### Теория естественного отбора

Мы не можем дать в этой книге даже самое краткое изложение теории Дарвина. Каждый, приступающий к прохождению курса палеонтологии, должен изучить, если он не сделал этого ранее, классические работы великого дарвиниста К. А. Тимирязева «Чарлз Дарвин и его учение» и «Исторический метод в биологии».

После овладения основами дарвинизма по этим книгам следует перейти к изучению «Происхождения видов» Дарвина. Здесь же мы ограничимся лишь очень сжатым объяснением понятия «естественный отбор».

Естественный отбор есть, по Дарвину, важнейший (но не единственный) фактор, обусловливающий эволюционное развитие всего органического мира. Основная идея теории естественного отбора, в сущности, весьма проста и состоит из моментов, объективное значение которых, действительно, не может быть подвергнуто сомнению.

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

у детей исчезают признаки, существовавшие у родителей. Бывают также колебания в степени развития тех или иных признаков.

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

Было вычислено, какое потомство получится от одного семени хорошо знакомого всем нам растения, одуванчика, в течение 10 лет, при условии, что ни одно семя не погибнет. Оказалось, что десятое поколение, которое должно появиться в десятый год, было бы так обильно, что для него потребовалась бы площадь в 15 раз больше поверхности всей суши земного шара. Мясная муха производит около 20 000 личинок, которые очень быстро развиваются; поэтому еще Линней указывал на то, что лошадь может быть съедена тремя мухами так же быстро, как львом. Устрица может откладывать по 60 000 000 яиц, а в среднем американские устрицы откладывают по 16 000 000 яиц. Если бы из всех этих яиц вылупились личинки, которые дожили бы до зрелого возраста, то раковины праправнуков (пятого поколения) образовали бы скопление, объем которого был бы в восемь раз больше объема земного шара.

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

3. Переживание наиболее приспособленных. В жесточайшую борьбу за свое существование вступает великое множество особей одного и того же вида, из которых лишь сравнительно немногие могут дожить до зрелости. Дарвин понимает борьбу за существование «в широком метафорическом смысле». «Про двух животных из рода *Canis*, в период голода, можно правильно сказать, — говорит Дарвин, — что они борются друг с другом за пищу и жизнь. Но и про растение на окраине пустыни также говорят, что оно ведет борьбу за жизнь против засухи, хотя правильнее было бы сказать, что оно зависит от влажности». Какие особи имеют больше всего шансов выдержать эту борьбу со всеми многосложными трудностями и выйти победителями? — Естественно, что такими могут оказаться те, которые лучше других вооружены для борьбы, которые лучше других приспособлены к данным условиям, т. е. к борьбе с врагами и конкурентами и с неживой природой. Умирают, как правило, те особи, которые менее приспособлены к борьбе за жизнь.

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

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

4. Наследственность признаков. В борьбе за существование переживают, как уже сказано, наиболее приспособленные особи; те признаки переживающих, которые обеспечили им победу в борьбе за жизнь, могут оказаться наследственными и, таким образом, закрепляются у вида.

Если у представителей вида появляется какая-либо особенность, представляющая выгоду с точки зрения борьбы за жизнь, то эта особенность может обусловить переживание представителей, обладающих ею; а поскольку остальные особи, у которых эта новая особенность отсутствует или слабо развита, умирают, не оставляя потомства, происходит естественный отбор особей, обладающих этим признаком. Ненаследственные признаки, конечно, не могут закрепляться путем отбора. Итак, наследственная передача вновь появившихся или усилившихся признаков есть необходимое условие успеха естественного отбора.

Таким образом, происходящий в природе естественный отбор подобен искусственному отбору, при котором человек закрепляет за расой признаки, выгодные с точки зрения животноводства или растениеводства, и выводит ценные породы. Для разработки своего учения великий автор «Происхождения видов» использовал факты, связанные с разведением животных и растений. Вот что по этому поводу говорит Ф. Энгельс («Анти-Дюринг», в исправленном переводе, 1938, стр. 69): «Дарвин вынес из своих научных путешествий мнение, что виды растений и животных не постоянны, а изменчивы. Чтобы развить дальше эту мысль у себя дома, ему не представлялось лучшего поля для наблюдений, как искусственное разведение животных и растений. Именно в этом отношении Англия является классической страной; работы в других странах, например в Германии, не могут дать даже приблизительного масштаба того, что достигнуто по этой части в Англии. Сверх того, бóльшая часть успехов, достигнутых в указанной области, относится к последнему столетию, так что констатирование

фактов представляет мало затруднений. Дарвин нашел, что эта культура вызвала искусственно в животных и растениях одного и того же вида различия более значительные, чем те, которые встречаются у видов, всеми признаваемых разными». В качестве примера искусственного отбора можно привести изученные Дарвином разнообразные домашние породы голубей, которые Дарвин считает происшедшими от одного вида — от дикого сизого голубя (рис. 3). Эти породы, выведенные человеком, так сильно отличаются друг от друга и от своего дикого предка, что если бы они были найдены в диком состоянии, то зоологи непременно отнесли бы их к различным видам или даже к различным родам.

## Различные объяснения причин эволюции

Если эволюция органического мира стала незыблемой основой биологии, несмотря на повторяющиеся иногда попытки мракобесов и реакционных ученых умалить ее значение или даже отрицать ее, то в отношении факторов, обусловливающих эволюционное развитие, в современной науке капиталистических стран нет единства. Одни из объяснений причин эволюции исходят из явно ложных, ненаучных предпосылок, допуская участие какого-то сверхъестественного фактора в этом процессе. Другие пытаются исходить из естественных причин.

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

Ламарк в своей знаменитой «Философии зоологии», вышедшей в 1809 г., изложил свою эволюционную теорию. Он был убежден в постепенном развитии организмов, в происхождении одних видов от других и более высоко организованных форм от менее высоко организованных. Ламарк думал, что основным законом эволюции является «закон» постепенного совершенствования всего органического мира. «Природа, — говорит Ламарк, — создавая в течение долгого времени животных и растения, образовала в том и другом царстве настоящую лестницу в смысле все возрастающей сложности их организации». Эта лестница, этот постепенно повышающийся ряд «как в животном, так и в растительном царстве должен начинаться с простейших и наименее организованных живых тел и оканчиваться наиболее совершенными по организации и способностям». Это совершенствование есть «порядок природы», установленный «верховным творцом всего сущего», и совершенно не зависит от каких-либо внешних причин. Тут действует какое-то «стремление природы к прогрессу».

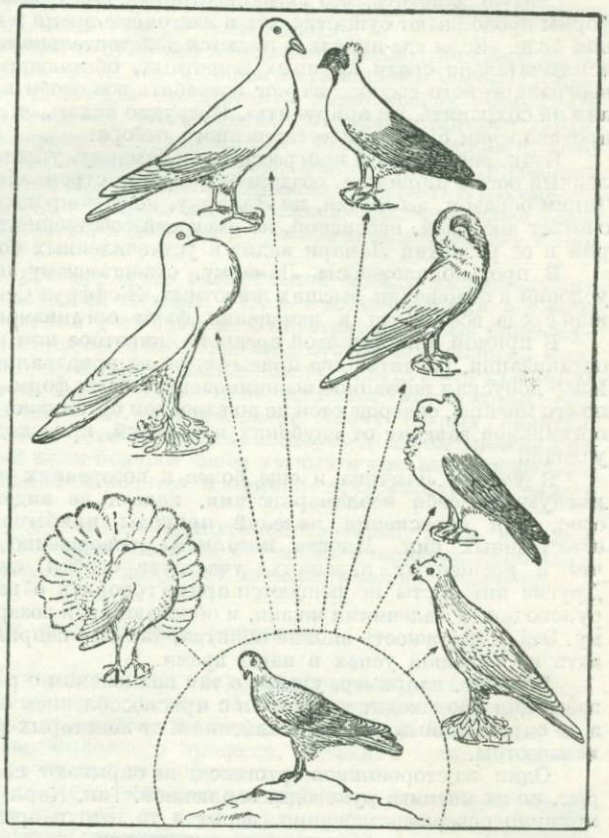


Рис. 3. Изменчивость у голубей. Различные породы голубей, выведенные искусственно из дикого сизого голубя, который изображен внизу. По Шухерту и Ле-Вен.

Но внешние условия все же влияют на эволюцию организмов. «Если бы, — говорит Ламарк, — причина, непрестанно стремящаяся к усложнению организации, была единственной, имеющей влияние на форму и органы животных, то это усложнение происходило бы всегда в совершенно правильной прогрессии. Но это далеко не так». Эта равномерная эволюция нарушается воздействием внешней среды, которая обусловливает развитие новых видов и даже родов. Соответственно этому ступени упомянутой уже лестницы «можно уловить, — по словам Ламарка, — только в главных группах общего ряда, а не в видах, даже не в родах».

По Ламарку, изменения внешних условий могут вызвать изменения в употреблении тех или иных органов и частей тела животного. Продолжительное же упражнение, так же как и продолжительное неупотребление органов, ведет, по Ламарку, к изменению органов тела, к появлению новых признаков строения.

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

Приобретенные таким образом изменения передаются по наследству.

Изменения возникают под действием внутренних сил, как бы бессознательных волевых импульсов. В лишенных травы частях территории Африки жирафа не могла найти иной пищи, кроме листвы высоких деревьев; в связи с этим она вытягивала шею и передние ноги. Эти усилия вызывали изменения указанных частей тела, что привело с течением времени к выработке удивительного строения тела, характеризующегося длинной шеей и исключительно высоким ростом. Таким образом, в данном случае мы можем отметить следующие моменты принимаемого Ламарком процесса: 1) воздействие внешнего мира (растительность, представленная, главным образом, высокими деревьями); 2) ощущение потребности (потребности питаться листвой деревьев); 3) упражнение органов (вытягивание шеи); 4) превращение (удлинение шеи и прочие изменения строения). Итак, волевые усилия, обусловливающие упражнение тех или иных органов, приводят к изменениям организации.

Таким путем развитие новых видов может происходить, по Ламарку, у животных, которые имеют нервную систему. Что же касается эволюции растений и низших животных, не имеющих нервной системы, то тут Ламарк принимает прямое изменяющее воздействие внешних условий.

Следует заметить, что Ламарк отрицал вымирание видов и думал, что все ископаемые формы продолжают существовать в настоящее время в более или менее значительно измененном виде. «Если где-нибудь и имеются действительно вымершие виды, то это, без сомнения, исключительно среди крупных животных, обитающих на суше, где человек в силу своего неограниченного господства мог истребить все особи известных видов, которых он не пожелал ни сохранить, ни приручить». Нетрудно видеть, что такая концепция находится в резком противоречии с теорией естественного отбора.

Итак, эволюцией и прогрессом, по Ламарку, управляет какой-то непреложный, установленный богом «порядок», созданное творцом стремление к совершенствованию, к прогрессу. Таким образом, эволюция, по Ламарку, не есть процесс развития материи; материю Ламарк считает инертной, пассивной, не имеющей собственного движения. Причину движения материи и ее развития Ламарк видит в установленных богом неизменных законах.

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

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

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

Возьмем, например, учение о так называемом о р т о г е н е з е; согласно этому учению, эволюция происходит не в связи с приспособлением организмов к условиям существования, а по определенным линиям, зависящим от некоторых закономерностей, причины которых нам неизвестны.

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

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

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

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

Таким образом, ортогенез, в противоположность дарвинизму, говорит о предопределенности линий изменчивости и эволюции.

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

Отнюдь не следует думать, что в настоящее время витализм уже сокрушен, обезврежен. Видные представители науки капиталистических стран, в том числе и палеонтологи, открыто его исповедуют. Так, Клэн, изучавший геологическое строение и палеонтологию небольшого пресноводного третичного бассейна Штейнгейма в Вюртемберге, признает, что полученные им в результате детального и кропотливого исследования выводы идут в разрез с витализмом, но он все же остается при своих виталистических убеждениях.

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

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

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

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

Такова в общем картина кризиса современной буржуазной биологии. Итак, несмотря на все достижения биологии конца XIX в., среди зоологов, ботаников и палеонтологов капиталистических стран большое распространение получают идеалистические воззрения.

## Эволюция как процесс развития

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

Одно из этих свойств заключается в том, что эволюция может быть не только прогрессивной, но и регрессивной. Это собственно вытекает из отрицания определенных, предначертанных путей развития, которые принимаются сторонниками ортогенеза. Мы должны признать, что, поскольку эволюция определяется внешними условиями и соотношением между последними и организмом, она может быть в некоторых случаях и регрессивной и вообще может итти по разным линиям, не представляющим никакой симметрии и правильности. Отрицание этой возможности неизбежно ведет к витализму.

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

Гены являются «носителями» тех или иных, передаваемых по наследству, признаков. Возьмем, например, такой признак, как окраска цветов какого-нибудь растения. В ядре клеток растения, имеющего красные цветы, находятся особые гены «красноцветности». Все наследственные признаки заключены в тех или иных генах. И вот, по представлению Лотси, формы, возникающие в процессе эволюции, по существу — не новые формы, а новые комбинации извека данных генов.

Новые виды, как утверждает Лотси, возникают лишь путем скрещивания. Наследственные зачатки (гены), по мнению Лотси, вполне аналогичны химическим элементам, из которых



24450
БИБЛИОТЕКА
Геол. музей им.
Арм. фил. Ак. Наук СССР

состоят химические соединения; последние аналогичны видам. Каждому виду соответствует определенная комбинация генов; при скрещивании организмов двух различных видов может возникнуть новый вид, обусловленный новой комбинацией генов. Нечего и говорить, что идея о неизменяемости генов (наследственных зачатков) не научна и по существу отрицает эволюцию как созидательный процесс не только количественного, но и качественного развития. Выдвигая эту идею, метафизика, жестко пострадавшая в результате торжества эволюционного учения, пытается вновь овладеть потерянными ею позициями. Дарвин окончательно разрушил идею о неизменяемости видов; лишенная возможности пойти против эволюционного учения лобовой атакой, метафизика пробует восстановить учение о неизменяемости в биологии, опираясь на представление о неизменных наследственных зачатках. Вера в неизменяемость вида заменяется верой в неизменяемость зачатков. Независимо от конкретных успехов наших знаний об этих зачатках, мы можем и должны решительно отвергнуть взгляды Лотси и подобные им, как основанные на абсолютно противонаучном положении о постоянстве зачатков (генов), так как идея неподвижности и постоянства в природе не совместима с научным мировоззрением.

Далее, мы должны теперь же отметить еще одну важную особенность эволюции как процесса развития. Эта особенность заключается в соотношениях между непрерывностью и перерывами. Эволюция, как мы знаем, показывает нам историческую связь между формами органического мира; она представляет собою единый процесс развития всего органического мира. Однако непрерывность в этом процессе, несомненно, нарушается перерывами, так как появление новых форм связано, как мы увидим, со скачками.

Эволюция как процесс развития совершается скачкообразно; объяснение эволюционного процесса, игнорирующее этот момент, не может быть удовлетворительным. У Дарвина мы не видим четкой формулировки скачкообразности. Однако нетрудно видеть, что если мы будем исходить из теории Дарвина, то возникновение нового вида нельзя объяснить без скачков. В самом деле, для этого необходимо появление новых наследственно передающихся признаков. У «старого» вида этих наследственных признаков сначала не было, затем такие признаки возникают и далее закрепляются путем естественного отбора. Новый вид, характеризующийся новым качеством, — это, несомненно, скачок. Важно, что скачки неизбежны для объяснения эволюции по теории Дарвина, хотя они могут быть весьма незначительны и даже почти незаметны для наблюдателя.

В современной биологии наследственное изменение организма, т. е. возникновение новых наследственных качеств, называют м у т а ц и я м и. Термин этот был введен голландским ботаником де-Фризом, который пытался противопоставить дарвинизму новую «мутационную» теорию эволюции. Де-Фриз отрицал созидающее значение естественного отбора, объясняя возникновение видов внезапным, после тысячелетнего покоя, появлением новых мутаций, причем это событие совершается независимо от внешних условий, по каким-то неведомым причинам. «В том или ином виде, — говорит де-Фриз, — просыпается творческая сила, и старое племя сразу производит несколько новых форм, но творческая деятельность не зависит от господствующих жизненных условий». Дефризовская теория отвергнута передовой биологической наукой, но термин «мутация» прочно укоренился, хотя дарвинисты употребляют его не в первоначальном дефризовском смысле, а для обозначения наследственных изменений, наблюдаемых у представителей тех или иных видов организмов, т. е. тех наследственных изменений, о которых говорил сам Дарвин, не давая им специального названия. Заметим тут же, что термин «мутация» употреблялся в совершенно ином смысле задолго до де-Фриза, с 1869 г. венским палеонтологом В. Ваагеном; после введения этого термина им широко пользовались, да и до сих пор нередко пользуются преимущественно палеонтологи и геологи. Вот почему в некоторых случаях, во избежание недоразумения, нам придется употреблять выражения «д е ф р и з о в с к и е м у т а ц и и» и «в а а г е н о в с к и е м у т а ц и и». Значение этого последнего термина мы поясним в следующем разделе этой главы (стр. 19).

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

Как мы уже сказали, дарвинизм понимает развитие как скачкообразный процесс; однако, он не говорит о внезапном преобразовании органического мира. Мы должны помнить, что процесс развития вовсе не требует обязательно больших скачков. Развитие нельзя понимать как непрерывный, совершенно плавный процесс, изредка лишь нарушаемый огромными скачками-революциями; развитие идет всегда скачкообразно. Заметим тут же, что принятие дарвинизма отнюдь не исключает также возможности больших скачков-революций в органическом мире. В истории органического мира были моменты усиленного видообразования повышенной изменчивости видов. В такие моменты развитие новых видов происходит, в зависимости от условий среды, гораздо быстрее, чем в другое время. На таких моментах мы будем останавливаться в следующих главах нашего курса.

Здесь мы коснулись лишь некоторых вопросов дарвинизма, отнюдь не пытаясь дать хотя бы краткое изложение его основ. В дальнейшем мы рассмотрим некоторые важные для геолога и палеонтолога положения дарвинизма, — на основе излагаемого в последующих главах фактического палеонтологического материала. Здесь же мы лишь подчеркнем, что дарвинисты, в противоположность многим другим эволюционистам, не прибегают для объяснения причин эволюции к помощи каких бы то ни было сверхъестественных сил и строят свое учение на фактах, наблюдаемых в органическом мире.

## Палеонтологические доказательства эволюции

Палеонтология дает множество подтверждений эволюционного учения. Такими палеонтологическими доказательствами последнего могут служить, например, ряды форм, происходящих одна от другой, нередко прослеживаемые на протяжении нескольких следующих друг за другом геологических горизонтов и наглядно иллюстрирующие последовательные изменения видов в течение более или менее длинного отрезка времени (рис. 4 —*Viviparus* из плиоценовых отложений Славонии, а также рис. 5 — ряд *Didacna multistriata* из верхнего плиоцена Черноморской области).

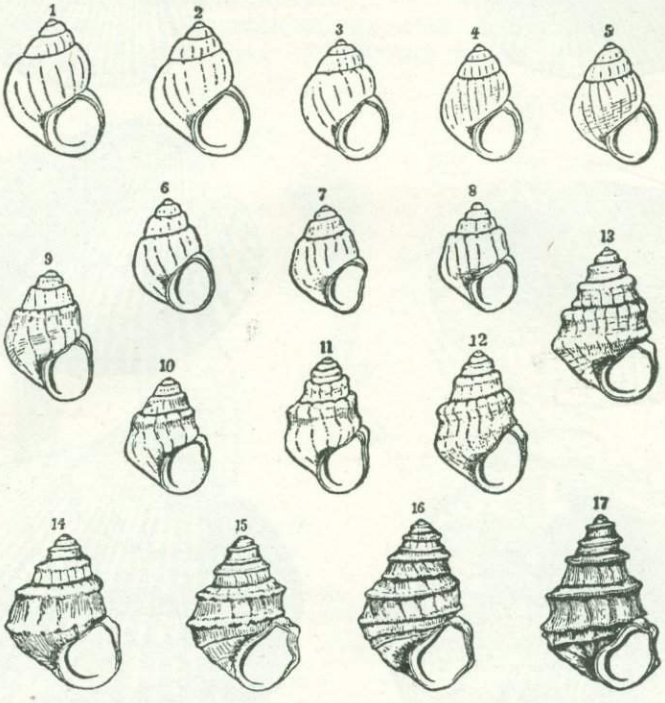



Рис. 4. Раковины *Viviparus* из плиоценовых отложений Славонии. Заметно развитие от гладких раковин до раковин, имеющих резкие спиральные гребни и заметные бугорки. По Неймайру.

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

## Ваагеновские мутации

Вааген установил понятие мутации в 1869 г. «Необходимо, — говорит Вааген, — различать разновидности в пространстве и разновидности во времени». Мутация в смысле Ваагена и есть «разновидность во времени». Мутации, по мнению Ваагена, отличаются от «разновидностей в пространстве» своим постоянством и легко опознаются. Мутации являются последовательно сменяющими друг друга разновидностями вида, членами филогенетического ряда разновидностей, который может вести от одного вида к другому. Вааген ввел филогенетический принцип в классификацию видов, он устанавливал, в пределах родов, филогенетические ряды форм. Надо сказать, что развитие рядов мутации Вааген приписывал действию какого-то «внутреннего закона»: этот «закон» ведет эволюцию в определенном направлении. Но некоторые палеонтологи, заимствовавшие у Ваагена этот термин, не признают «внутреннего закона», который, как это нетруд-

но видеть, является одной из разновидностей упомянутой уже нами идеи ортогенеза (стр. 16). Впоследствии ряды ваагеновских мутаций, т. е. разновидностей, являющихся промежуточными звеньями, соединяющими родоначальные виды с «дочерними», устанавливались в самых разнообразных группах ископаемых организмов, что очень важно для воссоздания истории органического мира и выяснения ее закономерностей.

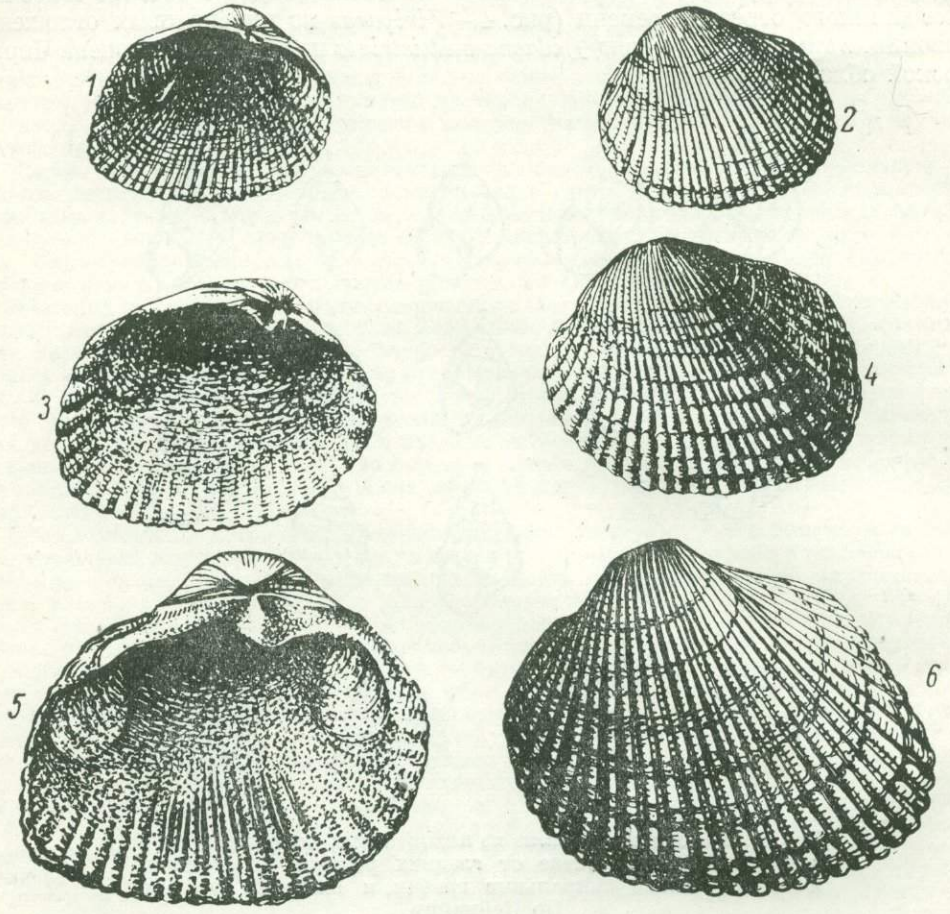



Рис. 5. Ряд *Didacna multistriata* из плиоцена Черноморского бассейна. Верхний ряд — *Didacna multistriata* из киммерийского яруса; раковина тонкостенная, хрупкая, с нежными замочными зубами; следующий ряд — *Didacna medeae* из куяльницкого яруса (непосредственно выше киммерийского); раковина крупнее и толстостеннее предыдущей, замочные зубы массивнее; нижний ряд — *Didacna medeae* var. *celaeno*, из того же куяльницкого яруса; раковина становится еще крупнее и толстостеннее, особенно в области замка; замочные зубы весьма массивны.

## Филогения и онтогения

История того или иного вида называется его филогенией. История развития особи называется онтогенией. Между историей развития вида и историей индивидуального развития каждого представителя этого вида существует замечательное сходство. Ч. Дарвин первый выяснил основные закономерности взаимоотношения между историческим развитием вида и индивидуальным развитием особи, и уже в первом издании «Происхождения видов» дал глубоко верную постановку этого вопроса, которую мы подробно рассмотрим в одной из заключительных глав нашей книги. Здесь же мы ограничимся кратким изложением того понимания отношения между онтогенией и филогенией, которого придерживался знаменитый германский зоолог-эволюционист Э. Геккель. Это понимание, как мы в дальнейшем убедимся, является резко упрощенным. Отношение онтогении к филогении было сформу-

лировано Э. Геккелем так: история развития особи, или онтогения, дает краткое повторение эволюционной истории вида, или филогении. Нетрудно привести ряд примеров, иллюстрирующих этот закон, который был Геккелем назван биогенетическим. Так, головастик обыкновенной лягушки, имеющий жабры и длинный хвост, подобный рыбьему, указывает на происхождение лягушки от предков, подобных рыбам. Человеческий зародыш развивается из одной клетки, подобной тем отдаленным предкам человека, которые представляли собой простейших одноклеточных животных. Жаберные щели, существующие у зародыша на определенной стадии его развития, представляют аналогию жабрам низших позвоночных. Замечательно также, что зародыш человека имеет хорошо развитый, подвижный, снабженный мускулами хвост, подобно взрослым особям других мелкопитающих. Совокупность явлений онтогении, соответствующих филогении, есть, по Геккелю, так называемый палингенез.

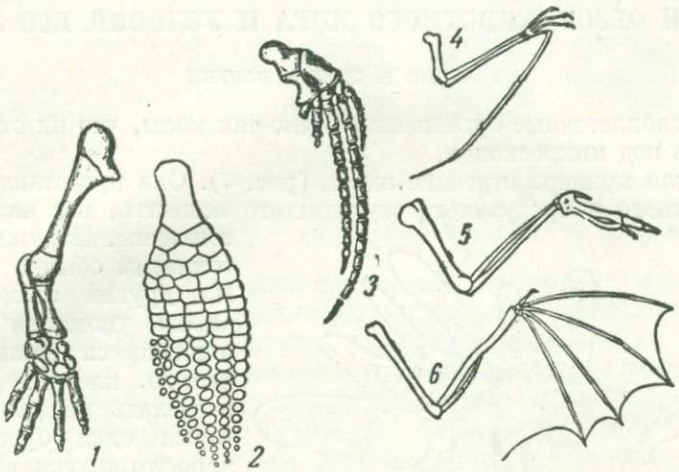



Рис. 6. Гомологичные органы. Передние конечности различных позвоночных.

*1 — Necturus*, саламандра; *2 — Ichthyosaurus*, рыбоящер; *3 — Globicephalus*, дельфин; *4* — птерозавр, летающий ящер; *5* — птица; *6* — летучая мышь. По Лоллу.

Но в онтогении бывают явления, безусловно нарушающие ее соответствие филогении. Эти явления образуют в своей совокупности то, что Геккель называет ценогенезом. Так, например, все мы знаем, что у бабочек и других насекомых существует стадия куколки, характеризующаяся неспособностью к передвижению. Конечно, невозможно допустить, что в числе предков бабочек были неподвижные во взрослом состоянии животные, похожие на куколку. Проходя путь от яйца к взрослому состоянию, организм не может, конечно, воспроизводить все этапы филогении своего вида. Многие из этих этапов совершенно не воспроизводятся в онтогении.

### Понятие об аналогичных и гомологичных органах

Такие органы, как передняя нога лягушки, ласт дельфина, крыло птицы и крыло летучей мыши, имеют мало общего по форме и несут различные функции. Однако теория эволюции учит нас, что все эти органы имеют общее происхождение и представляют собою различные видоизменения передней конечности общего предка всех позвоночных. Такие органы называются гомологичными (рис. 6). Крылья насекомого и крылья птицы несут сходные функции, но это сходство в функциях органов зависит отнюдь не от кровного родства насекомых и птиц: крылья насекомого и крылья птицы никак нельзя считать видоизменениями одного и того же органа общего предка этих животных. Такие сходные органы носят название аналогичных.

ГЛАВА III

# ОБЩИЙ ОБЗОР ЖИВОТНОГО МИРА И УСЛОВИЙ ЕГО ЖИЗНИ

## Строение и жизнь клетки

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

Возьмем для примера строение амёбы (рис. 7). Она представляет собой комочек бесцветного и прозрачного студенистого вещества, так называемой протоплазмы. Наружный слой протоплазмы обычно более плотен. Из других элементов клетки амёбы упомянем лишь ядро, являющееся важной составной частью клетки. Если клетку разделить на две части, из которых одна будет содержать ядро, то другая часть обречена на смерть. Такое в основном строение имеют все одноклеточные организмы.

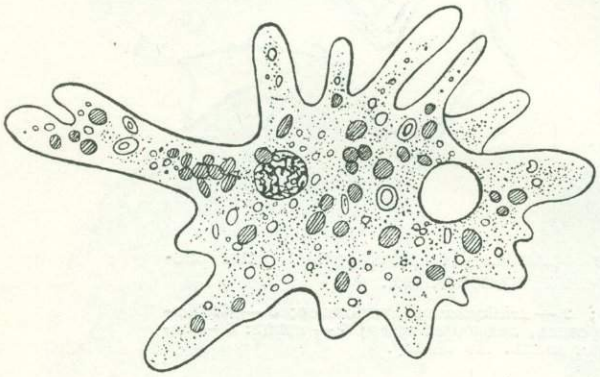


Рис. 7. *Amoeba*. Весьма сильно увеличено. По Груберу.

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

Если у одноклеточных все жизненные функции выполняются одной и той же клеткой, то у многоклеточных различные функции могут выполняться различными клетками или группами клеток, из которых состоят т к а н и и о р г а н ы.

## Размножение и развитие

Организмы размножаются бесполым и половым путем. Бесполое размножение может происходить или путем деления, или путем почкования.

Д е л е н и е состоит в том, что организм распадается на две половины (рис. 8).

Если от организма отделяется некоторая, относительно небольшая часть, п о ч к а, из которой развивается новая особь, то такой способ размножения называется п о ч к о в а н и е м. И при делении, и при почковании образуются две части. У одноклеточных организмов клетки иногда делятся сразу на много клеток, как это показано на рис. 39.

При половом размножении у большинства многоклеточных животных после оплодотворения яйцевая клетка делится на две клетки; далее каждая клетка делится опять на две, затем этот процесс повторяется, и образуется последовательно 8, 16 клеток и т. д. (рис. 9). В этой стадии зародыш представляет сплошное скопление прилегающих друг к другу клеток, называемое м о р у л о й (от латинского слова morum — ягода шелковицы, или тутового дерева). Последующее

деление клеток приводит к образованию полого зародыша — б л а с т у л ы. На этой стадии организм состоит из одного слоя клеток, облекающего внутреннюю полость (рис. 9[5]). В следующей стадии зародыш становится двуслойным. Это достигается типично путем впячивания клеточного слоя в полость бластулы на одном полюсе. Эта стадия двуслойного мешка называется г а с т р у л о й. Тут мы имеем два дифференцированных слоя, состоящих из клеток. Сравнивая гаструлу со схемами строения различных типов животных, мы увидим, что она в основном построена по схеме типа кишечнополостных (см. гл. VI). Из наружного

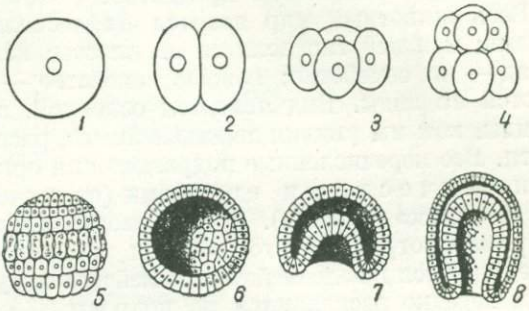



Рис. 9. Стадии развития яйца.

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

слоя клеток, или э к т о д е р м ы, развиваются впоследствии покровы, нервная система и органы чувств, а из внутреннего, или э н д о д е р м ы,— пищеварительный канал и некоторые связанные с ним железы (печень и другие).

Далее развитие идет у разных групп животных разными путями. Проследить его, хотя бы в самых общих чертах, мы здесь не можем. В дальнейшем, при изучении различных типов и классов, мы будем знакомиться с некоторыми случаями развития особи. История развития особи, или онтогения, имеет большое значение для эволюционного учения.

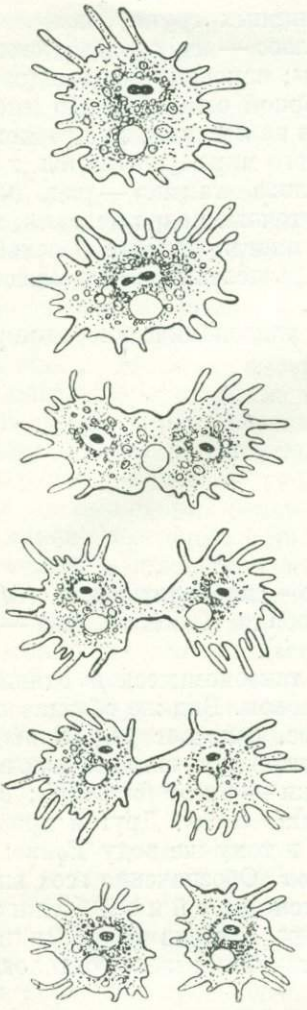


Рис. 8. Процесс деления у *Amoeba*. По Шульце.

### Классификация. Таксономические единицы

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

Основой естественной классификации организмов являются, таким образом, их действительные родственные, или филогенетические, отношения. Искусственной была бы классификация, основанная на присутствии и развитии того или иного произвольно взятого признака или произвольно выбранного комплекса признаков, независимо от родственных отношений животных. Таким образом, при искусственной классификации разные виды животных могли бы оказаться в одной группе, несмотря на отсутствие тесного родства между ними, и, наоборот, очень близкие друг другу, тесно связанные по происхождению животные могли бы оказаться в различных группах.

Естественная классификация имеет явное преимущество перед искусственной: она основана на представлении о процессе эволюционного развития органического мира, а потому и понятно, что одной из важнейших задач современной биологии (в широком смысле слова) является построение естественной классификации. «Всякая правильная классификация, — говорит Дарвин, — есть классификация генеалогическая». «Общность происхождения и есть, по словам Дарвина, та скрытая связь, которую бессознательно ищут натуралисты, а вовсе не какой-то неизвестный план творения, или выражение общих положений, или простое сближение и разделение предметов, сходных более или менее».

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

Таким образом, мы знаем следующие основные таксономические единицы:

тип,

класс,

отряд,

семейство,

род,

вид.

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

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

### Общий обзор животного мира

Сделаем теперь самый краткий обзор животного мира.

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

Среди остальных животных, объединяемых под названием многоклеточных, или *Metazoa*, можно различать, с одной стороны, животных, у которых клетки лишь частично специализированы и объединены в ткани и органы, а с другой стороны, животных, у которых специализация клеток привела к созданию вполне определенных систем тканей и органов.

К первой группе относится тип губок, а ко второй — все остальные многоклеточные. Губки, таким образом, — низший тип многоклеточных животных.

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

Более высоко организованы представители типа кишечнополостных. Сюда относятся, например, медузы и коралловые полипы. Тело кишечнополостного соответствует стадии гаструлы всех более высокоразвитых многоклеточных и представляет собой в основном двуслойный мешок. Животные этого типа имеют уже более определенную внешнюю форму (рис. 10), частично определяемую существованием отчетливо развитых органов, каковы: щупальца, рот, органы воспроизведения и др. Эти животные обычно обнаруживают довольно совершенную радиальную симметрию. Поперечный разрез тела (рис. 10[1]) показывает, что полость окружена стенкой, состоящей из двух слоев клеток: наружного слоя — эктодермы, внутреннего слоя — эндодермы.

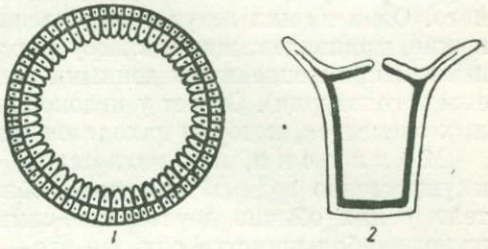



Рис. 10. Схема строения кишечнополостного.

*1* — схематический поперечный разрез кишечнополостного; *2* — схематический продольный разрез кишечнополостного; эндодерма зачернена. По Суиннертону.

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

Из групп, характеризуемых этой степенью дифференциации, низшей по организации, является обширная группа, которая известна под названием червей. Эта группа состоит, в сущности, из нескольких различных типов. Мезодерма у многих червей — сплошная (рис. 11[1]), т. е. при своем развитии она не расщепляется для образования полости тела, известной под названием целома. У других, высших червей, типа так называемых кольчатых, мезодерма расщепляется на внутреннюю и внешнюю части, отделяемые друг от друга целомом (рис. 11[2]). У этих червей тело состоит из сегментов (члеников, или колец); некоторые органы (в частности — нервные узлы, кольцевые кровеносные сосуды, выделительные органы) повторяются в каждом таком сегменте (рис. 11[3]). Большинство остальных червей лишено членистости тела. Нечленистые черви являются, повидимому, сравнительно мало изменившимися потомками гипотетической родоначальной группы, от которой, кроме них, произошли и высшие кольчатые черви, а также моллюски (см. рис. 12).

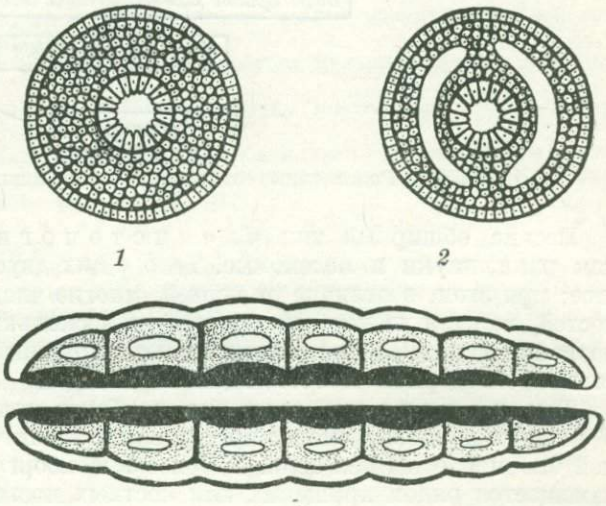



Рис. 11. Схемы строения некоторых червей.

*1* — схематический поперечный разрез червя, лишенного целома. Видны: наружный слой клеток, или эктодерма, внутренний, или эндодерма, а между ними более толстый слой клеток — мезодерма; *2* — схематический поперечный разрез червя, имеющего целом. Видны три слоя клеток: наружный, или эктодерма, внутренний, или эндодерма, и средний (толстый), или мезодерма; но мезодерма здесь расщеплена на две части: наружную и внутреннюю, между которыми находится полость, целом; *3* — схематический продольный разрез членистого червя. Видны: эктодерма (белый слой), эндодерма (зачерненный слой), а между ними мезодерма (пунктир). Тело разделяется на членики. В каждом членике видна часть целома. По Суиннертону.

Мшанки — маленькие колониальные, прикрепленные животные, живущие в воде, почти всегда в морской. Колонии состоят из маленьких особей, каждая из которых помещается в особой ячейке (роговой или известковой).

П л е ч е н о г и е — более крупные, одиночные морские животные, ведущие прикрепленный образ жизни; каждое животное сидит в раковине, состоящей из двух створок — верхней и нижней: единственная плоскость симметрии делит каждую створку на две половины.

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

М о л л ю с к и, или мягкотелые, составляют очень обширную группу преимущественно водных животных, обладающих твердой известковой раковиной; тело у них обычно двусторонне-симметричное, реже несимметричное. В подавляющем большинстве случаев это — неприкрепленные животные.

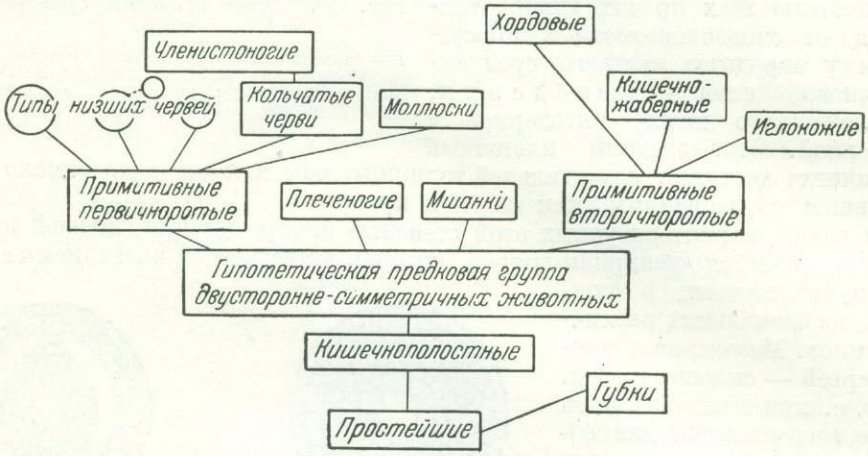



Рис. 12. Родственные отношения важнейших групп животного мира.

Весьма обширный тип ч л е н и с т о н о г и х содержит таких животных, как раки, пауки и насекомые. Тело у них двусторонне-симметричное и членистое; при этом, в отличие от червей, многие членики тела имеют по паре конечностей, каждая из которых состоит из нескольких члеников, чем и объясняется название типа. Членистоногие имеют наружный скелет, выделяемый исключительно эктодермой и состоящий из хитина.

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

Рис. 12 представляет схему родственных (филогенетических) отношений между основными группами животного мира.

Согласно этой схеме, тип простейших дал начало, с одной стороны, губкам, а с другой — кишечнополостным. Впрочем, не исключена возможность, что губки и кишечнополостные имели общего многоклеточного предка, построенного по типу двуслойного мешка — гаструлы.

От кишечнополостных, очевидно, произошли в очень древнее время двусторонне-симметричные животные, впоследствии давшие начало всем остальным типам, характеризующимся наличием, кроме эктодермы и эндодермы, еще среднего слоя — мезодермы. Мы неизбежно приходим к мысли о том, что группа таких примитивных двусторонне-симметричных животных должна была некогда существовать, так как иначе нельзя представить себе перехода от кишечнополостных к более высокоорганизованным типам. От этой древней группы отходят

две главные ветви: одна из них ведет к так называемым первичноротым, а другая — ко вторичноротым. Первичноротые характеризуются тем, что у них сохраняется единственное отверстие, через которое полость гаструлы сообщается с наружной средой (см. рис. 9[8]), т. е. первичный рот, который у них является ротовым отверстием; на заднем же конце возникло анальное отверстие. У вторичноротых же первичный рот, существующий в определенной стадии индивидуального развития, становится анальным отверстием или закрывается, а рот взрослого животного возникает заново. Все низшие типы первичноротых — различные типы червей и моллюски — развились, очевидно, от одной родоначальной группы древнейших примитивных первичноротых. Тип кольчатых червей дал впоследствии начало типу членистоногих. Ко вторичноротым относятся иглокожие и хордовые. Оба эти типа, вероятно, происходят от одной и той же группы примитивных вторичноротых. Типы мшанок и плеченогих представляют собою, повидимому, самостоятельные ветви исходной группы примитивных двусторонне-симметричных, как это и показано на нашей схеме.

Мы дали здесь чрезвычайно краткое изложение родственных отношений главнейших групп животных и очень простую схему, иллюстрирующую эти отношения. Эти сведения дают некоторое общее представление об основных подразделениях животного мира; но ясно, что филогенетические отношения привлекают наше внимание лишь постольку, поскольку мы знакомы с соответствующими группами организмов. Вот почему по мере изучения различных типов животного мира читателю, быть может, будет небезинтересно возвращаться к схеме, изображенной на рис. 12.

## Условия существования организмов в морской среде

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

Как мы скоро увидим, наземные животные имеют, в общем, меньшее значение для геологии, чем водные.

Пресноводные озера и другие континентальные водоемы имеют относительно бедную формами фауну.

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

Значение физико-химических условий морской среды для организмов. Одни водные организмы живут лишь в морской воде нормальной солености (при которой содержание растворенных в морской воде солей составляет 3,5% всей массы), другие могут жить и в более соленой и в менее соленой воде. Первые, т. е. свойственные лишь воде определенной солености, называются стеногалинными, вторые же, способные переносить значительные колебания солености, — эвригалинными. Из стеногалинных животных назовем пока иглокожих, плеченогих и головоногих моллюсков. Из эвригалинных упомянем весьма широко распространенный вид двустворчатых моллюсков (*Cardium edule*), который живет в Средиземном, Черном и Каспийском морях, а также был находим в изобилии и в озерах как с весьма пониженной, так и с повышенной соленостью (см. рис. 222).

Так как каждому столбу воды в 10 *м* соответствует давление в 1 *am*, то животные, передвигающиеся вертикально в океанических водах, должны переносить изменения давления, выражающиеся в сотнях атмосфер. Слишком значительные и притом быстрые изменения давления при вертикальных перемещениях животных могут быть вредными, а иногда даже гибельными для последних. Надо, однако, заметить, что многие морские организмы ежедневно передвигаются вертикально вверх и вниз на значительные расстояния, перенося большие и довольно быстрые изменения давления.

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

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

Глубина проникновения света в толщу морской воды зависит от целого ряда причин. Лучи, падающие на поверхность воды почти перпендикулярно, достигают большей глубины, чем косые лучи. Слабые признаки освещенности могут быть обнаружены в субтропической зоне на глубине до 1000 *м* (фотографическая пластинка чернеет через 80 мин. экспозиции). Однако красные, оранжевые и желтые лучи, наиболее важные для производимого растениями

синтеза органических веществ, проникают лишь до сравнительно небольшой глубины, которая варьирует в зависимости от количества взвешенного в воде материала, от географической широты и других условий. Глубина эта выражается десятками или немногими сотнями метров.

Весьма большое значение для распространения водных животных имеет присутствие в воде кислорода и других газов, главным образом углекислоты и сероводорода. Различные организмы относятся далеко не одинаково к недостатку кислорода в воде. Литр морской воды нормальной солености может содержать до 8,03 $см^3$ кислорода при температуре в 0° и только 4,93 $см^3$ при температуре в 25°.

Количество фактически присутствующего в воде кислорода можно выражать в процентах от того количества, которое необходимо для насыщения воды кислородом при определенных условиях давления воздуха, температуры и солености. Некоторые животные нуждаются в насыщенной кислородом воде (100%). Таковы многие животные, населяющие самую мелкую зону моря, живущие у самого уровня моря или на ничтожной глубине. Между тем, кислорода в морской воде нередко бывает менее 100%. На рис. 13 мы даем схематический разрез через восточную часть Средиземноморской области. На этом разрезе показана, в приблизительных числах, степень насыщенности кислородом различных слоев воды восточной части Средиземного моря, Эгейского, Мраморного и Черного морей. Мы видим, что содержание кислорода колеблется от 100 до 0%. Кислород отсутствует в глубоких слоях Черного моря, которые к тому же отравлены сероводородом. Сероводород отравляюще действует на большинство организмов; поэтому глубокие слои Черного моря являются почти безжизненными. Верхняя граница сероводородного заражения в разных районах Черного моря проходит на разных глубинах — от 100 до 167,5 *м*. Кроме того, сероводородное заражение было установлено в глубоких котловинах Каспийского моря, а также, как сезонное явление, наблюдаю-

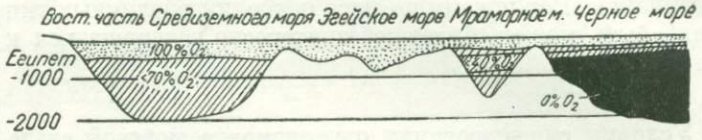



Рис. 13. Схематический разрез через восточную часть Средиземноморской области. По Шотту.

щееся в летнее время, в некоторых фиордах Норвегии. Из других областей, где было замечено это явление, особого внимания заслуживает придонная сероводородная область, шесть лет назад открытая в восточной части Аравийского моря у восточной оконечности Аравийского полуострова. Там на глубине от 95 до 1253 *м* дно покрыто илом с сильным запахом сероводорода, на глубине 421 *м* вода оказалась содержащей большое количество сероводорода, а дно между глубинами от 300 до 1250 *м* — почти лишенным бентонной жизни. Этот факт указывает на то, что явления сероводородного заражения могут иметь место даже в областях, свободно сообщающихся с океаном (в данном случае — с Индийским). Если в настоящее время водоемы, в которых существуют условия, аналогичные современному Черному морю, сравнительно мало распространены, то в геологическом прошлом подобные бассейны иногда занимали, повидимому, значительные пространства.

Природа морского дна существенно влияет на распространение морских организмов. Так, например, каменистый или вообще твердый субстрат необходим для прикрепленных организмов. Моллюски с толстостенными (хотя бы и неприкрепленными) раковинами также обычно живут на каменистом дне. В прибрежных областях организмы приспособляются к постоянному прибою: так, у живущих здесь моллюсков нередко развивается очень толстостенная раковина. Многие животные защищаются от прибоя различными другими способами.

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

## Области морской среды

В море обычно различают следующие области: мелководную, или неритовую, батиальную, абиссальную и пелагическую (рис. 14).

Область мелководная, или неритовая, простирается от поверхности до глубины около 200 *м*. Эта область характеризуется постоянным, более или менее сильным движением вод и изменчивой температурой, в связи с чем организмы, живущие в этой области, должны быть более или менее эвритермными. Она исключительно важна с точки зрения биологической. С одной стороны, сюда проникает свет, обусловливая возможность обильного развития водорослей — зеленых в верхних слоях воды и красных - в более глубоких, с другой стороны; тут на небольшой глубине от поверхности моря присутствует субстрат, на котором могут жить донные организмы. Эти организмы должны были выработать приспособления для защиты от ударов волн (зарывание в песок; просверливание углублений в камнях; присасывание к скалам; массивный прочный скелет, например массивные толстостенные раковины у моллюсков). Далее относительная мелководность обусловливает большую эффективность невысоких барьеров в смысле изоляции, являющейся существенным фактором, влияющим на эволюцию.

Самую мелководную часть этой области, а именно ту зону, которая ограничивается крайними пределами прилива и отлива (обнажается при самом низком горизонте стояния воды во время отлива и покрывается водой во время прилива), обычно называют литоральной зоной. Остальную, лежащую ниже часть неритовой области обычно называют сублиторальной зоной.

Батиальная область расположена на глубине от 200 до 1000—1700 *м*. Волны нарушают спокойствие вод верхней части этой области лишь во время сильнейших бурь; течения же, постепенно слабеющие сверху вниз, охватывают всю ее толщу. Температура довольно постоянна, так как здесь нет не только суточных, но и годовых колебаний ее. Соответственно этому все животные являются стенотермными.

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

Абиссальная область расположена ниже глубины в 1000—1700 *м*. Область эта характеризуется следующими особенностями: 1) отсутствие света: здесь господствует глубокий мрак, нарушаемый лишь светящимися животными; 2) покой: здесь нет движения воды, кроме чрезвычайно медленных глубоководных течений океана; 3) холод: воды имеют посто-

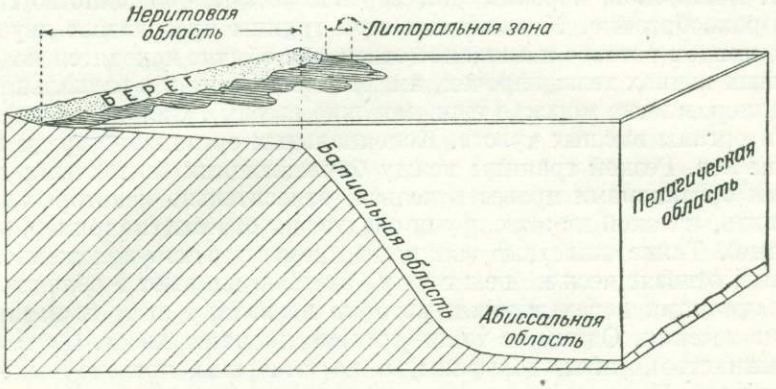



Рис. 14. Схема важнейших областей моря. По Шроку.

янную низкую температуру, обычно близкую к 0° С; однако в Средиземном море средняя температура выше благодаря барьеру у Гибралтарского пролива, препятствующему циркуляции более глубоких и более холодных вод; 4) давление: давление воды в абиссальной области огромно; оно возрастает прямо пропорционально глубине.

Таким образом, абиссальная область представляет однообразную область огромных размеров, почти не подверженную изменениям. Водоросли совершенно отсутствуют; здесь обитают животные хищные, а также питающиеся умершими организмами, падающими из расположенных выше слоев воды. Много слепых животных. Организмы, населяющие эту область, стенотермны.

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

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

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

## Бентос, нектон и планктон

Организмы, живущие на дне, составляют так называемый бентос. Формы, неподвижно прикрепленные ко дну, образуют сидячий или прикрепленный бентос, а формы, способные передвигаться по дну, составляют блуждающий бентос.

Прикрепленными бентонными организмами являются многочисленные морские водоросли, кораллы, морские лилии, плеченогие, мшанки, некоторые двустворчатые моллюски и другие животные. Эволюция прикрепленных бентонных организмов, как правило, приводит к развитию радиальной симметрии, особенно в тех случаях, когда условия среды одинаковы со всех сторон (например, движение воды в одном господствующем направлении помешало бы развитию совершенной радиальной симметрии). Есть, впрочем, значительные исключения из этого правила; например, плеченогие, которые построены по двусторонней симметрии. Для представителей прикрепленного бентоса характерно отсутствие или слабое развитие органов зрения. Сюда, между прочим, относится огромное большинство колониальных организмов (колониальные кораллы, мшанки и другие).

Обширная группа блуждающих бентонных животных включает большое количество морских животных. В состав блуждающего бентоса входят: большинство корненожек, большинство червей, большинство пластинчатожаберных и брюхоногих моллюсков, морские ежи, морские звезды, большинство голотурий, различные ракообразные. У животных этой группы преобладает двусторонняя симметрия, причем ротовое и анальное отверстия обычно находятся на двух противоположных концах тела; впрочем, имеются животные и с радиальной симметрией (например, многие морские ежи, морские звезды). Сильно развиты органы движения и органы высших чувств. Колониальных организмов среди животных этой группы нет. Резкой границы между блуждающими бентонными и активно плавающими организмами провести нельзя: относительно некоторых животных трудно решить, к какой из этих групп следует их отнести (например, некоторые ракообразные). Такие животные занимают промежуточное положение.

Животные, относящиеся к нектону, активно плавают и обладают хорошо развитыми органами передвижения, которые позволяют этим животным плыть даже против течения. Одним из таких органов является хвост. Сюда относятся рыбы (большинство), киты, дельфины, а из вымерших позвоночных — многие пресмыкающиеся. Из моллюсков можно упомянуть многих головоногих, например осьминогов. У нектонных организмов нередко развивается обтекаемая, часто торпедовидная или веретенообразная форма тела, которое построено по двусторонней симметрии. На переднем конце тела обыкновенно имеется голова, где находятся органы чувств (глаза) и рот. Тело их обычно не прозрачно. Они имеют ту или иную окраску, которая иногда следует определенным закономерностям. Скелет, мускулы и органы чувств обычно высоко развиты.

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

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

Таким образом, мы видим, что двусторонняя симметрия развивается обычно у активно передвигающихся животных; иными словами, она обычно связана со способностью активно двигаться в определенном направлении (блуждающий бентос и нектон). Наоборот, организмы, у которых способность к активному передвижению отсутствует или слабо развита, очень часто являются радиально-симметричными (прикрепленный бентос и планктон). Когда мы познакомимся с достаточным количеством фактического материала, будет небесполезно вернуться к этому вопросу.

### Биоценозы и танатоценозы и их значение в палеонтологии

Мы уже рассматривали условия среды, от которых зависит органическая жизнь. В водной среде, как мы видели, состав флоры и фауны связан с характером грунта, температурой, глубиной, соленостью и с другими условиями; поэтому вполне естественно, что на различных участках дна одного и того же бассейна мы видим различные «сообщества» животных и растений, различные комплексы живущих там организмов. На одних участках живут преимущественно одни формы, на других — другие. Такие комплексы форм организмов, встречающихся в том ли ином пункте в зависимости от имеющихся там определенных условий существования, называются б и о ц е н о з а м и. Так изучение бентоса современного Черного моря позволило установить, в заливах и в открытом море, целый ряд биоценозов (рис. 15).

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

Скопления мертвых животных или растений, встречаемые в тех или иных пунктах суши или дна какого-либо бассейна, предложено было называть т а н а т о ц е н о з а м и. В этом смысле можно говорить, например, о танатоценозах различных пунктов дна Черного моря, где наблюдаются скопления раковин моллюсков и остатки других животных, или о танатоценозах наземных животных, погибших в большом количестве вследствие засухи или наводнения. Закономерности образования танатоценозов представляют большое значение для палеонтологии.

Изучая условия существования ископаемых организмов и их биоценозы, мы должны помнить, что комплекс найденных в одном слое ископаемых отнюдь не тождествен биоценозу данного участка древнего бассейна.

Находящиеся в том или ином месте определенного слоя комплексы одновременно погребенных (захороненных) ископаемых остатков организмов называются т а ф о ц е н о з а м и («скопления погребенных»). Ясно, что в пластах земной коры мы встречаем только тафоценозы, по которым мы можем судить о танатоценозах и биоценозах прошлого. Тафоценоз отнюдь не всегда соответствует танатоценозу. В ископаемом состоянии сохраняются некоторые элементы танатоценоза, а другие — уничтожаются. Прежде всего обычно исчезают остатки организмов, которые лишены прочных скелетных образований. Нередко совершенно растворяются и не сохраняются в тафоценозе даже скелетные образования, состоящие из углекислого кальция или кремнезема. Приведем один пример. Известно, что известковые раковины у одних моллюсков состоят из арагонита, а у других — из кальцита. Этот последний менее поддается растворению, чем первый. Поэтому из богатого формами танатоценоза в некоторых случаях сохраняются лишь кальцитовые раковины (например родов *Ostrea*, *Pecten*), а раковины всех остальных форм исчезают бесследно (или сохраняются лишь в виде ядер). Таким образом, тафоценоз может оказаться несравненно беднее формами и однообразнее, чем тот танатоценоз, из которого он произошел.

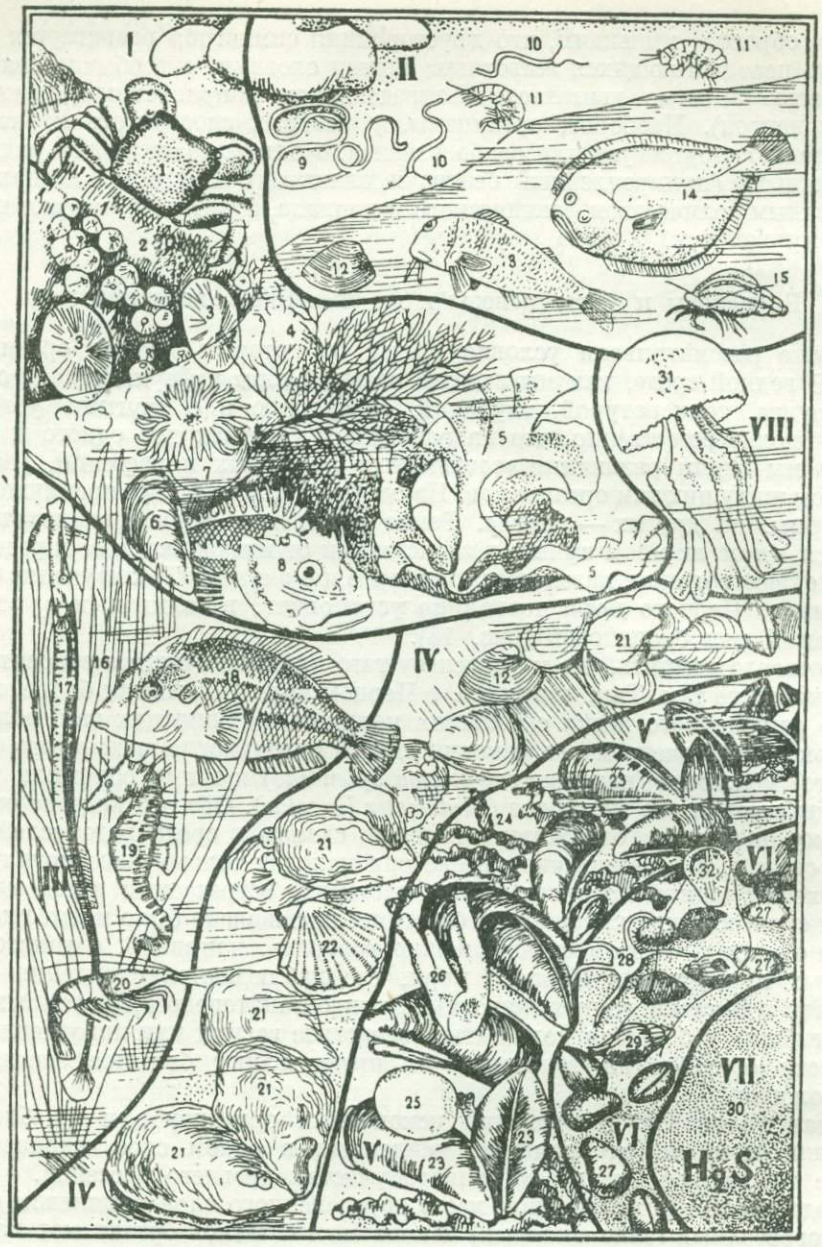



Рис. 15. Схема распространения биоценозов Черного моря.

I—Биоценоз скал. Часть населения этого биоценоза вылезает из воды и довольствуется только сыростью и волнами прибоя, например *1*— краб *Pachygrapsus*, *2*— усоногий рачек *Balanus* и *3*—моллюск *Patella*; другая часть населения скал живет глубже, например *4*—бурая водоросль *Cystoseira*, покрывающая все прибрежные скалы Черного моря, *5*— зеленые водоросли *Ulva* и *Enteromorpha*; к скалам прикреплены *6*— моллюски мидии (*Mytilus*) и *7*—актинии; около скал постоянно держится *8*—рыба морской ерш (*Scorpaena*).

II — биоценоз песка; у края воды ютятся *9*—немертины *Lineus*, *10* —низшие черви *Saccocirrus*, *11*—рачки бокоплавы и др.; глубже в песке живут *12*—моллюски *Venus*, *13*—разгребающие песок своими усиками рыбы султанки и *14*—закапывающиеся в него камбалы; по песку бродят—*15* раки-отшельники и пр.

Обычно в глубине заливов с песчано-илистым дном развивается III биоценоз зостеры: в морской траве зостере (*Zostera*) *16* прячутся *17*—морские иглы (*Syngnathus*), *18*—зеленушки (*Crenilabrus*), *19*— морские коньки (*Hippocampus*), *20*—креветки (*Leander*) и пр.

Глубже скал, песка и зостеры идет IV биоценоз устричника; основное его население — *21*—много устриц (*Ostrea*), *22* — морские гребешки (*Pecten*) и пр.

Глубже биоценоза устричника идет V биоценоз мидиевого ила, названный по имени заполняющего ил этих глубин *23*—моллюска мидии (*Mytilus*); там же процветают *24*—красная водоросль филлофора (*Phyllophora*), *25*—красная губка (*Suberites*) и *26*—асцидия (*Ciona*).

Еще глубже располагается VI биоценоз фазеолинового ила, названный по имени *27*—моллюска фазеолины (*Modiola phaseolina*). Там же мы встречаем *28*—мелких иглокожих амфиур, затем *29*—моллюска *Trophonopsis* и др.

Ниже фазеолинового мы имеем VII так называемое сероводородное царство бактерий (*30*).

Толща свободной воды заселена VIII биоценозом планктона открытого моря: из планктонных организмов на рисунке изображены *31*—медуза *Rhizostoma* и *32*—ктенофора *Pleurobranchia*. По Зернову.

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

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

В некоторых случаях мы можем убедиться в том, что встреченный нами комплекс ископаемых организмов находится там, где они жили, т. е. на месте биоценоза, состоявшего из организмов, остатки которых мы здесь находим. Об этом может свидетельствовать прежде всего ориентировка окаменелостей в породах, если она соответствует положению, занимаемому обычно живым организмом. Например, нахождение раковин сверлящих моллюсков в пустотах, ими же просверленных, с несомненностью доказывает, что они тут и жили. Некоторые двустворчатые моллюски, как мы увидим в дальнейшем, занимают вертикальное положение в слое песка или ила, в который они зарываются. Нахождение раковин таких моллюсков в положении, перпендикулярном плоскостям напластования, убеждает нас в том, что эти раковины погребены там же, где они и жили. О том же свидетельствует нахождение вертикально стоящих деревьев, обращенных своей нижней, основной частью вниз. Встречая ископаемые рифы, построенные различными морскими организмами, например известковыми водорослями или кораллами, мы имеем возможность удостовериться в том, что место погребения есть место, когда-то занимавшееся соответственными биоценозами. Некоторые признаки ископаемых могут указывать на то, что организмы жили либо на месте нынешнего нахождения их ископаемых остатков, либо очень близко от этого места. Об этом может свидетельствовать, например, обилие целых, хорошо сохранившихся, неокатанных раковин двустворчатых моллюсков с сомкнутыми створками. Множество нагроможденных створок устриц может указывать на древнюю устричную банку. Но если при внимательном рассмотрении оказывается, что все раковины более или менее окатаны, то, очевидно, приходится думать, что в данном случае створки были перенесены водой и отложи-

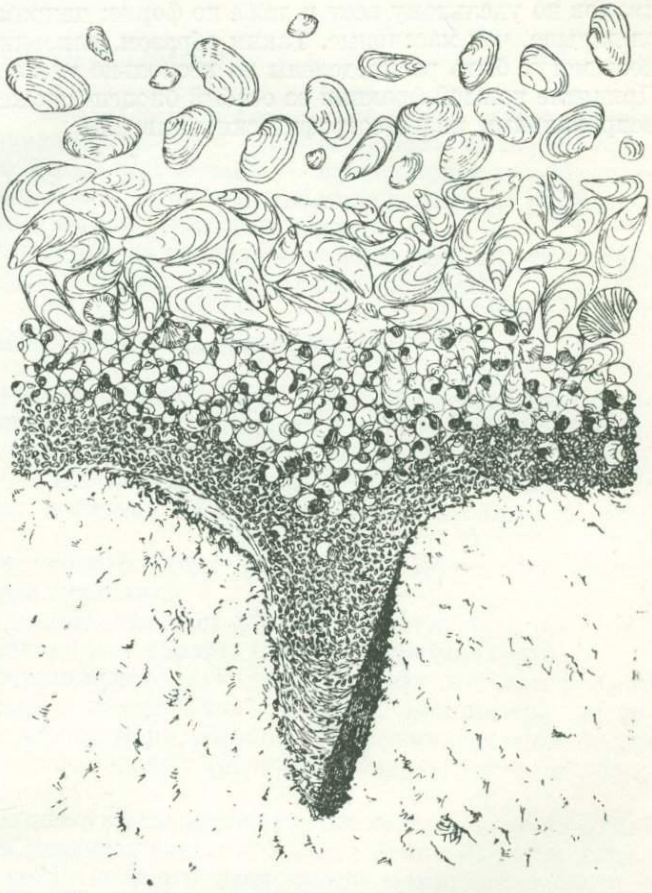


Рис. 16. Схема, поясняющая механическую сортировку раковин у берега моря. По Вейгельту.

лись на некотором расстоянии от местонахождения биоценоза, к которому принадлежали животные, обладавшие этими раковинами.

Находя в пластах окаменелости, мы очень часто не имеем возможности установить, принадлежит ли данный комплекс к биоценозу данного пункта или нет. Но даже в таких случаях иногда можно — по способу сохранения ископаемых и по условиям их нахождения в осадках — судить о биоценозе, из которого происходят данные остатки организмов. Иногда можно, например, установить, что последние происходят из биоценоза, находившегося недалеко от места теперешнего нахождения окаменелостей.

Если нам удается по тем или иным данным восстановить биоценоз данного пункта для данной эпохи, то мы можем судить об условиях среды в этой точке бассейна. Однако, как мы видели, не всякая находка того или иного комплекса ископаемых позволяет делать непосредственно такие выводы для места его нахождения, хотя бы уже потому, что остатки организмов после смерти этих последних могли быть перенесены на большие расстояния.

Иногда движение воды производит удивительную сортировку остатков организмов по удельному весу и даже по форме: например, легкие раковины уносятся дальше, чем массивные. Таким образом, раковины одного и того же биоценоза могут быть распределены на несколько «механических фракций» (рис. 16). Принятие каждой фракции за особый биоценоз может привести нас к совершенно неправильным палеогеографическим выводам.

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

# ПАЛЕОНТОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

## ГЛАВА IV

## ПРОСТЕЙШИЕ

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

Тип *Protozoa* (простейшие) делится на несколько классов. Из этих последних мы рассмотрим лишь один класс — класс *Rhizopoda* (корненожки).

### Класс Rhizopoda (корненожки)

Такое название было дано этому классу в связи с тем, что представители его могут выдвигать корнеподобные отростки протоплазмы и втягивать их обратно. Эти отростки называются ложноножками (псевдоподиями, рис. 7). Они служат прежде всего для захватывания пищевых частиц, а также и для передвижения (например, для ползания по дну у многих бентонных фораминифер).

Многие корненожки имеют твердый скелет (раковинки) и могут, следовательно, сохраняться в ископаемом состоянии.

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

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

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

Животное состоит из протоплазмы с ядром; ядро находится всегда внутри раковинки. От протоплазмы [illegible]ходят наружу по всем направлениям тонкие протоплазматические ложноножки.

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

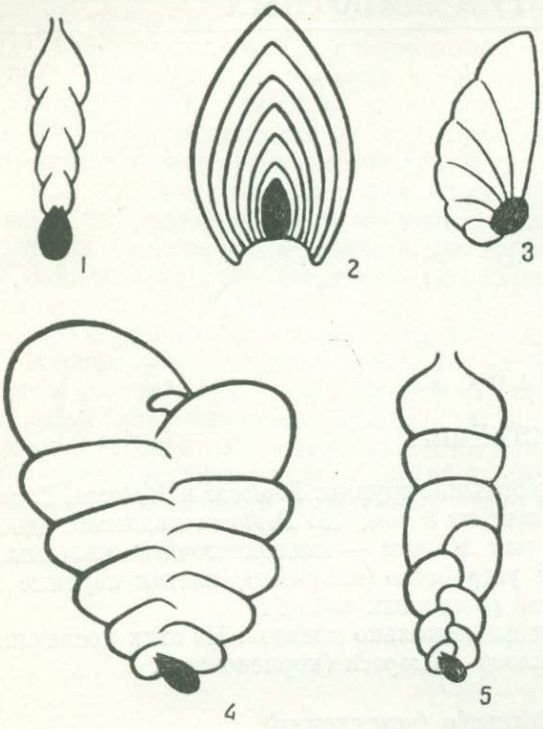



Рис. 17. Различные типы нарастания камер у фораминифер.

*1 — Nodosaria; 2 — Frondicularia; 3 — Cristellaria; 4 — Textullaria; 5 — Bigenerina.* У всех этих фораминифер начальная камера (зачерненная) похожа на раковину взрослой *Lagena* (рис. 18). Сильно увеличено. По Берри и Суиннертону.

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

Стенки некоторых форм прободены радиальными канальцами, открывающимися наружу мелкими отверстиями — порами. У многих эти поры отсутствуют; поэтому фораминиферы делились прежде на п р о б о д е н н ы х (с порами) и н е п р о б о д е н н ы х (без пор). Теперь, однако, этот признак не считается достаточным основанием для подразделения отряда на группы, так как поры могут присутствовать и отсутствовать у заведомо близко родственных форм, и даже у одного и того же вида они могут присутствовать в молодости и исчезать при наступлении взрослого состояния. Поры служат для выхода ложноножек (стр. 35). У непрободенных форм единственным местом выхода ложноножек является устье.

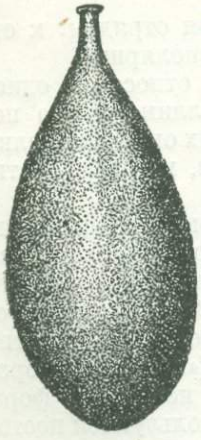


Рис. 18. *Lagena*. Сильно увеличено. По Кушмэну.

Р а з л и ч н ы е т и п ы с т р о е н и я р а к о в и н к и у м и к р о с к о п и ч е с к и х ф о р а м и н и ф е р. По рис. 17 читатель может составить представление о том, как могут развиваться различные формы раковинки.

Простейшая форма раковинки — однокамерная раковинка, наружная поверхность которой может иметь те или иные украшения.

Такую раковинку имеют представители рода *Lagena* (силур — ныне). В типичной своей форме она напоминает колбочку; устье ее расположено на свободном конце горлышка (рис. 18). Стенка стекловидная, с очень тонкими дырочками.

Н а ч а л ь н а я к а м е р а других фораминифер, изображенных на рис. 17, напоминает взрослую *Lagena*. Здесь эта начальная камера изображена зачерненной. По мере роста особи протоплазма, которая помещается в начальной камере, увеличиваясь, «переливается» из устья; затем часть протоплазмы, оказавшаяся вне камеры, выделяет стенку, и, таким образом, получается вторая камера. В дальнейшем таким же способом образуются следующие камеры; ро[illegible]оисходит прерывисто. Если все они, следуя друг за другом, располагаются в [illegible] прямой ряд, то получается четковидная раковинка (рис. 17[1]) рода *Nodosaria* (нижний палеозой — ныне).

В другом случае протоплазма, переливаясь из устья начальной камеры, стекает по двум противоположным сторонам устья и доходит до противоположного конца начальной камеры или даже идет дальше в этом направлении; затем излившаяся протоплазма выделяет стенку второй камеры. Вторая камера, таким образом, облекает начальную. Этот процесс многократно повторяется, и взрослая раковинка имеет форму, изображенную на рис. 17[2]. Таким строением характеризуется род *Frondicularia* (пермь — ныне).

Но камеры не всегда располагаются по прямой линии: иногда они следуют друг за другом, например, по плоской спирали, т. е. так, что каждая новая камера

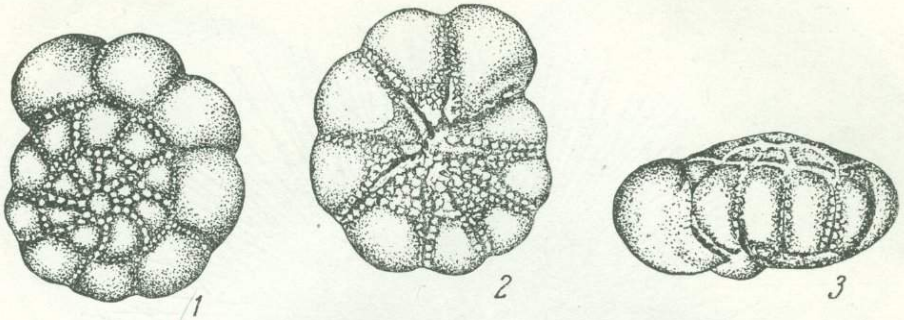



Рис. 19. *Rotalia beccarii*. Сильно увеличено.

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

делает некоторый поворот в одну и ту же сторону. Такой тип (рис. 17[3]) имеет большое распространение и представлен родом *Cristellaria* (верхний кембрий — ныне).

Рис. 17[4] дает представление о развитии раковинки с двумя рядами чередующихся камер. Если такой способ нарастания камер продолжается и во взрослом состоянии, то получается раковинка, характерная для рода *Textularia* (кембрий — ныне).

У других раковинок некоторое количество камер, следующих за начальной, располагается двурядно, по типу *Textularia*, а затем камеры следуют друг за

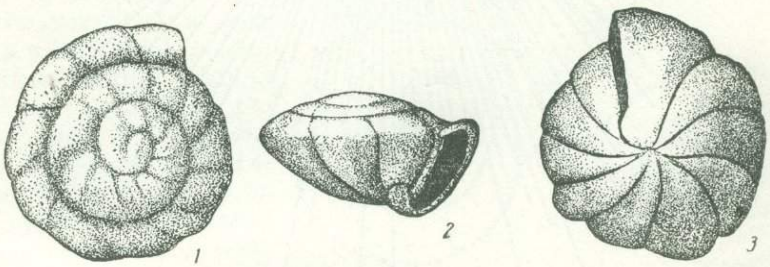



Рис. 20. Представитель семейства *Rotaliidae* (*Gyroidina*). Сильно увеличено.

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

другом в прямолинейном ряду, т. е. по типу *Nodosaria* (рис. 17[5]). Так построены раковинки рода *Bigenerina* (карбон — ныне).

Если у кристеллярий раковинка завивается по плоской спирали, то у многих других фораминифер камеры следуют одна за другой по улитковидной (нисходящей) спирали. У фораминифер с улитковидной спиралью со стороны в е р х у ш к и, где начинается рост раковинки, видны все камеры, а с противоположной стороны — со стороны о с н о в а н и я раковинки — видны лишь камеры последнего о б о р о т а («круга») спирали.

Улитковидная спираль хорошо выражена у раковинок форм, группирующихся вокруг рода *Rotalia* (мел — ныне, рис. 19). У представителей этой группы за

начальной камерой непосредственно следует стадия трубки, не разделенной на камеры, но эта трубка быстро сменяется более или менее короткими камерами, расположенными в улитковидную спираль. Раковинка состоит из нескольких оборотов («кругов») спирали. В каждом обороте имеется несколько камер. Сверху видны все обороты с их камерами, а снизу — лишь последний оборот (см. также рис. 20).

У представителей рода *Globigerina* (верхний мел — ныне) раковинка состоит из небольшого числа шаровидных камер, следующих друг за другом по улитковидной (нисходящей) спирали (рис. 21). Впрочем, спиральное строение не имеет

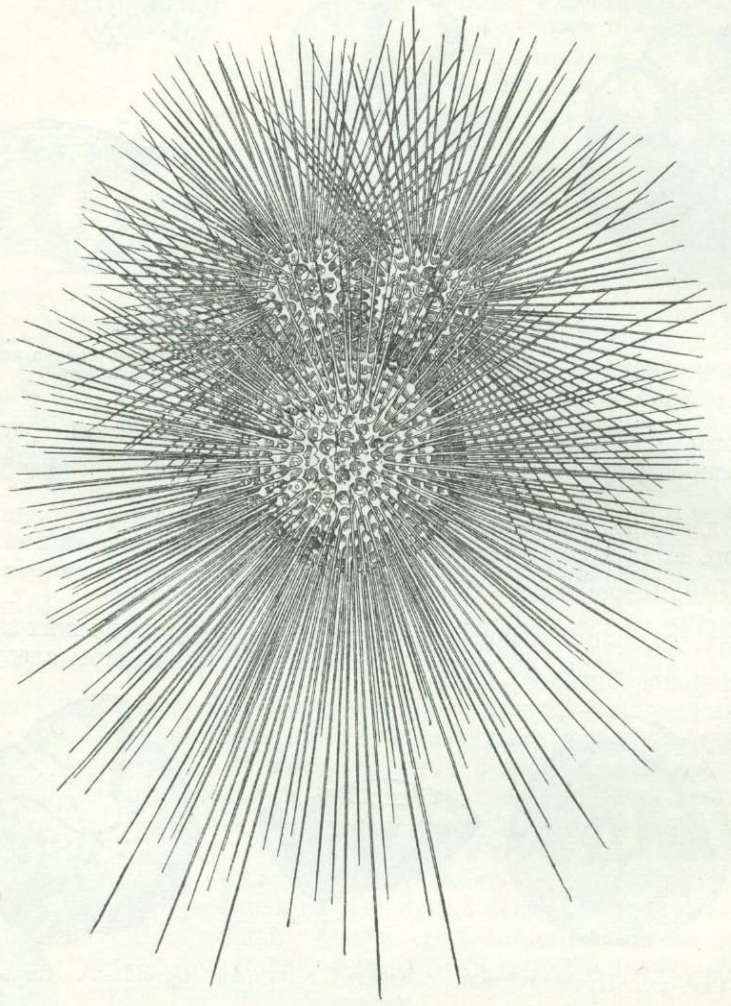


Рис. 21. *Globigerina bulloides* (современная). Сильно увеличено. Из Томсона.

здесь отчетливого развития. Толстые стенки раковинки покрыты тонкими шипами и решетчаты (вследствие обилия пронизывающих их канальцев).

У рода *Orbulina* (третичный период — ныне) последняя камера представляет собой шар, в котором помещаются все предыдущие камеры (рис. 22). Молодая раковинка построена по типу *Globigerina*, и лишь последняя шаровидная камера, включающая в себя предыдущие, представляет существенное отличие от глобигерины. Снаружи раковинка украшена тонкими длинными шипами.

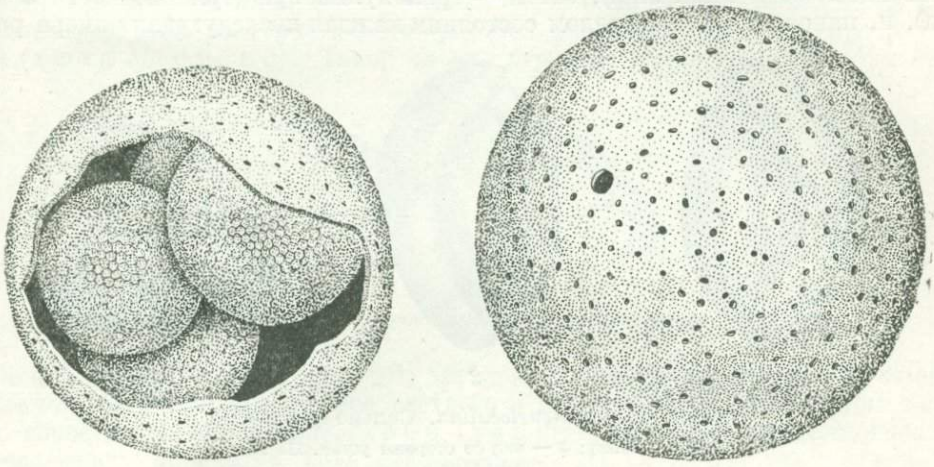
У *Orbulina*, как и у *Globigerina*, шипы значительно увеличивают наружную поверхность раковинки и этим способствуют поддержанию ее в воде.

Шаровидность есть приспособление к планктонному образу жизни. Если раковинка орбулины уже достигла такого совершенного строения, то у глоби-

герины мы видим лишь такое расположение камер, которое приближает общую форму раковинки к шаровидной.

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

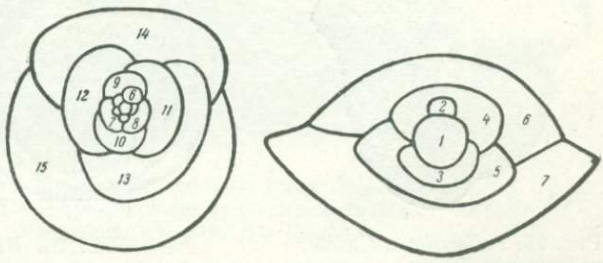
Сюда относятся такие роды, как *Quinqueloculina*, *Triloculina* и *Biloculina*. (Заметим, что в новейшей палеонтологической литературе род *Biloculina* обычно



*1* *2*

Рис. 22. *Orbulina* (современная). Сильно увеличено. *1* — раковина проломана и видны ранние камеры; *2* — наружный вид последней камеры. По Кушмэну.

фигурирует под названием *Pyrgo*. Такая замена произведена на том основании, что это последнее название было предложено раньше, чем название *Biloculina*. Подробнее о порядке замены одних названий таксономических единиц другими сказано в гл. XII. Раковинка состоит из удлиненных камер, из которых каждая последующая охватывает часть предыдущей. При этом завивание происходит лишь иногда в одной плоскости: такой способ завивания наблюдается у так называемых мегасферических[1] особей рода *Biloculina* во всех стадиях индивидуального развития раковинки (рис. 23[2]); у так называемых микросферических особей того же рода завивание происходит сначала в различных плоскостях, и лишь значительно позже — в одной плоскости (рис. 23[1]). Таким образом, ясно, что здесь мы наблюдаем пример диморфизма — явления, часто наблюдаемого у фораминифер и заключающегося в том, что раковинки представителей двух различных поколений одного и того же вида по своему строению относятся к двум различным типам. Это явление мы рассмотрим по ознакомлении с некоторыми важнейшими родами отряда.



*1* *2*

Рис. 23. *Biloculina*.

*1* — микросферическая особь. До образования камеры *6* раковинка проходит квинквелокулиновую стадию; во время образования камер *9*, *10* и *11* — трилокулиновую стадию, а последние две камеры располагаются определенно по билокулиновому типу. *2* — мегасферическая особь, от самого начала развивается по билокулиновому типу. По Суиннертону.

У *Quinqueloculina* (карбон? — ныне) раковинка завивается в пяти плоскостях, которые пересекаются под одинаковыми углами (360° : 5 = 72°), каждая камера по длине занимает полоборота (рис. 24).

---

[1] О микросферических и мегасферических особях см. стр. 48.

У *Triloculina* (триас — ныне) ранние камеры тоже располагаются по пяти плоскостям (по крайней мере, у микросферических форм), а далее они завиваются по трем плоскостям, равно отстоящим друг от друга (т. е. на 120°). При этом снаружи видны лишь три последние камеры, расположенные в трех различных плоскостях (рис. 25).

У *Biloculina* (лейас — ныне) в ранних стадиях (по крайней мере, у микросферических особей) раковинка проходит сначала квинквелокулиновую стадию (пять плоскостей завивания), затем — трилокулиновую (три плоскости завивания), и, наконец, в более зрелом состоянии каждая последующая камера распо-

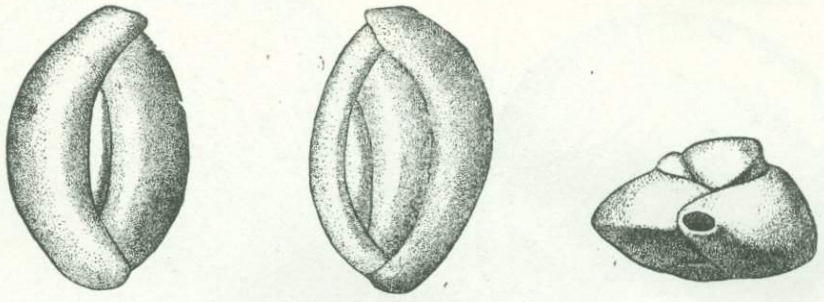


Рис. 24. *Quinqueloculina*. Сильно увеличено.
*1*, *2* — вид сбоку; *3* — вид со стороны устья. По Кушмэну.

лагается против предыдущей, т. е. нарастание камер происходит в одной плоскости. Эти отношения видны на схематических рис. 23[1] и 23[2] и на рис. 26.

Фузулины и близкие к ним формы. Сюда относятся довольно крупные верхнепалеозойские фораминиферы со спирально завитыми раковинками, более или менее вытянутыми по оси завивания раковинки. Снаружи виден лишь один, последний оборот, который закрывает все предыдущие. Раковинка двусторонне-симметричная.

Рис. 25. *Triloculina*. Сильно увеличено. Вид со стороны устья. По Кушмэну.

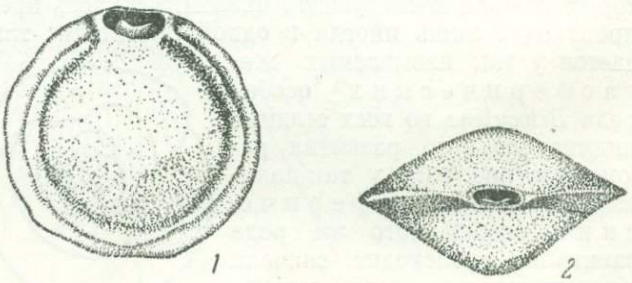


Рис. 26. *Biloculina*. Сильно увеличено.
*1* — вид сбоку; *2* — вид со стороны устья. По Кушмэну.

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

Прослеживая эволюцию форм, группирующихся вокруг рода *Fusulina* (т. е. форм семейства *Fusulinidae*), мы замечаем, что строение стенки раковинки у них значительно изменяется при переходе от самых древних форм к формам все более и более новым. В этой стенке, по мере эволюционного развития фузулинид, обособляются отдельные слои, строение которых у некоторых родов достигает значительной сложности. Процесс усложнения строения стенки связан прежде всего с тем, что фузулиниды, происходя из сравнительно мелких форм, заметно увеличиваются на протяжении всего эволюционного развития. Дело в том, что обособление отдельных слоев в стенке обусловливает упрочение раковинки без чрезмерного увеличения ее веса. У фузулинид наблюдаются четыре главных типа строения стенки.

Первый тип характеризуется однородным строением стенки, которая состоит из одного только слоя. Иногда при этом наружная часть этого последнего несколько плотнее внутренней (рис. 27[1]).

Стенка второго типа (рис. 27[2]) уже трехслойна: она состоит из одного среднего тонкого темного слоя (т е к т у м) и двух более широких и светлых слоев — наружного и внутреннего (наружный и внутренний т е к т о р и у м ы).

Стенка третьего типа (рис. 27[3]) имеет четыре слоя: она отличается от стенки второго типа тем, что в ней между темным слоем (тектум) и внутренним светлым слоем (внутренний текториум) располагается еще более светлый, прозрачный слой (д и а ф а н о т е к а). Такое именно строение имеет стенка у рода *Fusulina*.

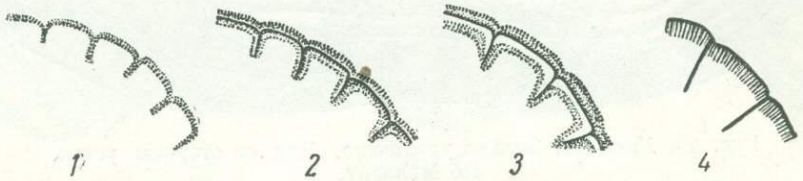



Рис. 27. Различные типы строения стенок у фузулинид. По Раузер,

Стенка четвертого типа (рис. 27[4]) двуслойна: она состоит из тонкого темного наружного слоя (тектум) и более светлого и толстого внутреннего слоя, имеющего ясное ячеистое строение (к е р и о т е к а). Такое строение стенки наблюдается, между прочим, у рода *Schwagerina*.

На наружной поверхности раковинки мы видим борозды, тянущиеся от одного полюса раковинки к другому. Такие борозды, как мы видим, тянутся как раз по тем линиям, от которых отходят внутрь перегородки раковинки, делящие каждый оборот на многочисленные камеры. Поэтому эти б о р о з д ы называются п е р е г о р о д о ч н ы м и. Перегородки эти являются выпрямленными у своего основания, т. е. у соответствующей перегородочной борозды. Но по направлению к центру раковинки перегородки у большинства фузулинид становятся

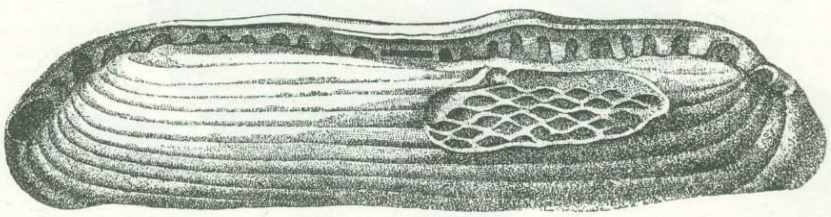


Рис. 28. Раковина одного из представителей семейства *Fusulinidae* (Род *Quasifusulina*). Видны камерки, образованные срастанием складок соседних перегородок. Увеличено в 8 раз. По Мёллеру.

складчатыми. Если перегородки сильно и правильно складчаты, то получается картина, которую мы видим на рис. 28, где камеры подразделены на многочисленные камерки, что объясняется срастанием двух соседних перегородок в местах соприкосновения складок, обращенных друг к другу своими выпуклостями. Такое срастание наблюдается, конечно, лишь в ближайших к оси раковинки частях перегородок: ближайшие к периферии части перегородок остаются всегда ровными.

Устья представляют вытянутую в длину щель или ряд округленных отверстий.

У рода *Fusulina* (средний карбон) форма раковинки может быть веретенообразной, цилиндрической или шаровидной (рис. 29). Стенка довольно тонка и состоит, как мы уже отметили, из четырех слоев. Перегородки складчаты.

Раковинки рода *Schwagerina* (верхний карбон — нижняя пермь) имеют относительно тонкие перегородки (рис. 30). Ранние обороты низкие; высота средних оборотов резко возрастает; в более поздней стадии высота оборотов может умень-

шаться. Перегородки нередко бывают прямыми в своей средней части и складчатыми в частях своих, близких к полюсам; в других случаях они бывают складчатыми на всем своем протяжении. Среди швагерин преобладают шаровидные формы.

Эта весьма высокоспециализированная группа широко распространена в каменноугольных и пермских отложениях. Некоторые представители ее служат

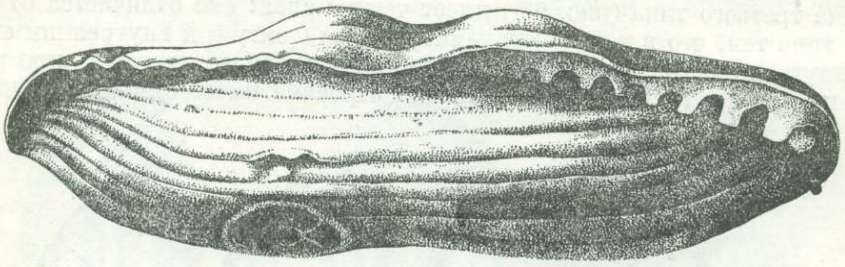
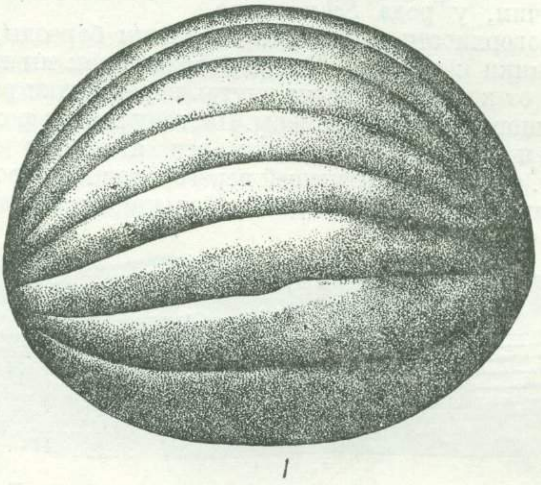
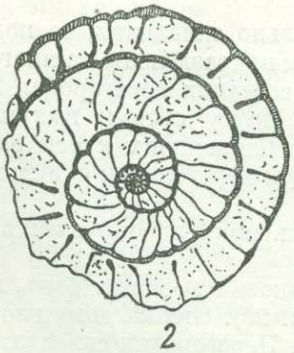


Рис. 29. *Fusulina*. Сильно увеличено. Вид со стороны устья. По Мёллеру.

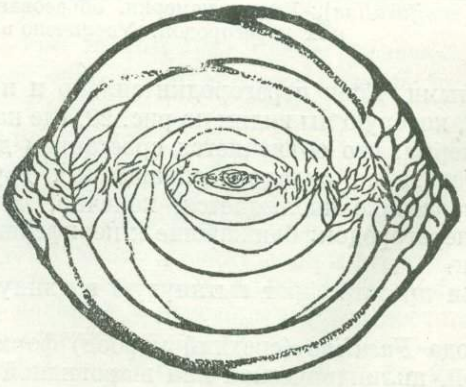
весьма ценными руководящими ископаемыми. Древнейшие из найденных до настоящего времени фузулинид встречаются в верхней части нижнего карбона; некоторые формы найдены в верхней перми, но к концу этой эпохи семейство *Fusulinidae*, очевидно, совершенно исчезает.



1



2



3

Рис. 30. *Schwagerina princeps*.

*1* — общий вид; *2* — поперечный разрез; *3* — продольный разрез (по оси завивания). Увеличено. По Мёллеру (*1*) и Шелльвину (*2* и *3*).

П р о и с х о ж д е н и е  ф у з у л и н и д. Изучение некоторых фораминифер нижнего карбона проливает свет на вопрос о происхождении этого своеобразного семейства.

С этой точки зрения особого внимания заслуживает древнейший, по времени своего появления в геологической летописи, род рассматриваемого семейства *Staffella* (визейский

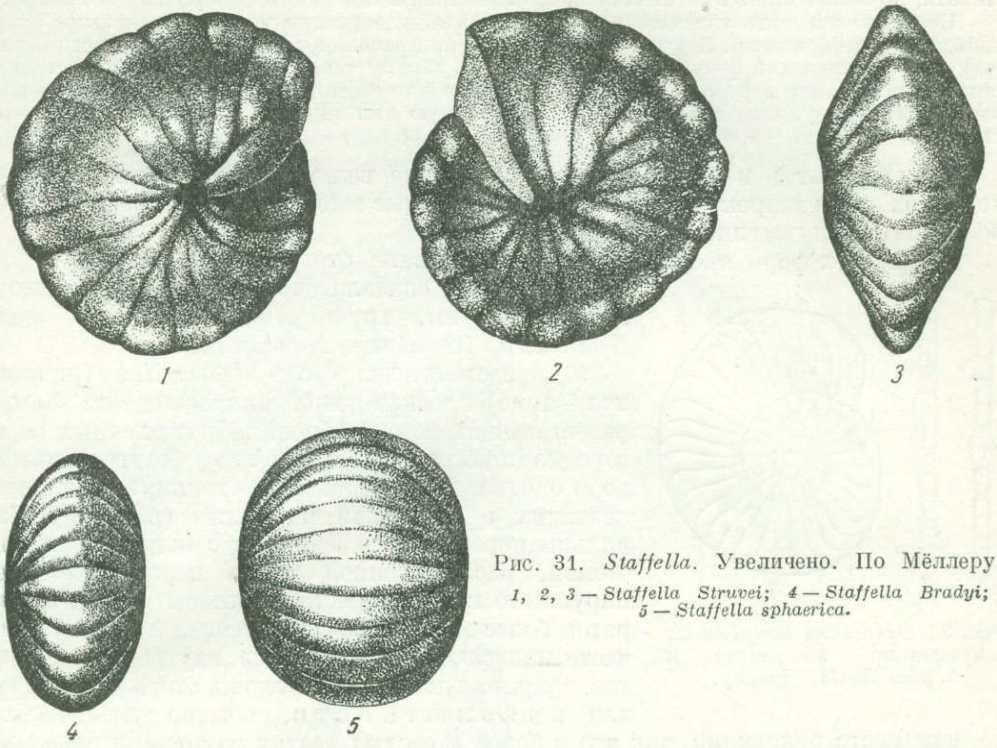



Рис. 31. *Staffella*. Увеличено. По Мёллеру.
*1, 2, 3 — Staffella Struvei; 4 — Staffella Bradyi; 5 — Staffella sphaerica.*

ярус нижнего карбона — верхняя пермь). Сюда относятся небольшие формы с раковинкой диаметром обычно менее 2,5 *мм* (рис. 31). Раковинка чечевицеобразная или шарообразная. Ось навивания короче диаметра раковинки или приблизительно равна ему. Стенка четырехслойная, как у представителей рода *Fusulina*. Перегородки прямые. Таким образом, штаф-

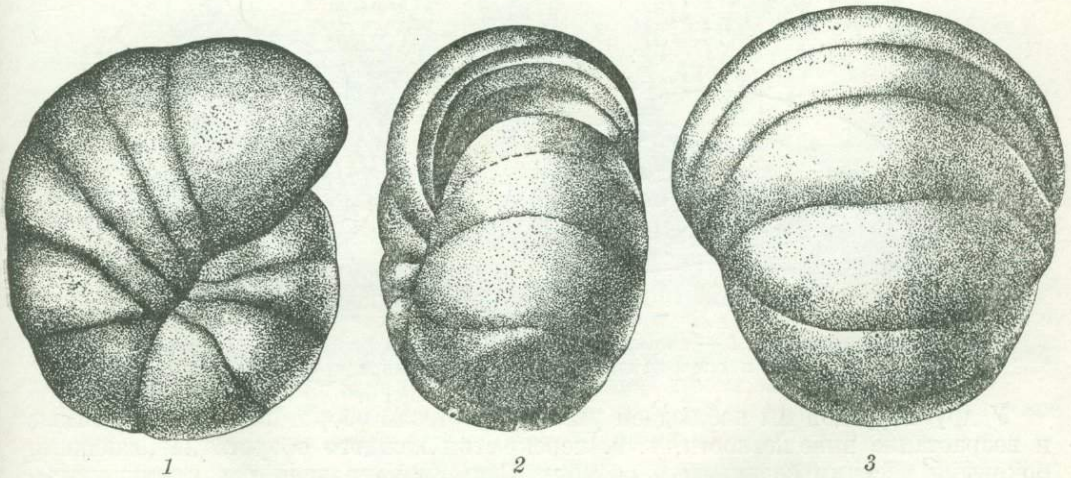



Рис. 32. *Endothyra*. Сильно увеличено. По Мёллеру.

фелла представляет собой очень примитивный род фузулинид и еще не имеет многих признаков, характерных для этого семейства, хотя стенка раковинки уже приобрела четырехслойное строение.

Только что рассмотренный род довольно близок к роду *Endothyra* (нижний карбон — триас). К этому роду относятся мелкие формы, диаметр которых редко превышает 1,5 *мм* и часто бывает менее 1 *мм* (рис. 32). Таким образом, эндотиры мало выделяются среди обык-

новенных мелких фораминифер своей величиной. Раковинка спирально свернутая, состоящая из малочисленных оборотов (до четырех), которые разделены на камеры. В процессе нарастания оборотов раковинки ранее образовавшиеся обороты более или менее закрываются последующими, а ось навивания обычно меняет свое положение. Стенка известковая, но может иметь в своем составе мелкие зерна обломочного материала (песчинки).

Нетрудно заметить значительное сходство между эндотирами и примитивными фузулинидами (штаффеллами). Изучение этих двух групп привело некоторых палеонтологов к выводу о происхождении фузулинид от эндотир. В пользу такого вывода говорит не только сходство в строении взрослых раковинок, но также и то обстоятельство, что внутренние обороты многих фузулинид обнаруживают характерную для эндотир изменчивость оси навивания.

Нуммулиты и орбитоиды. В течение верхнемеловой и нижнетретичной эпох были широко распространены крупные многокамерные корненожки — орбитоиды и нуммулиты.

Среди этих форм имеются подлинные гиганты отряда фораминифер.

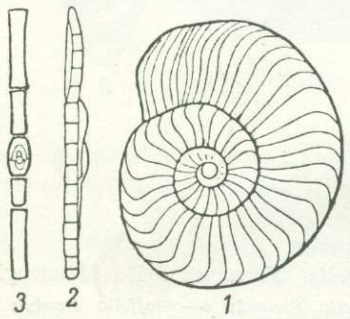



Рис. 33. *Operculina complanata*, современная. Увеличено в 9 раз. По М. Дэвису.

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

У представителей рода *Operculina* (нижний мел—ныне) плоская раковинка состоит из быстро расширяющихся 3—4 оборотов, разделенных перегородками на камеры (ср. рис. 35[1]). Внутри каждой перегородки имеется система тонких канальцев, лежащих в срединной плоскости (рис. 33[2]). Канальцы перегородок соединены с подобной же системой, расположенной вдоль периферического, наружного края раковинки. Камеры молодых оборотов более или менее седловидны, и боковые их части нависают на края более внутренних оборотов, закрывая последние. Степень этого нависания, или инволютности, обычно уменьшается по мере роста раковинки, так что в более взрослых частях раковинки ранее образовавшиеся обороты лишь немного охватываются последующими. Несмотря на нависание более поздних оборотов на боковые части более ранних, все-таки снаружи можно различить все обороты раковинки. Устье (апертура) единое, простое, расположенное у основания перегородки.

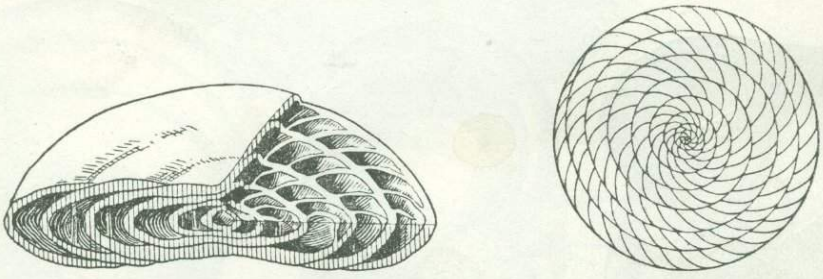



Рис. 34. *Assilina*. *1* — схема строения; *2* — схема разреза, проведенного по плоскости симметрии. По Вандервлерку.

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

У рода *Assilina* (эоцен) нависание (инволютность) оборотов становится заметным и в более взрослых частях раковинки (рис. 34). Раковинка, однако, обычно не вполне инволютная, и ранние обороты остаются частично неприкрытыми; если же они и прикрыты, то лишь тонким слоем, сквозь который они просвечивают.

У представителей этого рода обороты часто очень низки; они многочисленны и подразделены на большое количество камер.

У рода *Nummulites* (конец верхнего мела — олигоцен, главным образом — средний эоцен) нависание оборотов удерживается на протяжении всей жизни; благодаря этому снаружи виден всегда лишь последний оборот (рис. 35).

Рассмотрим рис. 35[1], где изображен нуммулит в трех взаимно перпендикулярных разрезах. Справа мы видим часть боковой поверхности нуммулита. Ближе к центру боковой поверхности наружный слой раковинки удален, и поэтому мы видим здесь более или менее извилистые «ребрышки», соответствующие перегородкам, а также «зернышки», соответствующие так называемым столбикам (рис. 35[2] и 35[3]).

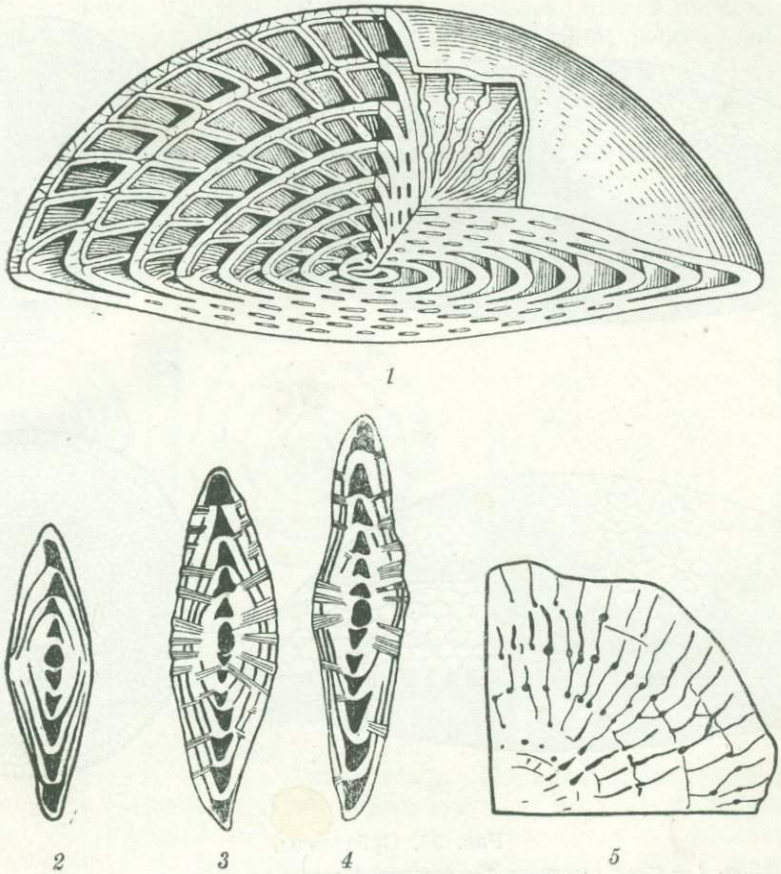



Рис. 35. *Nummulites*.

*1* — внутреннее строение раковины; *2* — поперечный разрез: видны объемлющие обороты; *3* и *4* — поперечные разрезы: видны столбики; *5* — часть боковой поверхности: видны «ребрышки» и «зернышки». По Циттелю (*1*) и Пантелееву (*2*, *3*, *4*, *5*).

В левой части рис. 35[1] мы видим экваториальное сечение нуммулита, где, между прочим, показана система канальцев, пронизывающих стенки.

Таким образом, *Nummulites* отличаются от *Assilina* тем, что у первого все обороты вполне инволютны, так что более ранние обороты снаружи никогда не видны (рис. 35[1]). В срединной (экваториальной) плоскости — плоскости симметрии — у *Nummulites* камеры менее высоки, чем у *Operculina*, но система канальцев сохраняется. В боковых (расположенных по обеим сторонам от плоскости симметрии) частях перегородок системы канальцев нет; эти части через известные промежутки укрепляются столбиками (рис. 35[3]).

Древнейшие представители рода, известные преимущественно из палеогена, были мелкими формами; наиболее крупные виды, диаметром до 10 *см* и более, известны из среднего эоцена.

В общем, рассмотренные нами роды: *Nummulites*, *Assilina* и *Operculina* настолько близки друг к другу, что один из лучших исследователей современных и ископаемых корненожек пришел совсем недавно к заключению, что эти роды и некоторые другие, близкие к ним, в сущности, относятся к одному роду.

Нуммулиты и близкие к ним роды встречаются весьма часто в эоцене Европы и Азии, образуя толщи известняков в Альпах, Гималаях и в других горных цепях. Жили они, главным образом, в огромном средиземном море Тетис. Один из видов рода *Nummulites* является главным породообразующим организмом известняка, из которого построены многие пирамиды в Египте.

Если при росте раковинки вначале камеры располагаются по спирали, а затем концентрическими кольцами, причем последняя, кольцевая стадия преобладает над спиральной, то получается о р б и т о и д н ы й тип развития, характерный для другой важной группы крупных фораминифер, для так называемых орбитоидов (рис. 36). Таким образом, у представителей этой группы вместо оборотов спирали мы видим кольца. У орбитоидов протоплазма, при нарастании раковины, выливалась через многочисленные поры как на боках раковинки, так и по ее периферическому краю, так что возникал срединный экваториальный диск сравнительно крупных камер, а по сторонам от него — слои из маленьких камер.

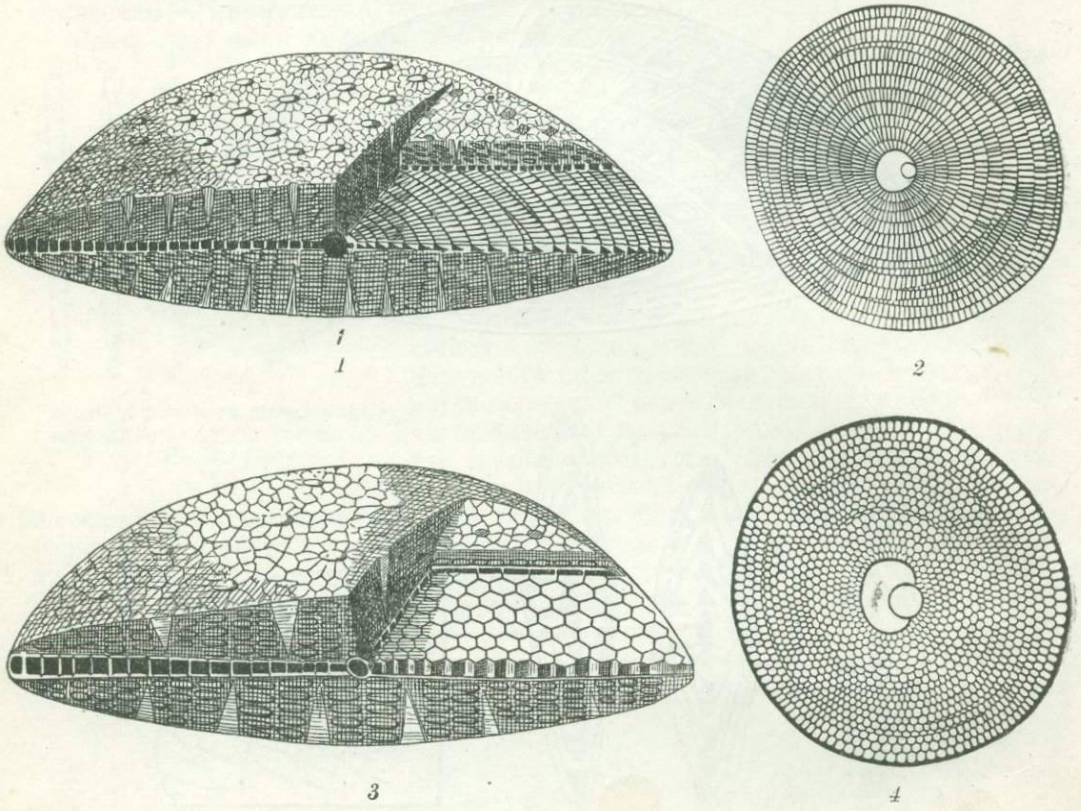



Рис. 36. Орбитоиды.

*1, 2 — Discocyclina. 1* — схема строения; *2* — срединный разрез по плоскости симметрии. *3, 4 — Lepidocyclina. 3* — схема строения; *4* — срединный разрез (по плоскости симметрии). Обратить внимание на форму экваториальных камер. По Вандервлерку.

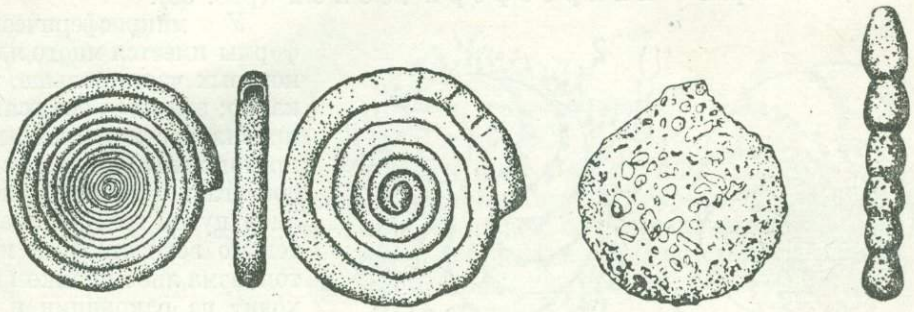
В верхнемеловую и особенно в нижнетретичную эпохи было много родов орбитоидов, представители которых нередко играли большую роль как породообразующие организмы. Орбитоиды по наружному виду похожи друг на друга, так что для распознавания родов нужно иметь экваториальные разрезы; такие разрезы дают возможность изучить первые камеры и геометрическую форму разреза камер, составляющих экваториальный диск. Так, у верхнемелового рода

*Orbitoides* сечение каждой экваториальной камеры несколько напоминает низкий ромб или равнобедренный треугольник с округло-выпуклым основанием, у других форм разрез экваториальных камер имеет вид удлиненного прямоугольника (рис. 36[2]) или является шестиугольным (рис. 36[4]).

На рис. 36[1] дана схема строения раковинки рода *Discocyclina* (эоцен). В экваториальном сечении (справа) камеры имеют форму прямоугольника, вытянутого в радиальном направлении. Они расположены более или менее определенными концентрическими кольцами. Впереди мы видим поперечный разрез. Здесь заметны камеры экваториального диска, а по обе стороны от этого диска имеется по одному толстому слою боковых камер. На боковой поверхности видны бугорки, или «зернышки», которые, как у нуммулитов, являются окончаниями столбиков. Как видно на нашем рисунке, столбики начинаются либо в непосредственной близости от экваториального диска, либо на некотором расстоянии от него; постепенно утолщаясь, они направляются к боковой поверхности раковинки, где концы их и выступают в виде бугорков («зернышек»), вокруг которых располагаются, наподобие лепестков цветка, боковые камеры.

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

Песчаные формы. Многие фораминиферы строят свои раковинки из песчинок, причем цементом может служить органическое хитиноподобное



*1* *2* *3* *4* *5*

Рис. 37. «Песчаные» фораминиферы.

*1, 2, 3 — Ammodiscus; 4 — Saccamina; 5 — Rheophax.* По Кушмэну.

вещество или известь. Эти формы с «песчаными» раковинками часто подобны некоторым известковым формам (рис. 37).

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

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

*Miliolidae* обильнее всего представлены в теплых мелких водах, в частности, — в областях развития коралловых рифов, хотя некоторые формы этого семейства приспособились к более глубоким и более холодным водам. Вообще же это — одна из наиболее мелководных групп фораминифер.

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

Орбитоиды и нуммулиты, повидимому, были тоже донными животными, о чем свидетельствуют массивность и некоторые другие признаки раковинки многих изученных форм. То же самое, очевидно, можно сказать и относительно фузулинид.

Знание распределения современных родов по различным глубинам нынешних океанов позволяет определять приблизительную глубину, на которой отлагались многие более или менее молодые пласты, содержащие раковинки фораминифер.

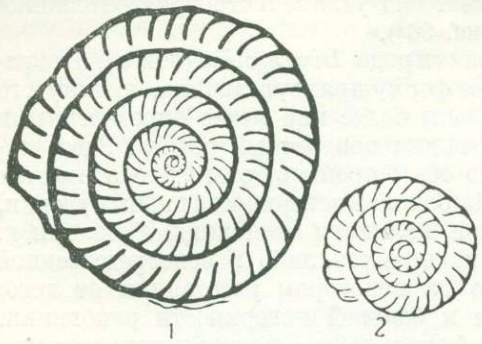



Рис. 38. Микросферическая (*1*) и мегасферическая (*2*) особи одного из видов *Nummuliles*. По М. Д. Метальникову.

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

Диморфизм и смена поколений. У фораминифер наблюдается смена поколений. Обычно среди особей одного и того же вида встречаются две формы: одна — сравнительно небольших размеров, но с большой начальной камерой, а другая — побольше, но с маленькой начальной камерой. Первая форма называется мегасферической, а вторая — микросферической (рис. 38).

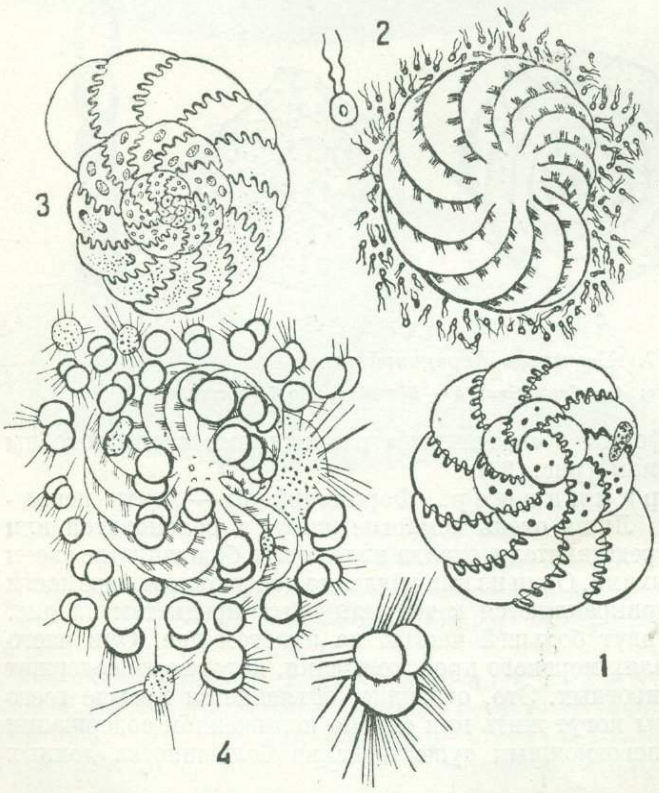



Рис. 39. Диморфизм и смена поколений у *Polystomella*. Схематические рисунки. Сильно увеличено.

*1*— взрослая мегасферическая особь, освобожденная от известковой раковинки (черные точки — образующиеся споры; темное пятно справа — ядро); *2* — выход спор; рядом слева изображена сильнее увеличенная спора; *3* — микросферическая особь, освобожденная от известковой раковинки: видно много ядер; *4*— микросферическая особь, производящая новые мегасферические особи. Внизу — молодая мегасферическая особь. По Лангу.

У микросферической формы имеется много ядер, которых часто больше, чем камер; эти ядра без всякой правильности рассеяны по протоплазме. Когда особь достигает зрелости, число ядер путем деления значительно возрастает, и протоплазма либо целиком выходит из раковинки и собирается снаружи от нее, либо втягивается в последнюю камеру. Затем каждое ядро собирает вокруг себя некоторое количество протоплазмы и выделяет начальную камеру новой раковинки. Эта начальная камера сравнительно крупна и является первой камерой мегасферической особи. У мегасферической особи имеется лишь одно ядро. В конце индивидуальной жизни ядро распадается на большое количество мелких ядер. Последние облекаются некоторым количеством протоплазмы, и в результате образуются жгутиковые споры, которые покидают раковинку. Эти споры сливаются попарно и дают начало маленькой начальной камере микросферической особи (рис. 39).

Таким образом, микросферическая особь есть результат полового процесса, а мегасферическая получается путем бесполого размножения. У тех видов, пред-

ставители которых проходят две или несколько стадий индивидуального развития, отличающихся одна от другой по способу нарастания раковинок; эти стадии развития повторяются более полно микросферическими особями, у мегасферических же некоторые стадии могут совершенно выпадать (см. схематические разрезы мегасферической и микросферической особей рода *Biloculina* — рис. $23^1$ и $23^2$ и *Nummulites* — рис. 38).

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

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

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

Фораминиферы и биогенетический закон. Мы познакомились с некоторыми родами рассматриваемого отряда, представители которых при своем развитии проходят стадии, соответствующие взрослым раковинкам других родов. Так, *Triloculina* проходит стадию *Quinqueloculina*, *Biloculina* же проходит стадии *Quinqueloculina* и *Triloculina*; *Orbulina* проходит стадию *Globigerina*.

Такие случаи можно понимать, согласно биогенетическому закону, как повторение филогении онтогенией (стр. 20). Подобное же толкование может быть применено и во многих других случаях, когда ранние стадии развития раковинки отличаются от более поздних.

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

Большую роль в образовании современных морских осадков играют планктонные фораминиферы. Раковинки их, падая после смерти организмов, накопляют так называемый глобигериновый ил. Этот ил, покрывающий в современных океанах не менее четверти поверхности земного шара, состоит, главным образом, из раковинок глобигерин и им подобных форм. Однако глобигериновый ил не отлагается в самых глубоких частях океана; нижней границей его распространения является глубина приблизительно в 4000 *м*. Это объясняется тем, что при бóльшей глубине дна падающие известковые раковинки растворяются, не успев достигнуть дна.

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

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

Крупные формы верхнего палеозоя, верхнего мела и палеогена имеют выдающееся значение для определения геологического возраста слоев, в которых встречаются эти фораминиферы.

Мелкие, микроскопические фораминиферы в течение последних десятилетий приобрели чрезвычайно важное стратиграфическое значение в СССР, в Северной Америке и в других странах. Они изучаются преимущественно в связи с геологическим исследованием нефтеносных районов. В нашей стране их систематическое изучение начато лет 10—12 назад, но уже дало ценнейшие результаты. Большое значение мелких фораминифер зависит прежде всего от того, что в небольшом образце породы из буровой скважины можно иметь множество целых раковинок разных видов, в то время как более крупные ископаемые встречаются здесь в целых экземплярах гораздо реже. При взятии образцов из буровых скважин далеко не всегда удается получить раковины моллюсков и другие более или менее крупные окаменелости, присутствующие в пластах, или извлекаются лишь обломки этих окаменелостей, часто совершенно неопределимые. Далее, в некоторых пластах осадочных отложений мы не встречаем никаких органических осадков, кроме фораминифер. Многие фораминиферы, будучи планктонными, могли быстро переноситься на огромные расстояния, а это сильно повышает их значение в качестве руководящих ископаемых. Из остальных же, бентонных, многие жили вдали от берегов, где условия среды довольно однообразны и где эти формы могли свободно распространяться во все стороны.

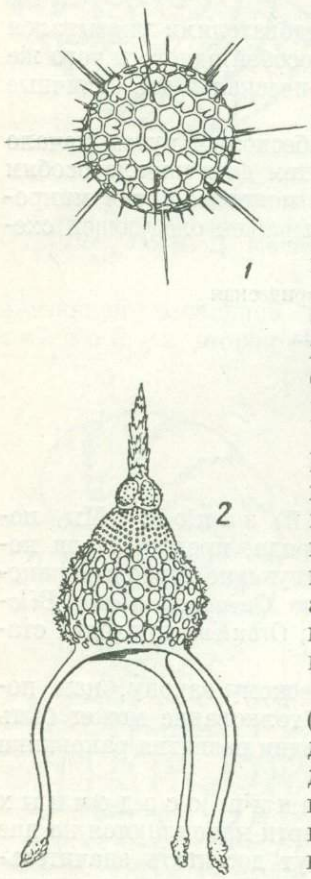



Рис. 40. Раковинки радиолярий.

1 — раковинка представителя подотряда *Spumellaria*; 2 — раковинка представителя подотряда *Nassellaria*. Весьма сильно увеличено. По Геккелю.

Отряд *Radiolaria* (радиолярии, или лучевики). Радиолярии в большинстве своем мелкие микроскопические организмы; ныне они живут лишь в морской воде, где ведут планктонный образ жизни. Те из них, которые обладают твердыми скелетными элементами, имеют красивые, нежные, решетчатые раковинки из аморфного кремнезема; впрочем, существует небольшая группа радиолярий, у которых скелет состоит из сернокислого стронция.

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

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

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

*Spumellaria* имеют шаровидный решетчатый скелет, часто с большими радиальными иглами (рис. 40[1]). Иногда этот скелет дисковиден. Перепонка центральной капсулы прободена многочисленными отверстиями, рассеянными по всей ее поверхности.

У *Nassellaria* — шлемовидный или шапковидный кремнеземный скелет, имеющий одну ось симметрии (рис. 40[2]). Перепонка центральной капсулы прободена не по всей своей поверхности, а на одном полюсе.

Радиолярии обычно плавают на поверхности, а также живут в воде на различных глубинах, часто даже на небольшом расстоянии от дна океана.

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

В океанах нашего времени радиолярии образуют значительные скопления там, где принос других осадочных материалов незначителен. Поэтому р а д и о л я р и е в ы й и л развит в глубоких местах, где остатки известковистого планктона растворяются, не достигнув дна, и где на глубине около 4000 *м* глобигериновый ил сменяется радиоляриевым. Радиоляриевый ил покрывает значительные пространства дна океана на глубине 4000—8000 *м*. В состав радиоляриевого ила входят кремневые скелеты и других организмов, а также значительное количество минеральных зерен. Нежные скелеты радиолярий реже сохраняются в ископаемом состоянии, и эта группа до сих пор менее изучена, чем фораминиферы. Тем не менее, остатки радиолярий были находимы в отложениях кайнозоя, мезозоя, палеозоя и даже в докембрийских пластах.

Находя слои с многочисленными радиоляриями, геологи иногда склонны думать, что эти образования возникли на глубине свыше 4000 *м*, аналогично нынешнему радиоляриевому илу. Однако в некоторых случаях удается установить, что породы с обильными остатками радиолярий отлагались в условиях неритовой полосы. Иногда вместе с радиоляриями встречаются, например, бентонные фораминиферы, составляющие комплекс, характерный для мелководной области.

ГЛАВА V

# ГУБКИ

Тип *Porifera* (губки) представляет собой низший, самый примитивный тип многоклеточных животных. Строение их показывает, что между ними и всеми остальными многоклеточными, повидимому, нет непосредственного родства.

Палеонтологические исследования последнего десятилетия, которые велись, главным образом, в нашей стране, но также и за границей, установили близкую связь между несомненными губками и группой преимущественно кембрийских форм, известных под названием археоциатов (*Archaeocyathida*). Палеонтологи,

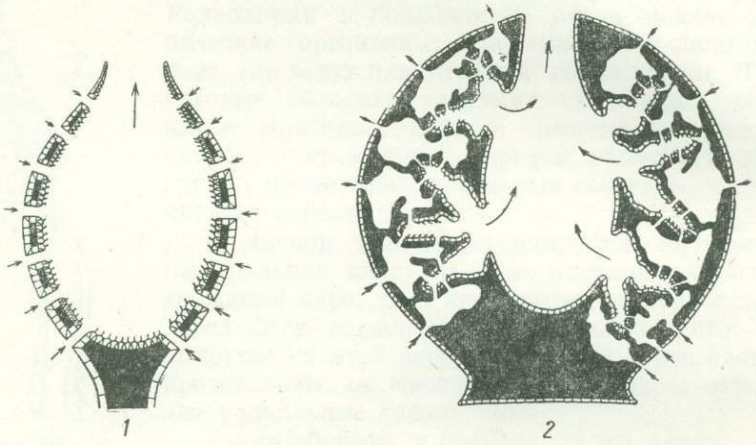



Рис. 41. Схематические вертикальные разрезы губок.
*1* — *Ascon*; *2* — *Sycon*. По Берри.

изучающие эту последнюю группу, таксономическое положение которой еще недавно представлялось совершенно проблематическим, приводят веские доводы в пользу отнесения ее к типу губок. Однако пока еще трудно сказать, какое именно место следует уделить этой вымершей группе в пределах типа *Porifera*. Вполне возможно, что окажется целесообразным противопоставить археоциатов, как особый подтип *Archaeocyathida*, всем остальным губкам, которые в таком случае придется объединить в подтип «настоящих» губок (*Euspongia*). Здесь мы приступаем к описанию именно этих последних, а *Archaeocyathida* рассмотрим особо — в конце этой главы.

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

В теле губок ткани, т. е. группы клеток, приспособленных для выполнения определенных функций, слабее диференцированы, чем это можно было наблюдать у всех остальных многоклеточных. Форма и размеры тела для различных пред-

ставителей типа губок менее характерны, чем для остальных многоклеточных: у многих губок форма тела непостоянна.

Строение наиболее просто организованных губок может быть сведено к схеме, изображенной на рис. 41[1]. Здесь показан продольный разрез, проведенный через срединную ось такой губки. Губка эта имеет форму бокала; она неподвижно прикреплена ко дну своим основанием. Боковые стенки бокала пронизаны многочисленными порами (потому-то этот тип и называется *Porifera*, что значит «пороносцы»). Через эти в в о д я щ и е п о р ы вода вместе с пищевыми частицами входит во внутреннюю полость, откуда она выходит через большое выводное отверстие вверху бокала, которое можно назвать «устьем» (osculum).

Ток воды, приносящий пищевые частицы, вызывается колебанием жгутиков ж г у т и к о-в о р о т н и ч к о в ы х к л е т о к, выстилающих внутреннюю полость губки. Эти клетки изображены на рис. 42. Каждая из этих клеток имеет так называемый воротничок, из которого выступает длинный жгутик. Направление тока воды, вызываемого колебанием этих бесчисленных жгутиков, показано на рис. 41[1] стрелками. Этот ток направляется кверху, к выводному отверстию (устью). Кроме этой функции, жгутиковые клетки захватывают пищевые частицы и переваривают их.

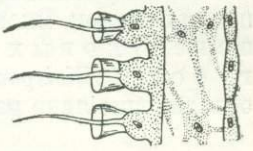


Рис. 42. Сильно увеличенный разрез через стенку простой губки. Видны: внутренний слой воротничковых клеток со жгутиками, наружный слой плоских клеток и средний слой, расположенный между наружным и внутренним. По Берри.

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

У подавляющего большинства губок строение тела более сложно, чем в только что рассмотренном случае. Это зависит прежде всего от утолщения стенок тела. Примером такого, более сложного строения может послужить губка, разрез которой изображен на рис. 41[2]. Здесь мы видим, что внутренняя полость выстлана простыми плоскими клетками, а не жгутико-воротничковыми. Полость эта не может быть названа «желудком» или пищеварительной полостью, так как функцию пищеварения несут у губок, как мы видели, жгутико-воротничковые клетки. Жгутико-воротничковые же клетки здесь выстилают стенки особых к а м е р, которые и называются ж г у т и к о в ы м и.

Заметим, что жгутико-воротничковые клетки очень сходны с некоторыми нынешними одноклеточными животными, которые носят название воротничковых жгутиконосцев; поэтому некоторые ученые полагают, что губки произошли именно от этих жгутиковых простейших.

Размножаются губки бесполым и половым способом. Бесполое размножение происходит путем почкования. Возникшие при этом особи лишь в редких случаях отделяются от материнского организма и переходят к самостоятельному существованию. Обычно же дочерние особи сохраняют связь с материнской, и таким путем возникают колонии. В некоторых случаях колония представляет как бы общую массу, в которой трудно различать отдельные особи; однако каждая особь имеет отдельное устье (выводное отверстие), и это дает нам представление о числе особей, входящих в состав той или иной колонии.

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

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

Первый тип — о д н о о с н ы й. Это иголочки самого простого строения, в виде простой палочки, прямой или согнутой (рис. 43[1]).

Второй тип — т р е х о с н ы й. Спикула состоит из трех осей, перпендикулярных друг другу (рис. 43[2]). Скелетная единица этого типа прекрасно приспособлена для построения прочного скелета, так как при слиянии концов осей соседних спикул получается прочная пространственная решетка (рис. 43[3]).

Третий тип — ч е т ы р е х о с н ы й. Спикула имеет четыре оси, исходящие из одного центра, причем три оси находятся почти в одной плоскости и отделяются друг от друга равными углами, а четвертая ось отходит от центра под почти прямым углом ко всем остальным (рис. 43[4]).

Кроме того, существуют спикулы, являющиеся видоизменением четырехосного типа и характеризующиеся корневидными выростами, с помощью которых эти спикулы соединяются между собой, образуя прочный скелет (рис. 43[5]). Такое строение обнаруживает скелет «каменистых губок».

Оставляя в стороне губок, лишенных скелета, а также тех, у которых скелет состоит из волокон спонгина, в ископаемом состоянии не сохраняющихся, всех прочих губок многие палеонтологи еще недавно делили на два класса: класс и з в е с т к о в ы х г у б о к (*Calcarea* или *Calcispongia*) и класс к р е м н е в ы х г у б о к (*Silicispongia*). Однако второй из этих классов представляет собой объединение явно разнородных групп, не отвечающее требованиям естественной

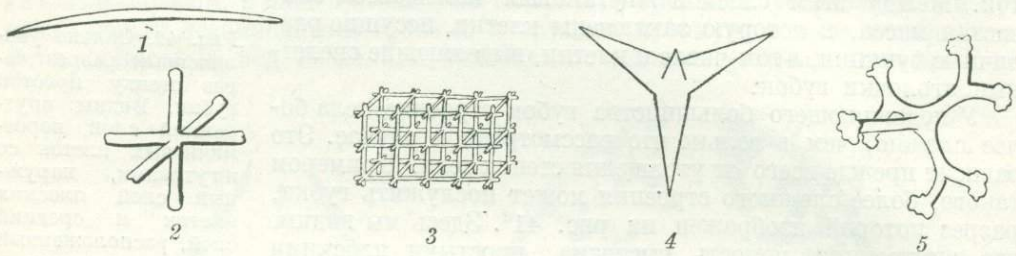



Рис. 43. Спикулы губок.

*1* — одноосная спикула; *2* —трехосная спикула; *3* — пространственная решетка, построенная из трехосных спикул; *4* — четырехосная спикула; *5* — спикула с корневидными выростами (тип, наблюдаемый у «каменистых губок»). По Берри (*1, 2, 4, 5*) и Шроку (*3*).

классификации. Из этих групп губок, имеющих кремневый скелет, наибольшее значение для нас имеют отряд каменистых губок (*Lithistida*) и отряд шестилучевых губок (*Hexactinellida*).

Из нынешних губок известковые живут в относительно мелководных областях, преимущественно в литоральной зоне и в верхней части сублиторальной зоны, а кремневые — также и в глубоких областях моря.

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

Из к р е м н е в ы х губок одни имеют одноосные спикулы, не спаянные между собой (поэтому эти губки сохраняются в осадочных породах в виде разъединенных спикул).

Другие имеют четырехосные спикулы, либо не соединенные между собой, либо спаянные в цельные массивные скелеты; мы уже знакомы с типом спикул этих губок, которые по прочности их скелетов называются каменистыми (рис. 43[5]). Эти губки чаще других встречаются в ископаемом состоянии (от кембрия до настоящего времени).

Из родов, принадлежащих к отряду каменистых губок (*Lithistida*), рассмотрим сначала *Astylospongia* (силур). Скелет шаровидный, с углублением на вершине (рис. 44). Он состоит из четырехлучевых иголочек, тесно срастающихся между собой; в местах соединения иголочек образуются толстые узелки. Для этого рода характерно отсутствие стебля; эта губка, повидимому, не прирастала

ко дну или к посторонним предметам, а закреплялась только при помощи иголочек основания.

Род *Siphonia* (рис. 45), принадлежащий к той же группе, известен из меловых и третичных отложений. Скелет имеет форму винной ягоды, яблока или груши. Стебель короткий или длинный. На вершине помещается устье глубокой центральной полости, в которую открываются каналы. Эти каналы дугообразно изогнуты

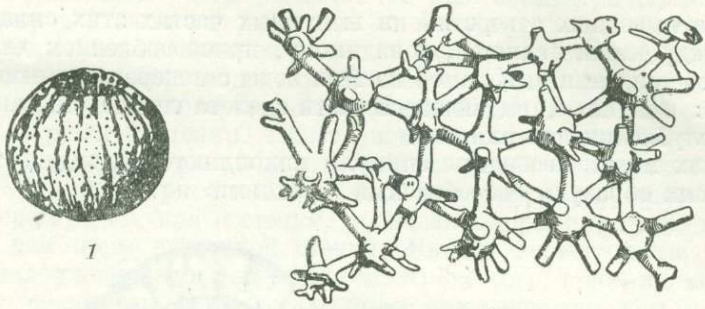


Рис. 44. *Astylospongia praemorsa.* Силур.
*1* — общий вид; *2* — строение скелета. По Абелю.

и тянутся параллельно поверхности; кроме того, имеются тонкие радиальные каналы.

Наконец, третья группа кремневых губок характеризуется трехосными спикулами, либо свободными, либо спаянными между собой. В последнем случае получается прочный скелет (рис. 46).

Примером этих губок может служить род *Ventriculites* (мел), скелет которого имеет форму высокого конуса, обращенного основанием кверху, или чаши с

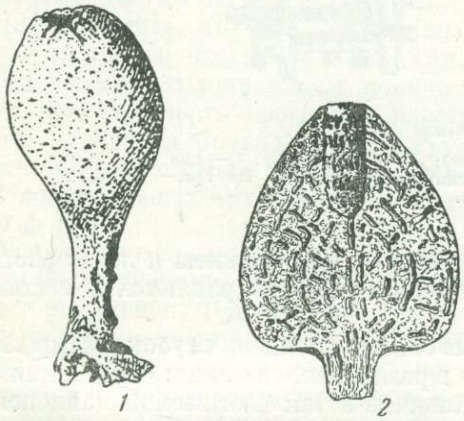


Рис. 45. *Siphonia tulipa.* Верхний карбон.
*1* — общий вид; *2* — вертикальный разрез.
Из Абеля, по Циттелю.

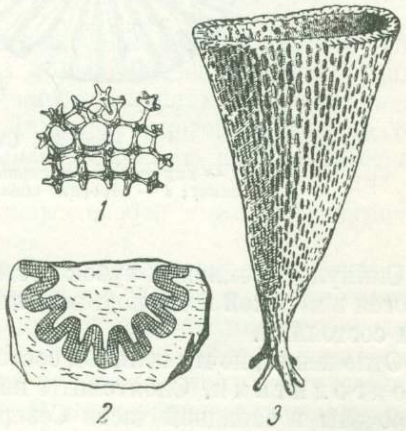


Рис. 46. *Ventriculites striatus.* Мел.
*1* — строение скелета при сильном увеличении; *2* — вид сбоку; *3* — горизонтальный разрез. Из Циттеля.

обширной центральной полостью. Стенка складчатая; складки вертикальные, тесно сближенные друг с другом. В нижней части скелета имеются «корневые» выросты.

Сюда же относится и род *Coeloptychium* (верхний мел). Скелет напоминает зонтик или гриб, сидящий на стебле или ножке (рис. 47). Поры, через которые проникала вода внутрь тела, находятся на верхней поверхности тела. На нижней поверхности видны радиально расходящиеся складки. Выводные отверстия (устья) располагаются на гребнях (выпуклых частях) этих складок нижней поверхности. Это положение выводных отверстий на нижней поверхности есть, очевидно, приспособление против закупоривания их отлагающимся

тонкозернистым осадком. Все сидящее на ножке тело губки («шляпка») должно быть достаточно легким, чтобы «ножка» могла выдержать тяжесть этого тела; с другой стороны, эта «шляпка» должна быть более или менее прочной. Это достигается, с одной стороны, срастанием трехосных иголочек, образующих скелетную решетку, а с другой стороны, развитием упрочивающих «шляпку» радиальных складок, которые, как мы видели, выступают на нижней поверхности.

Положение выводных отверстий на выпуклых частях этих складок, а не в желобках между ними, является, повидимому, приспособлением для возможно более быстрого удаления выводимой из тела воды с непереваренными частицами пищи и т. д.: выпуклые, выдающиеся части скелета лучше омываются свежей водой, чем углубления поверхности.

В нынешних морях свободные спикулы накопляются иногда в таких количествах, что они образуют своеобразный «губковый» ил.

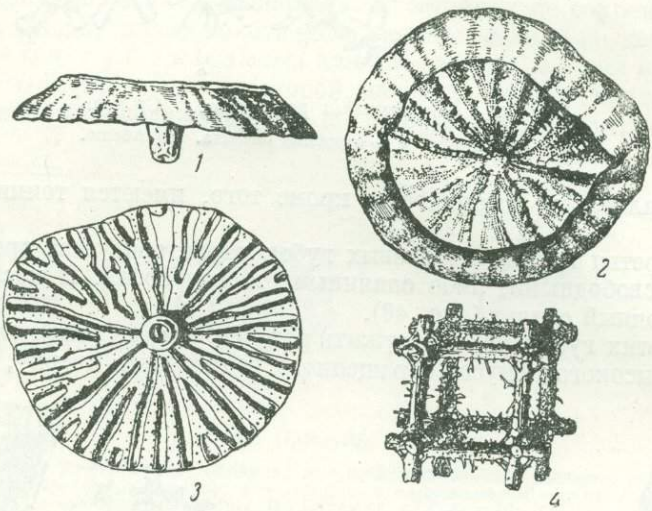



Рис. 47. *Coeloptychium agaricoides.*

*1* — вид сбоку (уменьшено вдвое); *2* — вид сверху; *3* — вид снизу; *4* — строение скелета при сильном увеличении. Из Циттеля.

Спикулы кремневых губок состоят из аморфного кремнезема и легко растворяются в морской воде; поэтому они сравнительно редко сохраняются в ископаемом состоянии.

Отложения, почти целиком состоящие из спикул кремневых губок, называются спонголитами. Спонголиты известны в различных системах: они, например, встречены в западной части Северного Кавказа в так называемой майкопской толще (олигоцен). В некоторых случаях губки принимали значительное участие в сооружении рифов (например, в верхней юре Швабии, в южной Германии).

## Archaeocyathida (археоциаты)

К этой группе относятся многочисленные вымершие формы, главным образом, из нижнего и среднего кембрия. Общее число изученных видов в настоящее время превышает 400. Еще недавно палеонтологи считали археоциатов загадочными, или, как обычно выражаются в таких случаях, проблематическими ископаемыми, которые причислялись то к водорослям, то к губкам, то к кишечнополостным. Тщательное изучение морфологии этих древних организмов позволило палеонтологам установить родственную связь археоциатов с несомненными губками, благодаря чему мы теперь можем отнести группу *Archaeocyathida* к типу *Porifera*. Некоторые исследователи считают эту группу подтипом только что названного

дипа, другие же, относя ее к губкам, рассматривают ее лишь как класс, а третьи — таже как подсемейство. Вопрос об отношении археоциатов к остальным группам типа губок остается пока нерешенным.

Археоциаты имеют известковый скелет и представляют собой одну из древнейших групп морских прикрепленных бентонных животных. Среди них имеются как одиночные, так и колониальные формы.

В скелете одиночной особи различаются две концентрические стенки, имеющие форму конуса: наружная и внутренняя (рис. 48). Один конус (внутренняя стенка) вложен в другой (наружная стенка), причем конусы эти не соприкасаются друг с другом. Обе стенки пронизаны порами, которые расположены в правильные вертикальные ряды. Поры внутренней стенки обычно крупнее пор наружной стенки. Пространство между обеими стенками может быть названо междустенным. Оно разделено вертикальными радиальными перегородками на некоторое число узких и длинных камер. Эти перегородки, как и стенки, пронизаны порами, обычно менее многочисленными, чем поры наружной стенки. Иногда вертикальные перегородки замещаются палочковидными перемычками. Кроме того, в том же междустенном пространстве у некоторых форм бывают более или менее горизонтально ориентированные пластинки — днища, пронизанные крупными и не одинаковыми по диаметру порами. Таким образом, у подобных форм радиальные длинные камеры разделены на более или менее многочисленные мелкие камерки. Наконец, в междустенном пространстве наблюдаются также особые скелетные образования, имеющие вид маленьких листочков, которые составляют так называемую пузыристую ткань (ср. стр. 77). Следует подчеркнуть, что радиальные перегородки, перемычки, днища и пузыристая ткань никогда не развиваются в центральной полости, которая окружена внутренней стенкой.

В результате тщательного микроскопического изучения некоторых археоциатов было установлено, что скелет их сложен из спикул, очень сходных со спикулами многих «настоящих» губок.

Надо заметить, что у некоторых археоциатов строение скелета заметно отличается от только что описанного. Так, форма концентрических стенок у них иногда сильно отклоняется от конической, а вместо радиальных перегородок могут присутствовать изогнутые пластинки. Далее, у некоторых археоциатов скелет, утрачивая правильную форму, испытывает редукцию концентрических стенок и других своих основных элементов.

У колониальных археоциатов скелеты отдельных особей имеют цилиндрическую форму.

Изложенная нами схема скелета археоциатов позволяет нам сравнивать их с типичными губками. С этими последними археоциатов сближает, прежде всего, пористость стенок. Центральная полость, лежащая у археоциатов внутри внутренней стенки, соответствует, надо полагать, центральной полости типичных губок. Возможно, что в камерах, на которые подразделяется междустенное пространство, помещались жгутиковые камеры. В пользу близости археоциатов к типичным губкам говорит, наконец, и открытие у археоциатов спикул, вполне сходных со спикулами некоторых несомненных губок.

Прежде многие палеонтологи склонялись к мысли о родстве между археоциатами и *Tetracoralla* — кораллами, принадлежащими к типу кишечнополостных, который будет рассмотрен в следующей главе. Однако мы должны отвергнуть это предположение. Действительно, у только что упомянутых кораллов наружная стенка и днища никогда не бывают пронизаны порами, и полости, разделенные днищами, не сообщаются между собою; кроме того, у этих кораллов нет образований, гомологичных наружной и внешней стенкам, а также междустенному пространству археоциатов.

Из родов этой группы упомянем *Archaeocyathus* (рис. 48[1]) и *Coscinocyathus* (рис. 48[2] и 49).

Представители рода *Archaeocyathus* (рис. 48[1]) имеют бокаловидную, воронковидную или цилиндрическую форму. Наружная стенка пронизана тонкими порами, а внутренняя — более крупными. Междустенное пространство делится

правильно расположенными перегородками на длинные и узкие радиальные камеры. Днищ никогда не бывает.

Род *Coscinocyathus* (рис. 48[2] и 49) сходен с только что рассмотренным родом по общей форме скелета, по характеру пористости обеих стенок и по присутствию радиальных перегородок, отличаясь от *Archaeocyathus* присутствием днищ, которые делят каждую радиальную камеру на некоторое количество камерок, или клеток.

Именно у этих двух родов были обнаружены спикулы, которые очень напоминают иголочки некоторых типичных губок.

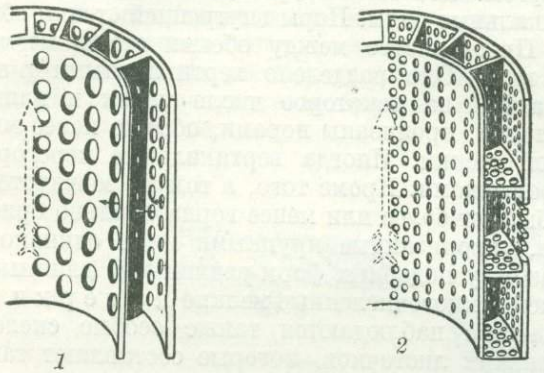



Рис. 48. *Archaeocyathida*. Схемы строения.
*1 — Archaeocyathus; 2 — Coscinocyathus.* По Тингу.

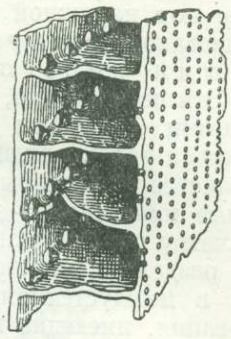


Рис. 49. *Coscinocyathus*. Увеличено. Из Тинга.

Появляясь в низах нижнего кембрия, археоциаты достигают уже в конце нижнекембрийской эпохи пышного расцвета, который продолжается в среднем кембрии. В верхнем кембрии остатки их найдены лишь в немногих местах и в незначительном количестве. Имеются неподтвержденные еще указания на нахождение отдельных видов и в нижнем силуре. В морях нижнего и среднего кембрия этим древним животным, повидимому, принадлежала в прикрепленном бентосе та роль, которая позже перешла к кораллам. Многие археоциаты относятся к числу древнейших рифообразующих животных.

ГЛАВА VI

# КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ

Животные типа *Coelenterata* (кишечнополостные) — исключительно водные, в большинстве своем морские организмы. Сюда относятся такие общеизвестные животные, как медузы и кораллы, а также пресноводная гидра.

Тело кишечнополостного представляет в основном мешочек, стенка которого состоит из наружного слоя, или эктодермы, и внутреннего, или эндодермы; между этими слоями бывает средний слой, который, однако, нередко отсутствует или слабо развит (рис. 50 и 51).

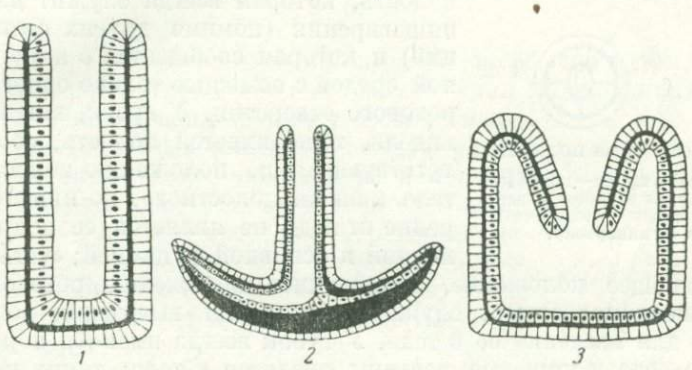



Рис. 50. Схематические и продольные разрезы полипов и медуз.
*1* — простейшая форма полипа; *2* — медуза; *3* — коралловый полип.
По Бозсу.

Полость, находящаяся внутри этого мешкоподобного тела, есть единственная полость кишечнополостного животного. Открывается она наружу одним отверстием, которое называется ротовым. Это ротовое отверстие служит не только для введения пищи и воды, но и для выделения отбросов и половых продуктов. Оно окружено венчиком щупалец.

У подавляющего большинства современных кишечнополостных в эктодерме (а иногда и в эндодерме) имеются особого строения клетки, называемые стрекательными, содержащие жгучую или ядовитую жидкость. В каждой такой клетке имеется спирально свернутая нить. Если к наружной поверхности животного прикасается какое-нибудь постороннее тело, то нить выбрасывается наружу и вонзается в это тело или ударяет по нему, вместе с нитью выбрасывается и жидкость. Этой жидкостью парализуются мелкие организмы, которыми животное питается, она же является средством защиты против нападающих на животное врагов (рис. 52).

Уже основная схема строения кишечнополостного (мешочек с центральным ротовым отверстием, окруженным венчиком щупалец) дает представление о радиальной симметрии тела. Это, однако, не значит, что у большинства представителей этого типа радиальная симметрия строго выдерживается во всех частях тела.

Наоборот, мы увидим, что она во многих случаях существенно нарушается. Но радиальная система есть тот тип симметрии, который соответствует образу жизни кишечнополостных: кишечнополостные являются либо планктонными, либо сидячими, неподвижными бентонными животными. Мы знаем, что и в том и в другом случае эволюция организмов ведет обычно к выработке радиальной симметрии тела.

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

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

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

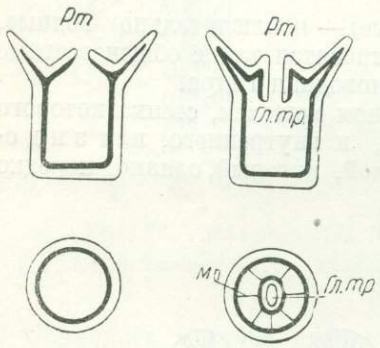



Рис. 51. Схемы строения полипов.

Слева—гидроидного, справа—кораллового. Вверху—разрезы полипов по вертикальной оси; внизу — поперечные разрезы. По Суиннертону.

Чем отличаются кишечнополостные от знакомых уже нам губок?

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

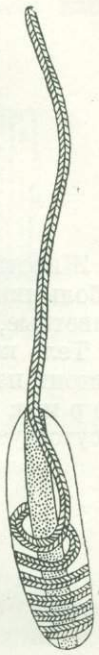


Рис. 52. Стрекательная клетка кораллового полипа, весьма сильно увеличенная. По Йонгу.

## Класс Hydrozoa (гидроидные)

К этому классу относятся морские животные, реже — пресноводные. У них в большинстве случаев наблюдается смена поколений бесполого и полового. Особь бесполого поколения называется полипом. Полип представляет собой простой мешочек с двуслойной стенкой, прикрепленный своим концом, противоположным ротовому отверстию (рис. 51[1]). Полость этого мешочка не разделена радиальными перегородками, чем полипы данного класса; гидроидные полипы легко отличаются от так называемых кораллловых полипов (рис. 51[2]). Полипы ведут обычно прикрепленный образ жизни; они или одиночны, или образуют колонии.

Особь полового поколения называется медузой (рис. 50[2]). Медуза является свободно плавающей особью (по крайней мере в течение некоторого периода своей жизни).

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

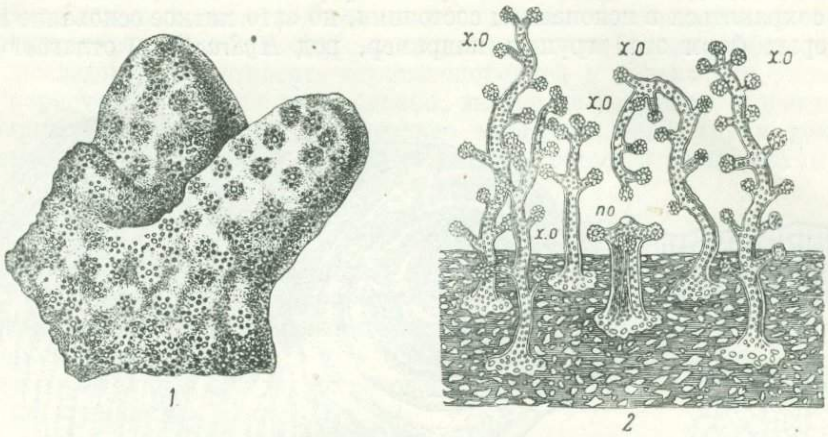



Рис. 53. *Millepora nodosa* (ныне живущая).

*1* — колония со втянутыми полипами; слабо увеличено; *2* — маленький участок колонии, при сильном увеличении: *х. о.* — хватательные особи; *п. о* — питающая особь. Из Брэма.

Смена, или чередование, поколений выражается обычно в том, что колония получившаяся в результате бесполого размножения (почкования) полипа, дает начало свободно плавающим половым особям, медузам, а из оплодотворенных яйцеклеток медуз развиваются вновь полипы. Такое чередование поколений наблюдается, впрочем, не у всех представителей класса. У некоторых форм нет свободно плавающих медуз, и половые клетки развиваются в особых образованиях, не отделяющихся от колонии полипов; такие образования рассматриваются как недоразвитые медузы. У других форм, наоборот, отсутствуют полипы.

В ископаемом состоянии встречаются остатки представителей трех групп данного класса.

К первой группе (отряд *Hydrocorallinae*, или гидрокораллов) относятся формы, у которых полипы лишены скелета и поэтому не могут сохраняться в ископаемом состоянии. Отдельные полипы соединены между собой мягкой мясистой тканью, представляющей как бы общее основание колонии. Этот общий покров выделяет, на своей нижней стороне, известковый скелет, состоящий из петлевидно переплетающихся между собой известковых волокон. Рассмотрим одного из представителей этой группы (род *Millepora*). На поверхности основания колонии (рис. 53) видны многочисленные мелкие отверстия, которые ведут в трубковидные углубления. Одни из этих углублений сравнительно широки, другие узки. В каждой такой трубке сидит полип. На рис. 53[1] полипов не видно, потому что они втянуты внутрь основания. Дело в том, что полипы быстро втягиваются в отверстия, если их что-либо потревожит. На рис. 53[2] мы видим кусочек колонии с полипами при сильном увеличении. Здесь изображена одна питающая особь, сидящая в широкой трубке, и пять окружающих ее хвататель-

Рис. 54. *Hydractinia*, современная. Часть колонии. Высокие полипы со щупальцами — питающие особи (полипы); более короткие полипы с большим количеством овальных мешков служат для размножения (в мешках содержатся половые клетки). Другие короткие полипы без таких мешков несут стрекательные клетки. Внизу — твердое известковое основание колонии. Сильно увеличено. По Циттелю.

ных особей, сидящих в узких трубках. Формы этой группы распространены в теплых морях и принимают участие в образовании коралловых рифов, о которых мы будем подробно говорить в разделе, посвященном коралловым полипам.

Представители второй группы (отряд *Tubulariae*) селятся на мертвых раковинах или других подводных предметах. И у этих форм полипы лишены скелета, способного сохраняться в ископаемом состоянии, но зато мягкое основание колонии у некоторых форм этой группы (например, род *Hydractinia*) отлагает скелет,

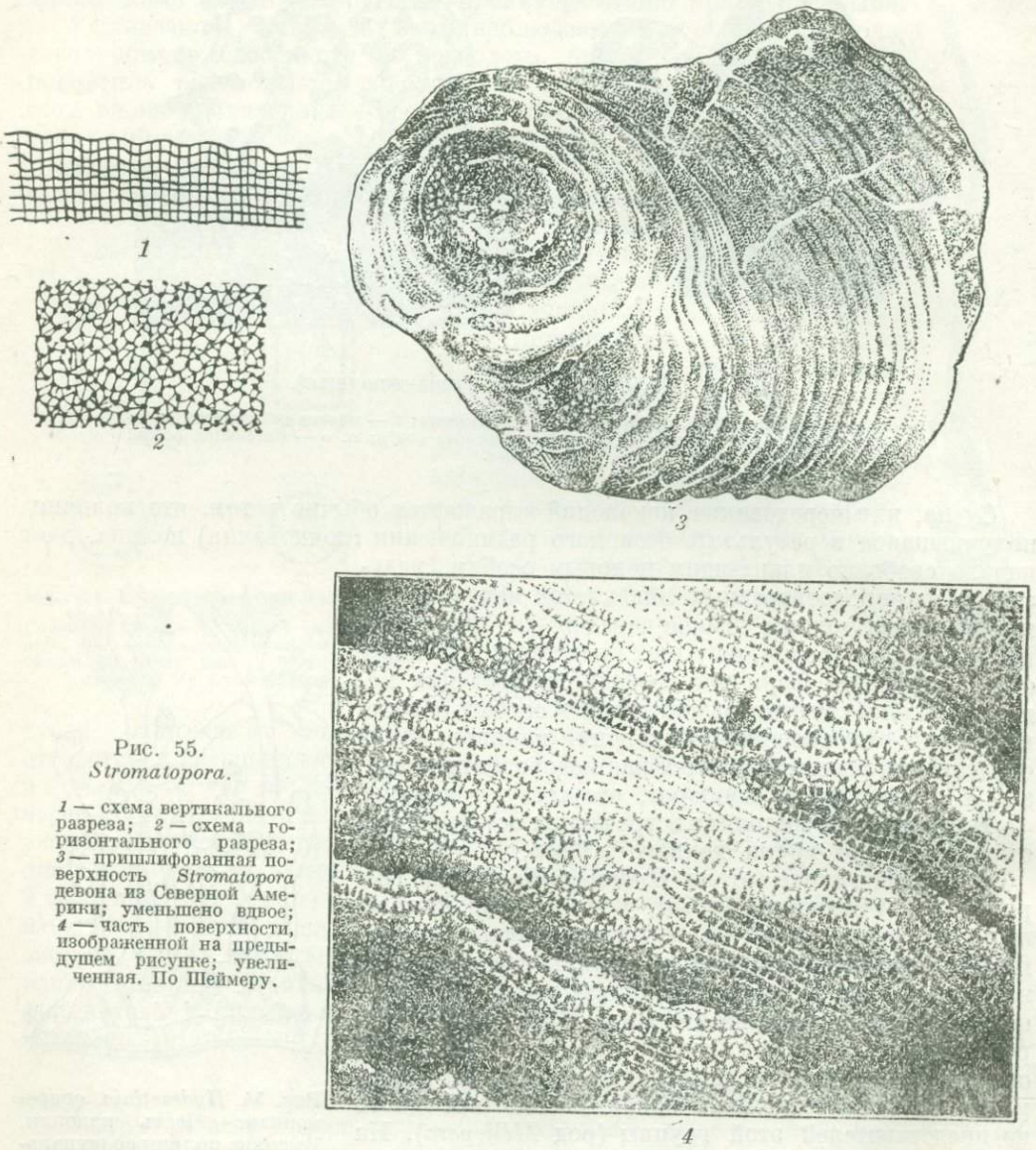


Рис. 55.
*Stromatopora.*

*1* — схема вертикального разреза; *2* — схема горизонтального разреза; *3* — пришлифованная поверхность *Stromatopora* девона из Северной Америки; уменьшено вдвое; *4* — часть поверхности, изображенной на предыдущем рисунке; увеличенная. По Шеймеру.

представляющий как бы корку на подводном предмете. Корка эта бывает роговой или известковой. Она состоит из горизонтальных пластинок, лежащих одна над другой (рис. 54). Пластинки соединены между собой вертикальными столбиками.

Третья группа является наиболее важной с геологической точки зрения; это — так называемые *Stromatoporoidea*. Скелеты этих животных образуют значительные скопления (иногда рифы) в палеозое, главным образом, в силуре и девоне. Подобно предыдущей группе, известковый скелет *Stromatoporoidea* состоит из лежащих одна над другой тонких волнистых пластинок, соединенных между собой тонкими столбиками (рис. 55). Кроме того, у многих строматопо-

роидей в скелете имеются трубковидные углубления, в которых, возможно, помещались полипы, как у представителей первой группы гидрозой (т. е. отряда гидрокораллов).

Строматопороидеи известны от среднего кембрия и представляют собой, в общем, палеозойскую группу; впрочем, несколько родов было описано из мезозоя. Надо заметить, что сходство микроскопического строения отдельных родов строматопороидей с некоторыми представителями фораминифер побуждает многих исследователей относить строматопороидей к только что упомянутому отряду корненожек. Вопрос этот, однако, далеко не разрешен, и рассматриваемая группа является одной из довольно многочисленных групп ископаемых организмов, место которых в системе до сих пор остается невыясненным.

## Класс Graptolithida (граптолиты)

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

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

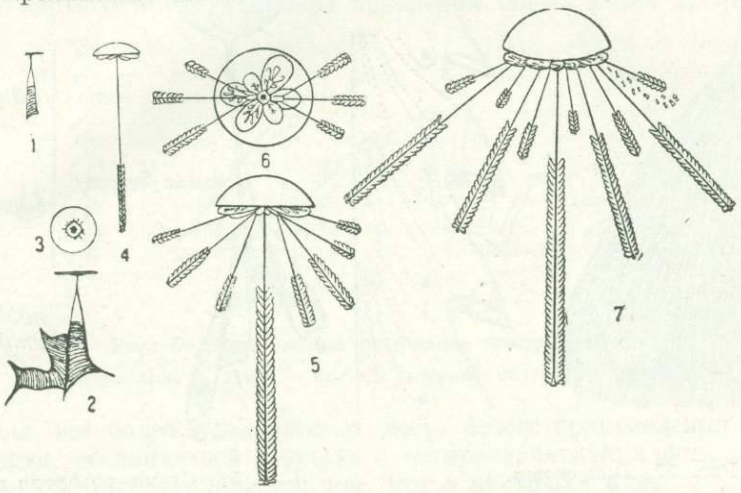



Рис. 56. *Diplograptus*. Стадии развития.

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

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

Все граптолиты были морскими колониальными животными. Граптолиты обычно встречаются в виде отдельных прутьев с многочисленными ячейками полипов. Такая колония (rhabdosoma) получается в результате размножения почкованием одного полипа, крошечный скелет которого называется «н о ж к о й» (sicula). Эта последняя имеет более или менее заостренный конец, вытянутый в тонкую полую н и т ь (nema), которою «ножка» прикрепляется (рис. 56). По мере образования почек, развивающихся в полипы, прут растет в длину, причем полипы располагаются в один, два или четыре ряда. Скелет каждого полипа такой колонии мы будем называть просто ячейкой (hydrotheca). Ячейка имеет

обычно коническую или цилиндрическую форму и у своего основания открывается в общий канал данного прута; на противоположном своем конце каждая ячейка имеет устье, сообщающее ячейку с наружной средой.

Древнейшие граптолиты относятся к отряду так называемых древовидных (*Dendroidea*). Сюда относится род *Dictyonema* (рис. 57), представители которого встречаются от верхнего кембрия до девона. Колония *Dictyonema* имеет воронкообразную форму и состоит из множества веточек, расходящихся из одной точки. Веточки часто соединены одна с другой поперечными перемычками, вследствие чего ископаемое имеет вид сетки. На веточках имеются ячейки трех типов. Полипы, находившиеся в ячейках различных типов, несли, очевидно, разные функции (рис. 57[2]). Устья ячеек находятся на внутренней стороне ветвей, т. е. на стороне, обращенной к середине воронки. Колонии, вероятно, прикреплялись особым острием к посторонним предметам. Особенно часто встречаются эти ископаемые в черных тонкозернистых сланцах (в так называемых диктионемовых сланцах) нижней части нижнего силура. Древовидные граптолиты представляют собой древнейшую, по времени своего появления, группу граптолитов. Они были находимы — правда, довольно редко — в верхнем кембрии и в некоторых очень редких случаях даже в среднем кембрии.

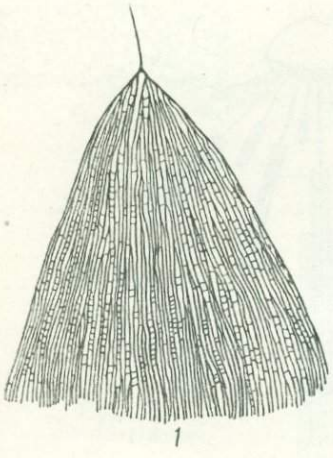


Рис. 57. *Dictyonema*.

*1* — взрослая колония (в естественную величину); *2* — отдельная ветка, вид сбоку. Сильно увеличено. По Берри.

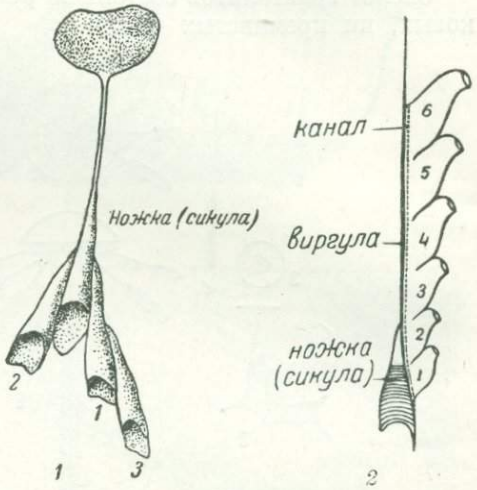



Рис. 58. Схема развития колоний.

*1* — *Axonolipa*; *2* — *Axonophora*. По Абелю (*1*) и Булю (*2*).

Значительно позже, в нижней части нижнего силура появляются древнейшие представители отряда настоящих, или типичных, граптолитов (*Graptoloidea*), характеризующихся прутьями, на которых ячейки расположены рядами. Каждый прут несет один, два или четыре ряда ячеек. Все ячейки колонии построены однотипно.

Из этих граптолитов некоторые имеют особую опорную ось (virgula), которая проходит вдоль общего канала прута, позади него (подотряд *Axonophora*, или осеносных); другие же, более примитивные, такой оси не имеют (подотряд *Axonolipa*, или безосных).

**Подотряд** *Axonolipa* (безосные), помимо отсутствия опорной оси, характеризуется тем, что отверстия, или устья «ножки» и ячеек обращены в одну и ту же сторону, а именно в сторону, противоположную прикрепленному концу колонии (рис. 58[1]).

**Подотряд** *Axonophora* (осеносные), кроме наличия опорной оси (virgula), характеризуется еще тем, что «ножка» и ячейки обращены своими устьями в разные стороны: ячейки — в сторону прикрепленного конца колонии, а ножка — в обратную сторону (рис. 58[2]).

Мы познакомимся с тремя родами осеносных граптолитов: *Diplograptus*, *Monograptus* и *Rastrites*.

Здесь мы рассмотрим строение и развитие колонии у *Diplograptus*, представленного важными руководящими формами в нижнем силуре. Этот пример покажет нам, насколько подробно удается иногда изучить не только строение, но и стадии индивидуального развития некоторых древнейших ископаемых даже в тех случаях, когда эти ископаемые обладают довольно нежным, хрупким скелетом, состоящим из органического вещества. Сложная колония этого граптолита (synrhabdosoma) содержит несколько прутьев различной длины; каждый прут усажен с двух сторон ячейками, которые своими устьями обращены к центру сложной колонии. Там, где отдельные прутья сходятся, мы видим маленькую четырехугольную центральную пластинку (рис. 56[3] и 56[6]),которая окружена несколькими большими яйцевидными ячейками. Каждая такая яйцевидная ячейка (gonotheca) содержит «ножки» (сикулы). Над четырехугольной центральной пластинкой имеется большой пузырь, который, повидимому, был при жизни наполнен воздухом и служил для удержания колонии при плавании в определенном положении (воздухоносный пузырь).

«Ножка», вышедшая наружу из яйцевидной ячейки, прикреплена своим заостренным концом к маленькой четырехугольной пластинке, лежащей по средине другой, круглой пластинки. Эта последняя пластинка — двуслойная; в дальнейшем она вздувается и образует пузырь. «Ножка» дает начало двум рядам ячеек первого прута. По мере появления новых ячеек вдоль «ножки»,

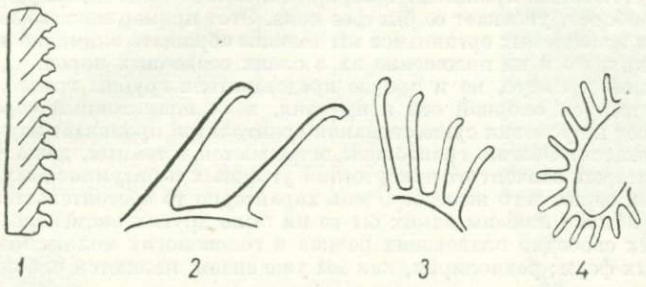



Рис. 59. Однорядные осеносные граптолиты.

*1* — *Monograptus*; *2*, *3* и *4* — *Rastrites* (верхний силур). Из Ниверсона.

это последняя все более удаляется от места своего прикрепления вследствие удлинения нити, соединяющей «ножку» с четырехугольной пластинкой. Прочность этой полой нити усиливается тем, что в ее стенке имеется опорная ось (виргула).

В этой стадии (рис. 56[4]) первый прут имеет два ряда ячеек, причем ячейки одного ряда связаны с ячейками другого ряда осевым каналом; опорная ось придает стенке этого канала известную прочность.

Под воздухоносным пузыре вокруг четырехугольной пластинки образуются яйцевидные ячейки, служащие для размножения. Они содержат «ножки» (сикулы). Большинство этих «ножек», развиваясь совершенно так же, как и «ножка», давшая начало первому пруту, производит новые прутья, которые расходятся вниз от плавательного пузыря. Так как «ножки» начинают развиваться разновременно, то прутья сложной колонии имеют неодинаковую длину (рис. 56[7]). Иногда «ножка», находящаяся в яйцевидной ячейке, развивает у точки своего прикрепления маленькую пластинку и затем совершенно покидает родительскую колонию, после чего дает начало новой колонии.

Род *Monograptus* (верхний силур) имеет, в отличие от *Diplograptus*, ветки с одним рядом ячеек, непосредственно примыкающих друг к другу (рис. 59[1]).

У представителей рода *Rastrites* (верхний силур) ветки имеют тоже один ряд ячеек, но ячейки не соприкасаются друг с другом и более или менее значительно вытянуты в длину (рис. 59[2]—59[4]).

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

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

Так, самое строение рассмотренного нами диплограптуса указывает на то, что этот граптолит мог вести только планктонный образ жизни. Об этом свидетельствует и воздухоносный пузырь, находящийся в центре колонии, и общая форма колонии, состоящей из радиально расходящихся ветвей, усаженных полипами. Эта колония не могла быть прикрепленной ко дну: мы не видим здесь ни «стебля», ни «корней», ни какого-либо другого образования, которое могло бы служить для прикрепления колонии ко дну. Далее, общая форма колонии показывает, что она не могла бы при жизни лежать на дне или ползать по дну; столь же мало она приспособлена для активного плавания в воде, т. е. для нектонного образа жизни. Кроме того, среди нынешних животных есть морские организмы, напоминающие этот род по общей форме колонии и по присутствию воздухоносного пузыря. Таковы некоторые пузыреноски (*Siphonophora*) из класса *Hydrozoa*, ведущие планктонный образ жизни.

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

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

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

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

Все это указывает на то, что граптолиты, содержащиеся в темных сланцах, жили в частях моря, совершенно неблагоприятных для развития бентонной жизни: в противном случае мы встретили бы в этих породах остатки каких-либо бентонных организмов, способных сохраняться в ископаемом состоянии. Можно думать, что в нижних, ближайших к морскому дну слоях воды были какие-то условия, не благоприятные для развития донной фауны. Такими условиями могли быть: отсутствие кислорода и отравление сероводородом. Таким образом, в данном случае были, вероятно, условия, аналогичные условиям, существующим в нынешнем Черном море, где слои воды, расположенные ниже определенного уровня заражены сероводородом. Мы знаем, что донная жизнь в Черном море ограничивается полосой, лежащей выше глубины в 100—167,5 *м*. Сравнение с Черным морем тем более поучительно, что, как вполне установлено, граптолитовым сланцам нередко соответствуют по возрасту прибрежные отложения с «нормальной» бентонной фауной. В соответствии с этим для отдельных горизонтов силура иногда различают фацию «граптолитовую» и фацию «ракушечную». Последняя представлена песчаниками и известняками с плеченогими, трилобитами и кораллами. В средних, глубоких частях бассейнов отлагались граптолитовые сланцы, а по краям их — в мелководной полосе — слои с нормальной бентонной фауной.

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

Итак, граптолиты, содержащиеся в темных сланцах, не могли жить на дне. Одни из них, как мы уже знаем, вели планктонный образ жизни (диплограптус и вообще граптолиты с опорной осью в прутьях). Но другие, судя по их строению, были приспособлены к прикреплению к каким-то предметам (стр. 64). Это и говорит в пользу того, что эти граптолиты прикреплялись к пассивно переносимым водой водорослям, т. е. вели, как говорят, п с е в д о п л а н к т о н н ы й образ жизни (псевдопланктонными называют организмы, прикрепляющиеся к пассивно плавающим в воде организмам или предметам). И лишь некоторые из древнейших древовидных граптолитов жили, повидимому, прикрепленными ко дну.

Нам остается коснуться еще одного вопроса, связанного с образом жизни граптолитов: почему эти последние так редко встречаются в отложениях иного типа, чем черные сланцы?

Значит ли это, что они не существовали в других условиях? На это можно ответить, что нет оснований считать распространение граптолитов ограниченным лишь теми частями бассейнов, которые были отравлены сероводородом. Но в этих частях имелись условия, необходимые для сохранения остатков граптолитов в ископаемом состоянии: осаждение тонкозернистых отложений и отсутствие организмов, которые в других условиях уничтожали бы хрупкие хитиновые скелеты граптолитов; сохранение же остатков граптолитов в более мелководных, незараженных зонах было возможно лишь в отдельных, исключительно благоприятных для этого, случаях.

## Класс Scyphozoa (сцифоидные)

Относящиеся к этому классу современные кишечнополостные лишены скелетных образований. Большинство этих животных — свободноплавающие медузы. Лишь немногие ведут прикрепленный образ жизни; у таких форм на стороне тела, противоположной рту, имеется стебелек, заканчивающийся подошвой, при помощи которой животное прикрепляется к подводным предметам, например к водорослям.

Тело сцифоидных характеризуется четырехлучевым строением. Оно имеет вид зонтика или колокола. Посредине нижней, вогнутой стороны зонтика помещается четырехугольный р о т, углы которого вытянуты в четыре желобовидные ротовые лопасти. Пищеварительная полость состоит из двух отделов: 1) ближайшего ко рту и называемого г л о т к о й и 2) следующего за глоткой объемистого отдела, называемого ж е л у д к о м. В желудке имеются четыре перегородки, которые делят его на четыре камеры.

У сцифоидных наблюдается ясно выраженная смена поколений, причем первенствующая роль принадлежит половому поколению, медузе. Медузы раздельнополы.

Древние формы, принадлежащие тем группам, которые продолжают существовать в настоящее время, могли сохраняться лишь в виде отпечатков нижней или верхней поверхности зонтика или слепков пищеварительной полости медуз. Подобные ископаемые встречаются в породах различных систем, в том числе

Рис. 60. *Conularia.*

*1* — небольшой участок наружной поверхности одного из видов *Conularia*, × 4; *2* — схема поперечного сечения; *3* — *Conularia* с деформированной стенкой, общий вид. По Кидерлену.

и кембрийской (рис. 2²). Однако такие находки чрезвычайно редки, и в то же время эти медузоподобные ископаемые причисляются к сцифоидным лишь более или менее условно.

Однако года три назад интерес палеонтологов к рассматриваемому классу возрос после того, как выяснилось, что к сцифоидным близки по своему строению так называемые конулярии — группа ископаемых, довольно широко распространенных в палеозойских отложениях. Эта группа до самого недавнего времени представлялась совершенно загадочной; нередко делались попытки сближать ее с некоторыми моллюсками класса брюхоногих.

К о н у л я р и и. Род *Conularia* представляет собой группу своеобразных ископаемых животных, остатки которых встречаются преимущественно в палеозое, начиная от верхнего кембрия до перми, а наиболее распространены в силуре и девоне; имеются сведения о том, что немногие формы попадаются в триасе и даже в нижней юре. Скелет конулярии имеет форму высокой четырехгранной пирамиды с квадратным поперечным сечением (рис. 60). Наибольшее измерение, высота, достигает нередко 10 *см*, а в некоторых исключительных случаях даже 30 и 40 *см*. При этом скелет является чрезвычайно тонкостенным и даже у крупнейших форм имеет в толщину менее 1 *мм*, но чаще менее 0,5 *мм*. Этот нежный скелет, или панцырь, состоял, очевидно, из тончайших слоев органического, хитиноподобного или рогового, вещества и фосфорнокислой извести. Такие панцыри встречаются с самыми разнообразными деформациями, что, очевидно, указывает на их эластичность и гибкость (рис. 60³): они гнулись, не ломаясь.

На каждой из четырех сторон, или граней, имеется срединная бороздка, которая обычно является биссектрисой угла при вершине этой грани (рис. 60²). На внутренней поверхности

панцыря этой бороздке соответствует ребро или перегородка. В области устья грани пирамиды продолжаются в лопасти, с помощью которых животное, очевидно, могло закрывать устье. Некоторые экземпляры панцырей имеют на своей вершине небольшой диск, который служил для прикрепления к посторонним предметам (рис. 61).

Мы рассмотрели лишь немногие важнейшие черты скелета, характеризующегося четырехлучевой симметрией, которая, очевидно, была свойственна и важнейшим периферическим органам.

Более или менее аналогичное строение из всех ныне живущих организмов имеют сцифоидные (рис. 62). *Scyphozoa*, как мы видели, характеризуются четырехлучевой радиальной симметрией, в частности наличием четырех перегородок желудка. Замечательно, что у некоторых сцифоидных в этих перегородках хорошо развита мускулатура (рис. 62), развивающаяся из эктодермы, а не из эндодермы. Эти перегородки занимают как раз такое же положение, как ребра, или перегородки, которые наблюдаются на внутренней поверхности скелета конулярий.

Все эти данные подтверждают предположение, что конулярии близки к ныне живущим сцифоидным, существенно отличаясь от них наличием наружного скелета.

В пользу родства между этими двумя группами говорит, быть может, и тот факт, что нынешние сцифоидные в своем онтогенетическом развитии проходят стадию, сильно напоминающую конулярий.

Характер панцыря различных представителей рода *Conularia* указывает на

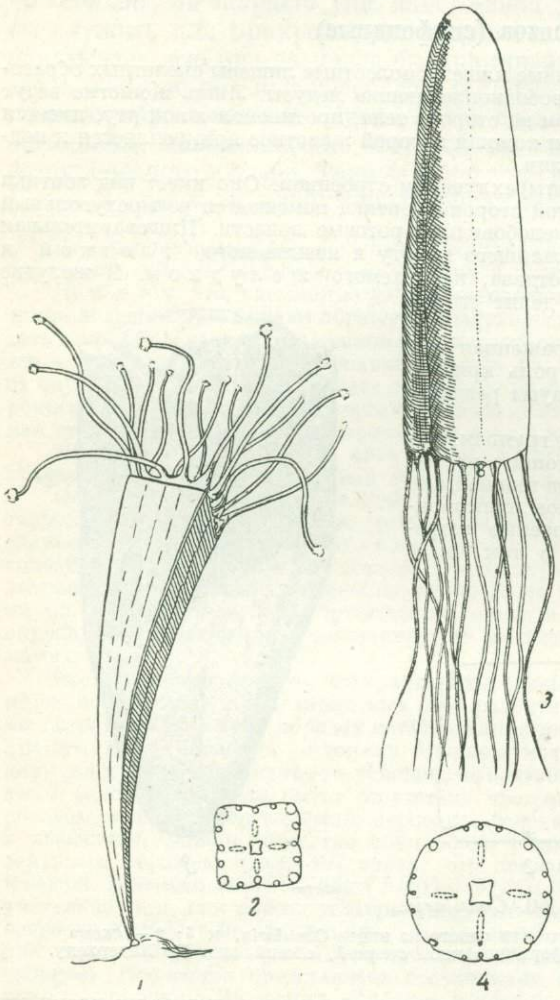



Рис. 61. Реставрация конулярий.
*1* и *2*—прикрепленная форма; *3* и *4*—свободно плавающая форма. По Кидерлену.

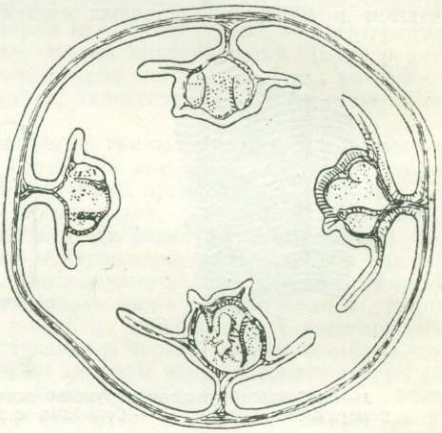


Рис. 62. Поперечное сечение одного из современных представителей сцифоидных. По Кидерлену.

то, что одни из них вели прикрепленный образ жизни (рис. 61), а другие, более тонкостенные, сигарообразные, с округленными панцырями, уже сделались свободно плавающими.

При ознакомлении с другими классами и типами животных мы не раз встретимся с группами, которые содержат как формы, обладающие наружным скелетом, так и формы, лишенные его (коралловые полипы, брюхоногие моллюски, головоногие, низшие первичноводные позвоночные и т. д.).

## Класс Anthozoa (коралловые полипы)

Название этого класса *Anthozoa* означает «животные-цветы». Сюда относятся так называемые кораллы, которые имеют скелет (обычно известковый), а также группа близких к ним животных, лишенных скелета. Достаточно рассмотреть рис. 63, изображающий колонию одного вида, живущего ныне в Средиземном море, чтобы понять, почему эти животные получили свое название. Эти животные напоминают цветы как своей формой, так и окраской, которая нередко бывает

яркой. Нас, конечно, интересуют прежде всего кораллы, имеющие известковый скелет, а не те их родичи, которые лишены твердых частей тела, способных сохраняться в ископаемом состоянии.

Мы уже знакомы со строением гидроидного полипа. Чем же от последнего отличается коралловый полип? Для сравнения вновь обратимся к схематическим изображениям гидроидного и кораллового полипов на рис. 51[1] и 51[2]. Как видно по этим схемам, строение кораллового полипа сложнее, чем строение гидроидного полипа. У гидроидного полипа так называемое ротовое отверстие непосредственно ведет в полость. У кораллового полипа это отверстие ведет в г л о т о ч н у ю т р у б к у, которая опущена в полость (поперечное сечение этой трубки не круглое, а вытянутое, эллиптическое). У кораллового полипа полость тела мягкими вертикальными перегородками делится на камеры; у гидроидного же эта полость остается неразделенной.

Форма ротового отверстия, всегда вытянутого в определенном направлении, и соответственно этому вытянутая форма поперечного сечения глоточной трубки уже нарушают у кораллового полипа радиальную симметрию: нарушение

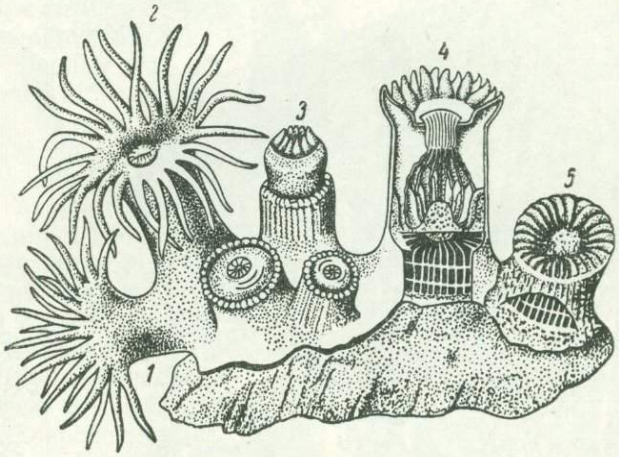



Рис. 63. Один из живущих ныне (в Средиземном море) представителей шестилучевых кораллов (*Astroides*). По Фуртшеллеру.

радиальной симметрии тела этого полипа ясно выраженно в строении различных органов. Вскоре мы ближе познакомимся с этой особенностью коралловых полипов. Однако во взрослом состоянии тело полипа нередко принимает кажущуюся, вторичную радиальную симметрию, что выражается прежде всего в радиальном расположении перегородок, делящих тело на камеры.

Все животные данного класса являются исключительно морскими. Нынешние представители живут преимущественно в мелкой воде; большинство форм живет на глубине до 45 *м*, и этой зоной почти ограничивается распространение рифообразующих кораллов (рис. 64). Остальные кораллы живут в более глубоких частях моря; некоторые, очень немногие формы встречаются даже на глубине более 2000 *м*.

Большинство кораллов живет при годовой температуре выше 22°С. Рифообразующие формы не выдерживают температуры ниже 18°С; из остальных же некоторые одиночные кораллы живут и при значительно более низкой температуре (до 0°С).

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

Замечательно, что в клетках всех настоящих рифообразующих кораллов можно найти крошечные округлые включения буровато-зеленого цвета. Их особенно много в верхних свободных частях полипов. Это — особые одноклеточные водоросли—зооксантеллы. Их больше всего в наиболее энергично растущих частях полипов, и, повидимому, присутствие этих одноклеточных водорослей является существенным условием развития рифообразующих кораллов. Здесь мы имеем случай симбиоза, т. е. тесного сожития, и притом выгодного как для

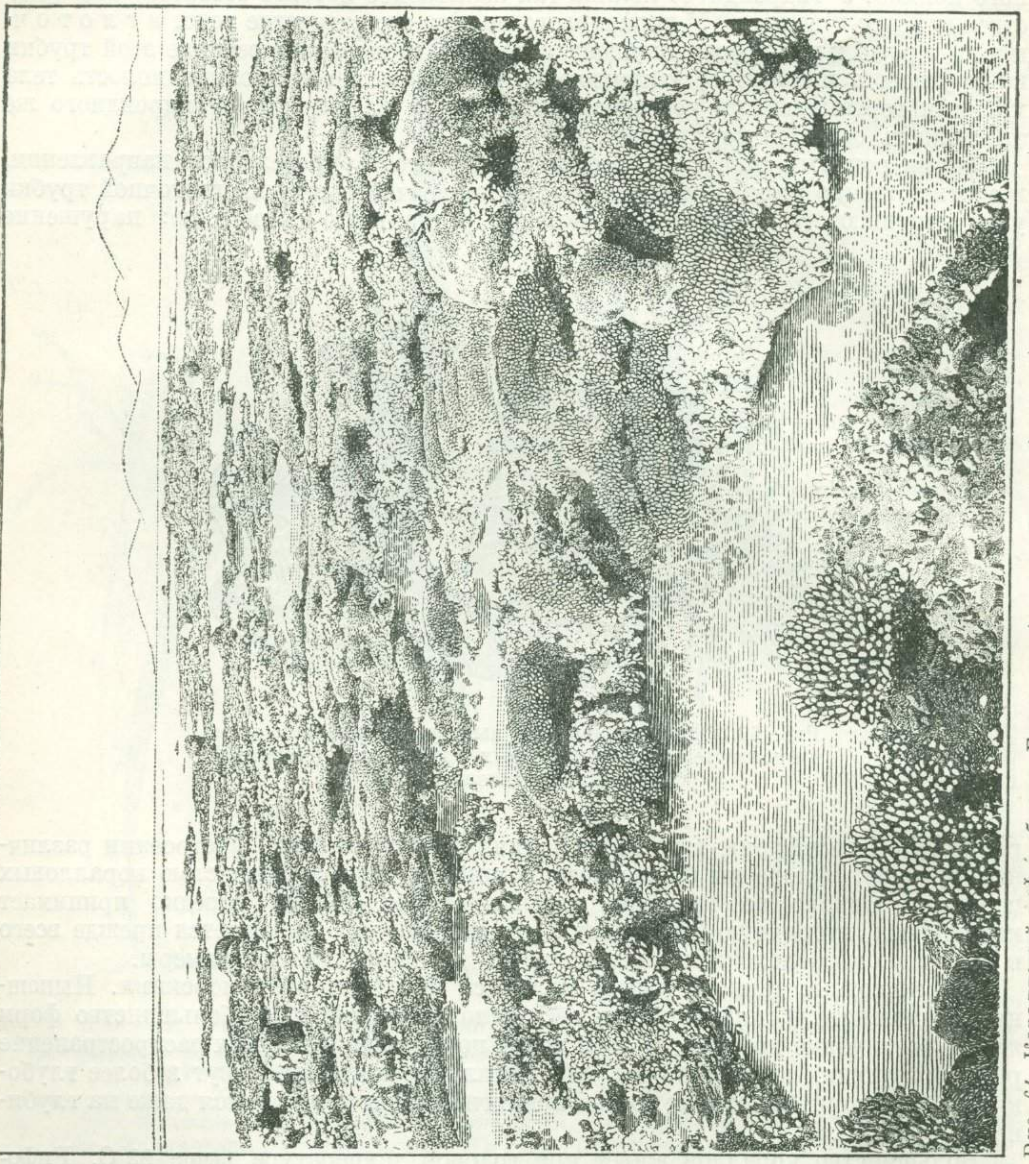


Рис. 64. Коралловый риф в области Большого Австралийского барьера (из трудов экспедиции 1929 г.).

водорослей, так и для кораллов. Водоросли получают более или менее удобное место обитания внутри полипов, а кроме того, очевидно, и нужные для питания вещества, прежде всего азотистые вещества из продуктов жизнедеятельности полипов; полипы же получают от водорослей необходимый кислород (зооксантеллы, как и другие водоросли, разлагают углекислоту, выделяя содержащийся в последней кислород). Полипы, сплошным живым покровом облекающие огромные пространства рифов, нуждаются в огромных количествах кислорода для дыхания; кроме того, здесь кораллами и другими организмами выделяется очень много углекислоты, скопление которой вредно действует на полипы. По-

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

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

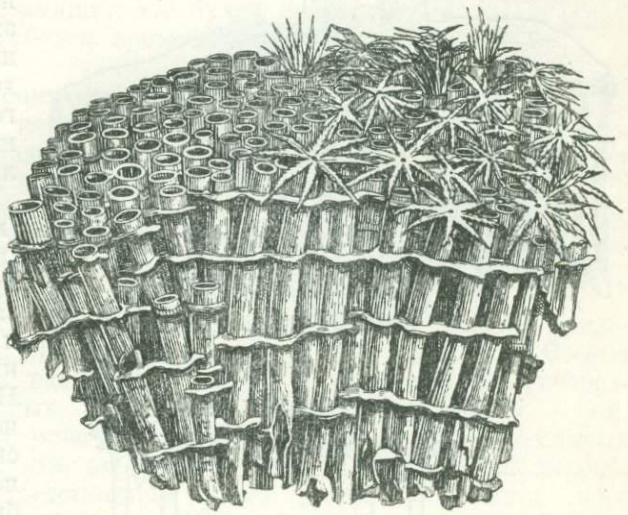


Рис. 65. Ныне живущий восьмилучевой коралл *Tubipora* в естественную величину. Видны перистые щупальца. Из Брэма.

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

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

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

**Подкласс Alcyonaria (восьмилучевые коралловые полипы).** Почти все восьмилучевые кораллы (*Alcyonaria*, или, как их еще называют, *Octocoralla*) — колониальные формы (рис. 65). Название «восьмилучевые» объясняется тем, что вокруг рта полипов располагается венчик из восьми щупалец; кроме того, полость тела делится на восемь частей восемью радиальными мягкими перегородками. Для данного подкласса характерно, что каждое щупальце является полым и, будучи с двух сторон усажено продольными рядами отростков, имеет форму пера (рис. 65 и 66). В палеозойские времена существовала группа, обычно относимая к вось-

милучевым кораллам и содержавшая формы, имеющие большое геохронологическое значение, и важнейших рифообразователей; поэтому нам, естественно, следует ознакомиться с основными чертами строения и ныне живущих восьмилучевых кораллов.

Скелет этих последних состоит из известковых спикул, которые либо рассеяны в мягком теле, либо тесно соединены между собой и образуют плотный стержень, к которому примыкают полипы данной колонии, или трубки, в каждой из которых помещается полип.

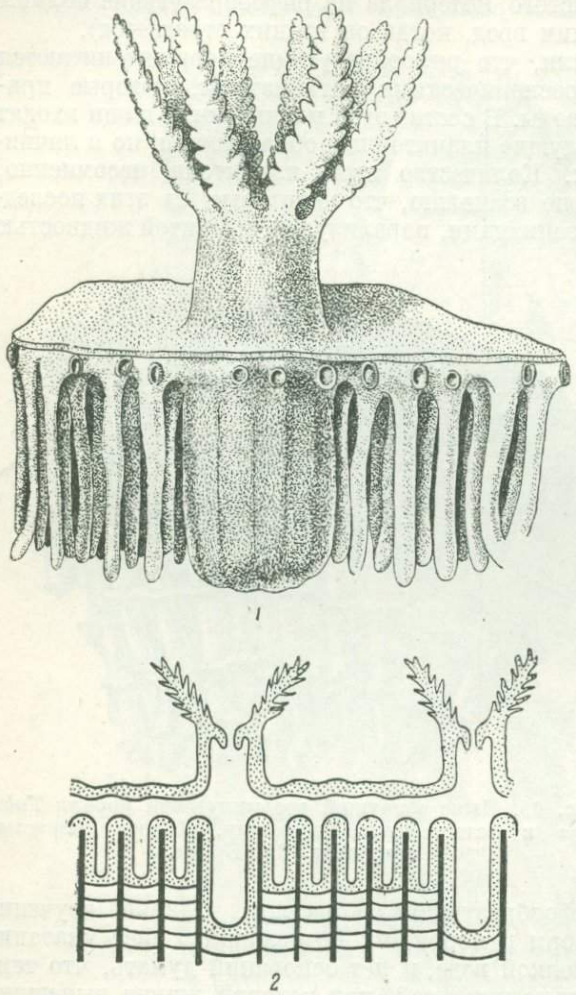


Рис. 66. *Heliopora*.

*1* — полипы и прилежащие внеячейные мягкие части, после удаления известкового скелета путем растворения; полип несет восемь перистых щупалец; во внеячейной области видны тонкие трубковидные отростки; *2* – вертикальный разрез (мягкие части показаны точками, а скелет — черным). По Бурну (*1*) и Суиннертону (2).

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

Современный род *Heliopora* (мел — ныне) образует колонии (рис. 66), состоящие из цилиндрических полипов, находящихся в особых ячейках скелета, и толщи внеячейной мягкой ткани (называемой ценосарком). На нижней поверхности этой последней имеются цилиндрические отростки, более тонкие, чем полипы, и помещающиеся в особых тонких трубках скелета; некоторые исследователи считают эти отростки недоразвившимися полипами. Таким образом, в скелете имеются цилиндрические ячейки двух родов: сравнительно широкие, соответствующие полипам, и более узкие, соответствующие отросткам внеячейной мягкой, живой ткани (ценосарка). Скелетные образования, выделяемые этой последней, составляют внеячейный скелет (ценехиму).

Основание каждого полипа, а также каждого цилиндрического отростка, выделяет тонкую горизонтальную известковую перегородку. Периодически все полипы и все тонкие отростки отстают от этих горизонтальных перегородок и передвигаются вертикально вверх. Последовательные стадии вертикального перемещения полипов и отростков отмечаются отложением таких горизонтальных перегородок; эти последние называются днищами (эти днища очень характерны для группы ископаемых палеозойских кораллов, которые известны под названием *Tabulata* и с которыми мы должны будем познакомиться более подробно). Кроме днищ, надо отметить существование у *Heliopora* слабо развитых радиальных известковых перегородок, которые наблюдаются в ячейках полипов.

Вообще говоря, скелет является по своему происхождению внешним и выделяется он нижней стороной всей колонии. Надо твердо запомнить, что если

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

Группа *Tabulata*. Эта группа кораллов по некоторым признакам близка к современным восьмилучевым кораллам, а потому ее можно отнести к подклассу восьмилучевых кораллов, несмотря на некоторые существенные отличия и на то, что внутреннее строение мягкого тела представителей этой вымершей группы остается до сих пор неизвестным. Это почти исключительно палеозойская группа, хотя некоторые представители ее известны из мезозойских и даже третичных отложений. Первые, древнейшие формы встречаются в нижнем силуре. Все животные этой группы — колониальные.

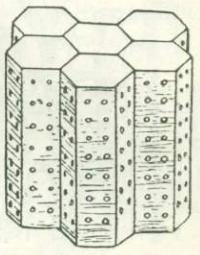


Рис. 67. *Favosites*. Шесть кораллитов, обнаруживающих массивное строение колонии. Видны поры, которые соединяют смежные кораллиты. Из Берри.

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

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

Род *Favosites* (нижний силур — девон, реже карбон и пермь) можно назвать «сотовым кораллом», так как призматические, многоугольные в поперечном разрезе кораллиты плотно прилегают друг к другу стенками и напоминают пчелиные соты (рис. 67.). Стенки просверлены порами, которые расположены правильными рядами и посредством которых ячейки смежных кораллитов сообщаются между собой. Радиальные перегородки либо слабо развиты, обычно в виде вертикальных рядов шипов на стенках кораллита, либо отсутствуют. Днища обычно хорошо развиты и горизонтальны. Представители этого рода и близких к нему родов играли важную роль в образовании коралловых рифов в верхнем силуре и девоне.

Род *Halysites* (рис. 68) известен, главным образом, из силурийских отложений, хотя встречается изредка и в нижнем девоне. Скелет колонии состоит из трубчатых кораллитов, которые сжаты с боков и имеют эллиптическое поперечное сечение. Кораллиты соединяются друг с другом своими узкими краями и соответственно этому образуют в поперечном сечении цепочкообразные ряды; поэтому этот коралл можно назвать «цепочечным». Днища горизонтальны, плоски или вогнуты. Радиальные перегородки либо представлены двенадцатью вертикальными ребрышками или рядами шипиков, либо совершенно отсутствуют.

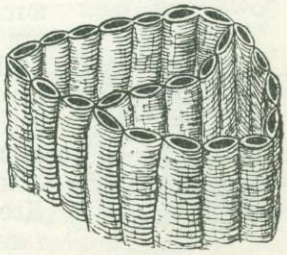


Рис. 68. *Halysites* («цепочечный» коралл). Из Берри.

Род *Syringopora* (рис. 69) распространен в силурийских, девонских и каменноугольных отложениях. Кораллиты представляют собой более или менее изогнутые цилиндрические трубки, которые соединяются между собою поперечными трубочками. Днища обыкновенно воронковидны. Радиальные перегородки слабо развиты.

Род *Chaetetes* (рис. 70) имеет представителей не только в девоне и в карбоне, но и в триасе (близкие к этому роду формы известны из верхней юры). Скелет колонии состоит из тонких призматических ячеек; соседние ячейки имеют общую стенку, которая представляет собой однослойное образование, разделяя полости смежных кораллитов.

Все кораллиты имеют приблизительно одинаковую толщину; они многоугольны в поперечном сечении. Днища горизонтальны (рис. 70[2]). Вертикальных

радиальных перегородок нет, но в поперечных разрезах бывают видны вертикальные выросты (рис. 70[3]), которые могут быть приняты за радиальные перегородки. Однако такой вырост указывает лишь на то, что в данном кораллите совершается процесс продольного деления; в дальнейшем такой вырост должен разделить кораллит на два новых отдельных кораллита.

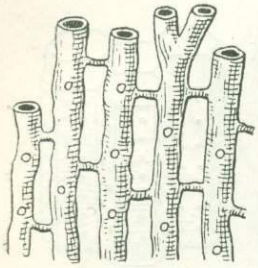


Рис. 69. *Syringopora*. Из Берри.

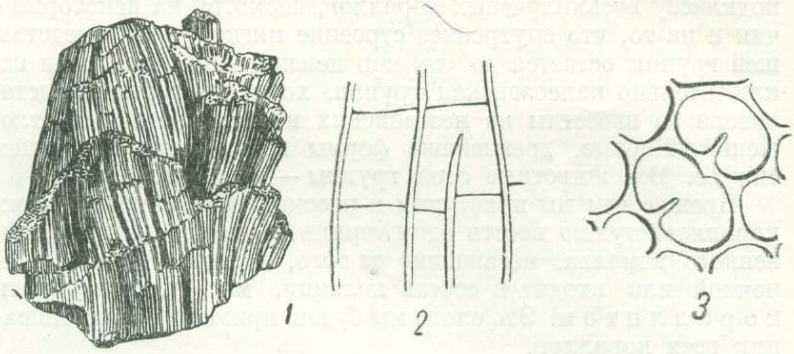



Рис. 70. *Chaetetes*.

*1* — *Chaetetes radians*; общий вид части колонии; нижний карбон; *2* — продольный разрез кораллитов рода *Chaetetes*; сильно увеличено; *3* — поперечный разрез кораллитов рода *Chaetetes*; сильно увеличено. Из Циттеля.

Заметим, что некоторые исследователи считают необходимым выделить *Chaetetes* из рассматриваемой здесь группы и даже относят этот род к совершенно другому типу — к мшанкам.

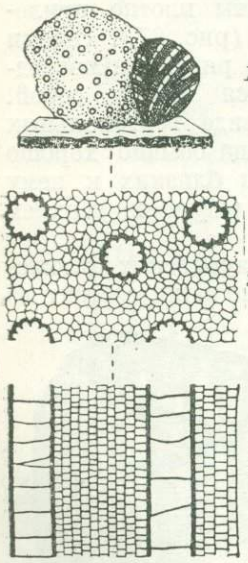



Рис. 71. *Heliolites interstinctus*. Верхний силур.

*1* — небольшая колония; справа в продольном разрезе; *2* — поперечный разрез, увеличено; *3* — продольный разрез, увеличено. Видны толстые и тонкие трубки с днищами. По Шроку.

Особняком от только что рассмотренных родов стоит род *Heliolites* (нижний силур — девон), сильно напоминающий упомянутую уже нами нынешнюю гелиопору. Здесь, так же, как у *Heliopora*, имеются крупные и тонкие трубки (рис. 71). Крупные трубки имеют по 12 радиальных перегородок, гораздо более длинных в поперечном разрезе, чем соответствующие перегородки гелиопоры, и иногда почти достигающих оси трубки. Вопрос о таксономическом положении рода *Heliolites*, несмотря на то, что он очень похож на *Heliopora*, остается нерешенным. Однако, хотя последние представители *Heliolites* исчезают из геологической летописи в девоне, а первые виды *Heliopora* появляются лишь в мелу, не исключена возможность, что формы эти являются близкими родичами.

**Подкласс Zoantharia (зоантарии)**. С основными чертами строения кораллов этого подкласса мы можем познакомиться по ныне живущим представителям так называемых шестилучевых кораллов. На рис. 63 изображена часть колонии одного вида, живущего ныне в Средиземном море. Две особи (рис. 63[1] и 63[2]) изображены с вытянутыми хватательными щупальцами и, действительно, напоминают цветок. Одна особь (рис. 63[3]) показана втягивающей свои щупальцы. Впереди этой особи изображены две особи, у которых щупальцы вполне втянуты внутрь чашечки кораллита. Далее направо, изображена особь (рис. 63[4]), вверху разрезанная в продольном направлении; ниже удалена часть стенки кораллита и показано внутреннее строение нижней его части. Здесь мы можем разглядеть следующие особенности строения. Вверху мы видим венчик щупалец, окружающих ротовое отверстие. Щупальцы полые, простые, не перистые, в отличие от щупалец представителей уже рассмотренного нами подкласса восьмилучевых кораллов. Рот открывается в глоточную трубку, покрытую вертикальными (продольными) складочками. К глоточной трубке

примыкают вертикальные мягкие перегородки. Эти мягкие перегородки, как ясно видно на рисунке, чередуются с известковыми скелетными перегородками. Посредине чашечки возвышается известковый столбик. Центральное, осевое положение этого столбика ясно показано на изображенной справа особи (рис. 63[5]), где удалены все мягкие части тела. Здесь мы видим, кроме того, стенку кораллита, но эта стенка отчасти удалена, и видны находящиеся внутри горизонтальные днища. Эти же днища обнажаются и в нижней части одной особи (рис. 63[4]). У данной формы мы видим значительное развитие скелетных радиальных перегородок, что характерно для зоантарий и отличает их от альционарий, у которых эти перегородки слабо развиты и нередко совершенно отсутствуют.

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

Личинка современного шестилучевого коралла, проплавав некоторое время в воде, прикрепляется к какому-либо подводному предмету. После этого она уплощается, и основание ее выделяет известковую дисковидную пластинку—основную пластинку. Иногда основание мягкого тела в своем центре впячивается

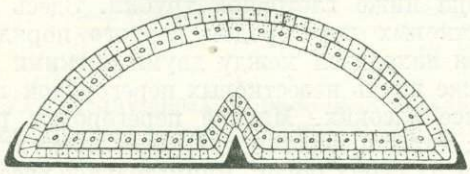


Рис. 72. Схематический разрез через вертикальную ось молодого шестилучевого кораллового полипа вскоре после прикрепления личинки (сильно увеличено). Видны: двуслойная стенка мягкого тела и скелетные части (зачерненные): основная пластинка, столбик и известковая стенка, которая только начала нарастать снизу вверх. Из Берри.

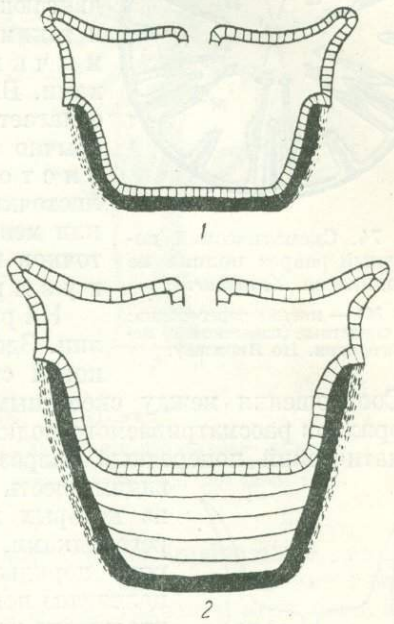



Рис. 73. Схема, поясняющая развитие некоторых скелетных элементов коралловых полипов из подкласса *Zoantharia*. Мягкое тело изображено поперечной штриховкой: стенка — черным; наружная стенка — точками; днища — тонкими линиями. На стадии, представленной фиг. 1, нет еще днищ, которые появляются на следующей стадии (фиг. 2). Главным образом по Суиннертону.

в осевом направлении, отставая тут от известковой основной пластинки и затем выделяет здесь осевое скелетное образование — столбик. И основная пластинка, и столбик, находящийся в ее центре, выделяются клетками эктодермы (рис. 72). Эктодерма боковых стенок молодого полипа обычно выделяет боковую, более или менее цилиндрическую, известковую стенку, которую мы в дальнейшем будем называть боковой стенкой коралла, или просто стенкой (theca). Таким образом, на этой стадии мягкое тело заключено в известковую чашку. На рис. 73 мы видим, что некоторая часть мягкой стенки тела свешивается за верхний край скелетной стенки. Эта свисающая часть мягкого тела называется краевой зоной. Краевая зона выделяет особый известковый покров, который отлагается поверх боковой стенки (кнаружи от нее) и может быть назван чехлом коралла (epitheca). В то же время эктодерма основания полипа образует шесть радиальных впячиваний (складок). Таким образом получаются бороздки, в которых эктодерма отлагает известковые вертикальные пластинки, или перегородки (septa). Эти перегородки идут от боковой стенки коралла радиально внутрь, в направлении оси последнего. Они располагаются между

мягкими перегородками (рис. 74). В дальнейшем между этими известковыми перегородками, которые можно назвать перегородками первого порядка, появляются перегородки второго, а затем и третьего порядка.

По мере того как боковая стенка коралла растет вверх, полип отстает от дна чашки и поднимается. Затем нижняя поверхность мягкого тела может выделить тонкую горизонтальную пластинку — днище, которое отделяет полип от оставленной им нижней части ячейки. Этот процесс многократно повторяется, и, таким образом, может образоваться большое количество днищ (рис. 73[2]). Пространство, освобождаемое передвигающимся вверх полипом, иногда занимается и такими известковыми образованиями, как перемычки между смежными радиальными перегородками. Близ боковой стенки основание полипа иногда отлагает также небольшие известковые пластинки, обычно изогнутые. Эти пластинки можно называть листочками (dissepimenta). В отличие от днищ, листочки обычно не лежат горизонтально, а более или менее круто наклонены. Совокупность таких листочков имеет пузыристый облик и потому называется пузыристой тканью (см. рис. 88).

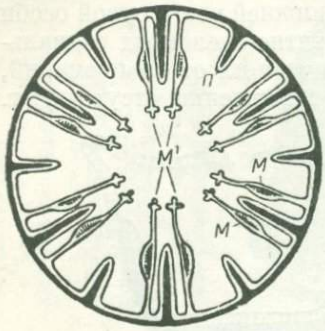



Рис. 74. Схематический поперечный разрез полипа из подкласса *Zoantharia*.

*M* и *M*[1] — мягкие перегородки; *П* — скелетные (известковые) перегородки. По Яковлеву.

На рис. 75 изображен продольный разрез через полип. Здесь наглядно показаны отношения между боковой стенкой, перегородками и столбиком коралла.

Соотношения между скелетными перегородками и мягкими перегородками у кораллов рассматриваемого подкласса видны на рис. 74, который представляет схематический поперечный разрез полипа ниже глоточной трубки. Здесь мы видим шесть известковых перегородок первого порядка, из которых каждая находится между двумя мягкими перегородками, а также шесть известковых перегородок второго порядка, менее высоких. Мягкие перегородки расположены попарно; каждая перегородка имеет мускульное утолщение на одном из своих боков. Внимательное рассмотрение мускульных утолщений мягких перегородок убедит читателя в том, что расположение этих утолщений на разных перегородках нарушает радиальную симметрию полипа. Рассматривая две противолежащие друг другу пары мягких перегородок $M^1$, мы видим, что каждая из этих перегородок имеет мускульное утолщение на том боку, который обращен в сторону, противоположную соседней первичной известковой перегородке; наоборот, каждая из остальных мягких перегородок *M* имеет мускульное утолщение на том боку, который обращен к соседней первичной известковой перегородке.

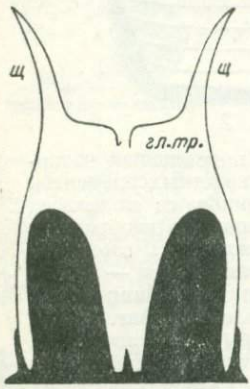



Рис. 75. Схематический продольный разрез через срединную ось кораллового полипа. Мягкие части показаны тонкой линией, скелетные — зачернены. Видны: глоточная трубка (*гл. тр.*), щупальца (*щ*) и скелетные части — известковая стенка и перегородки (обе в плоскости разреза), столбик. По Берри.

Зоантарии делятся на несколько отрядов. Мы не будем рассматривать отряды, состоящие из форм, которые не образуют твердого известкового скелета, тем более, что систематика этих отрядов и их взаимоотношения изучены пока довольно слабо. Упомянем лишь, что наиболее обширным из этих отрядов является отряд актиний (*Actiniaria*), к которому относятся хорошо известные актинии (рис. 76), одиночные, довольно крупные животные, которые не прирастают ко дну и могут медленно ползать. Зоантарии, имеющие известковый скелет, составляют два отряда: отряд четырехлучевых и шестилучевых кораллов. Первые жили в палеозое, вторые же существуют с мезозоя до настоящего времени.

Размножение. Свободноплавающая личинка, развившаяся из оплодотворенного яйца, прикрепившись, развивается в зрелый полип. У одних форм этот полип остается одиночным, у других же он размножается делением (рис. 76)

или почкованием; в результате этого бесполого размножения возникает колония. Почкование называется боковым, если молодая особь обособляется от боковых стенок родительского организма. Оно называется верхушечным или внутренним, если новая особь возникает вверху полипа, в его чашечке (рис. 77[1] и 77[2]).

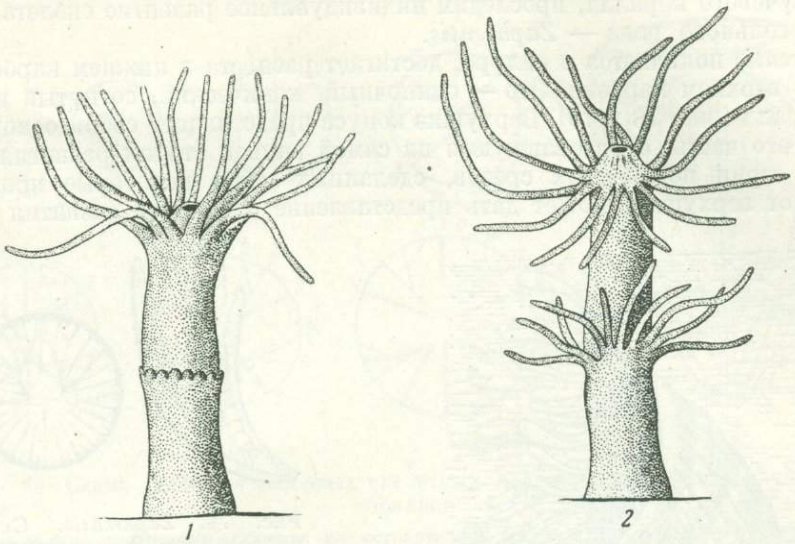



Рис. 76. Поперечное деление у актиний.

*1* — возникновение нового венчика щупалец в средней части полипа· *2* — дальнейшее развитие этих щупалец. Впоследствии часть, лежащая под этим венчиком, обособляется от нижележащей части, и таким путем образуются два полипа. Из Боаса.

У шестилучевых коралловых полипов более обычно продольное деление, происходящее вдоль серединной оси полипа. Половое размножение имеет место не только у одиночных, но и у колониальных форм, причем у этих последних таким путем возникают новые колонии.

Если отдельные кораллиты колонии не соприкасаются друг с другом, обособлены друг от друга и не соединены между собой внеячейными скелетными образованиями, то колонию можно назвать кустистой. Те же колониальные кораллы, у которых кораллиты соединены между собой на всем протяжени своих стенок, называются массивными (рис. 85); к этой же категории относятся формы, у которых пространства между не соприкасающимися друг с другом кораллитами заполнены внеячейным скелетом.

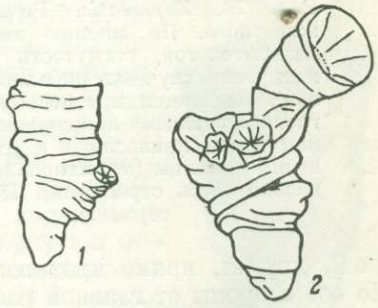



Рис. 77. Почкование у четырехлучевых полипов.

*1* — боковое; *2* — верхушечное. По Кабакович.

Отряд *Tetracoralla* (четырехлучевые кораллы). Все четырехлучевые кораллы—вымершие формы; они не встречаются в отложениях моложе палеозойских. Древнейшие из несомненных четырехлучевых кораллов найдены в нижнем силуре; максимума своего развития они достигают в верхнем силуре и в девоне, исчезают они в перми.

На наружной поверхности стенки часто видны продольные вертикальные «ложные ребра», которые по своему положению соответствуют промежуткам, разделяющим скелетные перегородки (рис. 78). Их иногда называют морщинами (по-латыни — rugae), и по этому признаку четырехлучевые кораллы известны еще под названием *Rugosa*. Эти «ложные ребра» или «морщины», надо отличать от имеющихся у некоторых зоантарий ребер, которые являются выступающими снаружи от стенки частями скелетных перегородок, т. е. продолжениями этих перегородок.

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

Для того, чтобы получить ясное представление об основных чертах строения четырехлучевого коралла, проследим индивидуальное развитие скелета у одного каменноугольного рода — *Zaphrentis*.

*Zaphrentis* появляется в силуре, достигает расцвета в нижнем карбоне и вымирает в верхнем карбоне. Это — одиночный, конический, согнутый наподобие рога, коралл (рис. 78 и 79). Верхушка конуса представляет собой основание коралла — его часть, образовавшуюся на самой ранней стадии развития скелета. Поэтому серия поперечных срезов, сделанных через некоторые промежутки, начиная от верхушки, может дать представление о стадиях развития коралла.

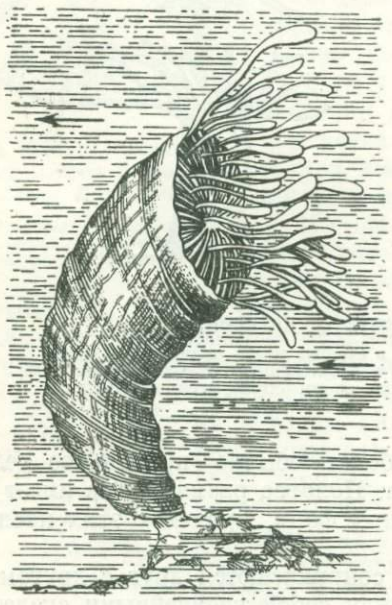


Рис. 78. *Zaphrentis*. Реставрация животного. По мнению некоторых палеонтологов, согнутость одиночных четырехлучевых кораллов палеозоя объясняется приспособлением к господствующему направлению течения воды, приносящей к устью пищевые частицы (это направление показано здесь стрелками). По Вейссермелю.

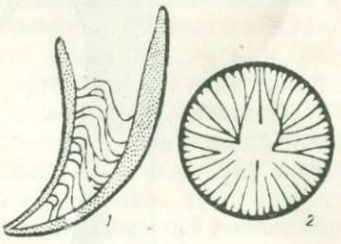



Рис. 79. *Zaphrentis*. Схемы продольного (*1*) и поперечного (*2*) разрезов. По М. Дэвису.

Правда, начальная часть нижнего, заостренного конца очень часто бывает разрушена, и потому проследить первые стадии развития скелета бывает трудно.

Сначала откладывается маленькая известковая чашечка в основании полипа. На рис. 80 мы видим, как в этой чашечке образуются вертикальные перегородки. На очень ранней стадии развития имеется уже шесть перегородок. Это — перегородки первого порядка. Процесс образования перегородок, стадии которого изображены на рис. 80, показывает, что скелет имеет двустороннюю, а не лучевую симметрию. Одна из перегородок первого порядка называется главной, другая, прямо противоположная ей, называется противоположной. По обе стороны от главной расположены боковые перегородки (*2*), а по обе стороны от противоположной находятся тоже перегородки первого порядка, которые можно назвать дополнительными боковыми (*3*). Далее между перегородками первого порядка появляются перегородки второго порядка в количестве четырех: две между главной и боковыми и две между боковыми и дополнительными боковыми, но между дополнительными боковыми и противоположной перегородки второго порядка не появляются. Таким образом, несмотря на то, что в коралле имеется шесть перегородок первого порядка и шесть образованных ими камер, новые перегородки возникают лишь в четырех камерах, или отделах, чашечки. Затем появляются четыре новые перегородки, и все они возникают, как показано на рис. 80, в тех же четырех отделах. В таком порядке новые перегородки появляются парами с той стороны ранее образовавшихся перегородок, которая обращена к главной перегородке. Вследствие этого получается перистое расположение перегородок.

характерное для многих форм и сообщающее взрослому кораллу резко выраженную двустороннюю симметрию.

Кроме всех этих о с н о в н ы х перегородок, бывают еще низкие д о б а в о ч н ы е перегородки, возникающие сразу в межперегородочных камерах.

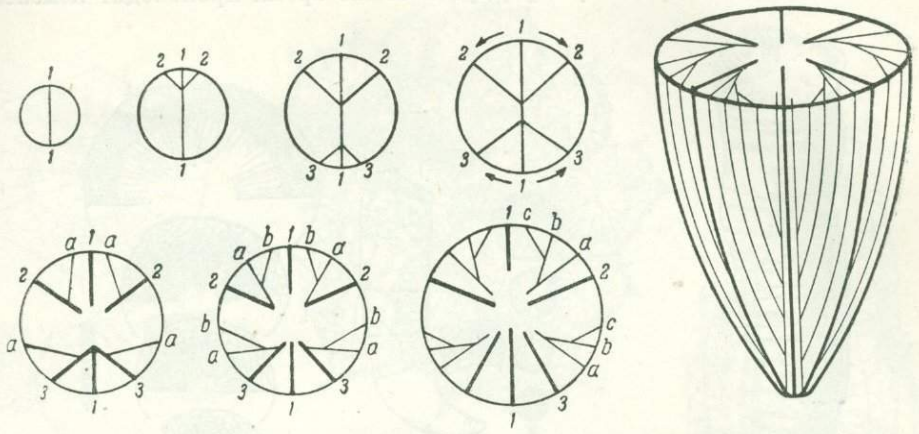


Рис. 80. Схема развития основных скелетных перегородок у четырехлучевых кораллов.

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

Поскольку из первоначальных шести отделов в двух перегородки не развиваются, в ячейке кораллита различаются четыре к в а д р а н т а: два — между главной перегородкой и боковыми, а другие два — между боковыми и противоположной.

Познакомимся теперь подробнее со строением скелета у рода *Zaphrentis*. На наружной поверхности стенки этого одиночного коралла могут быть видны продольные вертикальные «ложные ребра», которые, как мы уже отметили, по своему положению не соответствуют перегородкам, находящимся внутри ячейки, а чередуются с ними. Если смотреть на вертикальный разрез коралла, проходящий по плоскости симметрии (рис. 79[1]), то можно видеть расположенные друг над другом днища. Выше той части ячейки, которая перегорожена этими более или менее выпуклыми кверху днищами, находится полость, открывающаяся наружу. На поперечном разрезе коралла мы видим главную, противоположную и боковые перегородки; эти перегородки достигают середины чашечки. Кроме основных перегородок, на рис. 79[2] показаны маленькие добавочные перегородки, которые изображены очень короткими радиальными линиями, так как они развиты лишь в периферических частях ячейки.

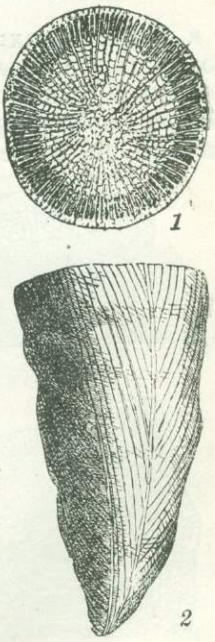


Рис. 81. *Streptelasma corniculum*. Нижний силур.

*1* — поперечный разрез; *2* — вид сбоку. По Циттелю.

Главная перегородка короче других перегородок первого порядка и находится в желобовидном углублении, которое можно назвать п е р е г о р о д о ч н о й л о ж б и н к о й (fossula). Столбика нет. Листочки (диссепименты) развиты слабо.

К *Zaphrentis* довольно близок род *Streptelasma* (нижний силур), к которому относятся одиночные формы (рис. 81) с многочисленными (до 130) перегородками; более длинные перегородки достигают оси ячейки, где они изгибаются и переплетаются, образуя в центре сложный столбик. Перегородки сохраняют перистое расположение в течение всего

индивидуального развития, что хорошо заметно и на наружной поверхности стенки по имеющимся здесь ложным ребрам. Хорошо развиты днища.

Мы знаем, что *Zaphrentis* и *Streptelasma* имеют форму изогнутого конуса. Иногда конусовидный коралл, достигнув известных размеров, при дальнейшем росте принимает цилиндрическую форму. В то же время происходит изменение

Рис. 82. *Amplexus corallioides*. Нижний карбон. По Мишлену.

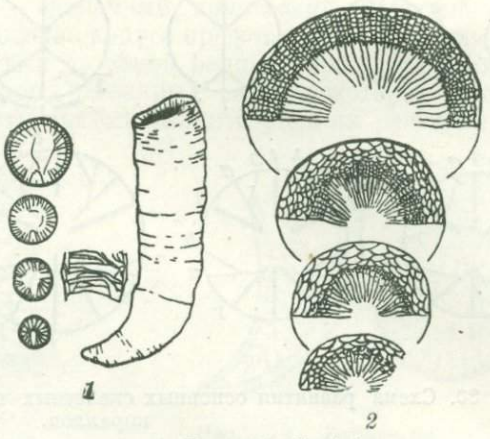


Рис. 83. *Caninia*.

*1* — общий вид коралла *Caninia cornucopiae*; *2* — поперечные сечения различных представителей рода *Caninia*. Видно сильное развитие пузыристой ткани. По Суиннертону (*1*) и П. Шмидту (*2*).

и в перегородках: они укорачиваются, удаляются от центра, приобретая облик коротких вертикальных гребней на внутренней стороне стенки, а перегородочная ложбинка становится менее явственной. Такой тип строения коралла (цилиндрическая форма, короткие перегородки) называется а м п л е к с о и д н ы м, так как он наиболее резко выражен у рода *Amplexus* (силур — пермь, особенно

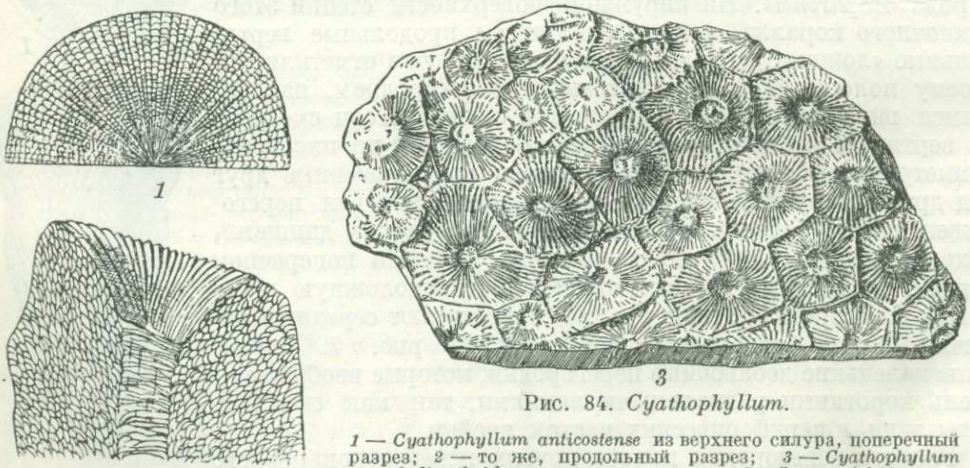


Рис. 84. *Cyathophyllum*.

*1* — *Cyathophyllum anticostense* из верхнего силура, поперечный разрез; *2* — то же, продольный разрез; *3* — *Cyathophyllum helianthoides* из верхнего девона, общий вид. × 1/2. По Лэмбу (*1* и *2*) и Геннигу (*3*).

карбон). У *Amplexus* (рис. 82) радиальные перегородки очень коротки, и все они имеют приблизительно одинаковую длину. Днища более или менее горизонтальные, многочисленные. Листочки отсутствуют.

Род *Caninia* известен из каменноугольных отложений (рис. 83). Этот одиночный коралл близок к *Zaphrentis*, но в периферических частях чашечки сильно развиты листочки, образующие здесь пузыристую ткаиь. Главная перегородка — в ложбинке. Перегородки не достигают середины чашечки. Днища хорошо раз

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

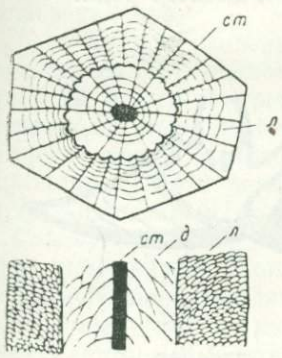



Рис. 85. *Lithostrotion*.

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

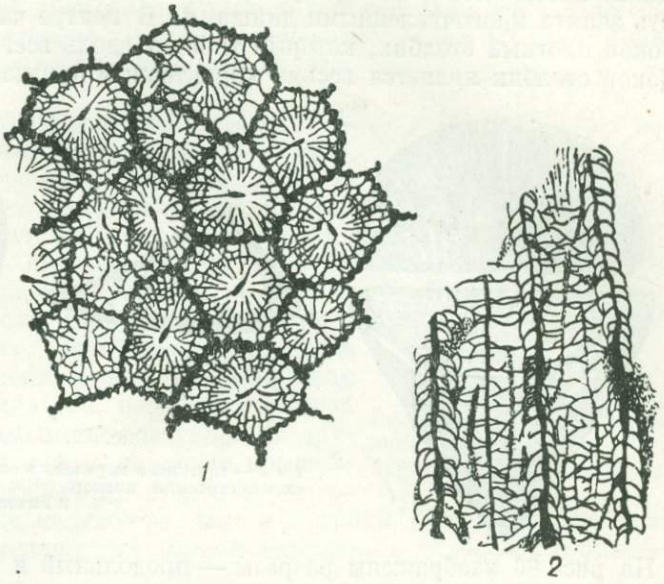



Рис. 86. *Lithostrotionella*, род, близкий к *Lithostrotion*. По Добролюбовой.

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

низкими, перегородочное углубление — менее четким. Таким образом, типичные канинии в начале развития скелета проходят стадию зафрентиса, но более зрелые части каниний отличаются от зафрентиса значительным развитием листочков (рис. 83[2]), которые у зафрентиса слабо развиты или отсутствуют.

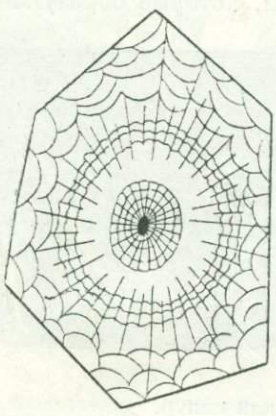


Рис. 87. *Lonsdaleia*. Поперечное сечение кораллита. Из книги М. Дэвиса.

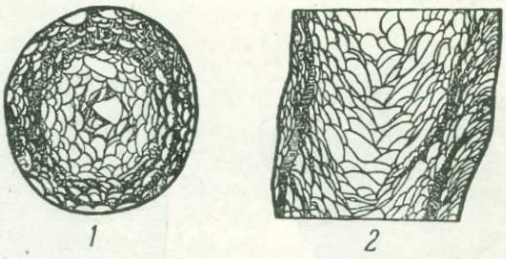



Рис. 88. *Cystiphyllum cylindricum*. Верхний силур. Из Циттеля.

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

Род *Cyathophyllum* известен из силура и девона (рис. 84). Сюда относятся как одиночные кораллы, так и колониальные, кустистые и массивные. Наружная форма очень изменчива. Перегородки очень многочисленны, более длинные (в поперечном разрезе) из них достигают центра. Они имеют радиальное расположение; поэтому двусторонняя симметрия у кораллов данного рода сильно замаскирована, и только одиночные могут иметь более или менее развитую перегородочную ложбинку. В центральной части хорошо развиты днища. В периферической части чашечки имеется зона обильно развитой пузыристой ткани (листочков).

Род *Lithostrotion* распространен, главным образом, в нижнем карбоне (рис. 85). Сюда относятся колониальные формы. Колонии либо кустисты, либо массивны.

Поперечное сечение отдельных кораллитов либо цилиндрическое (у кустистых форм), либо многоугольное (у массивных форм, рис. 85). Имеются основные перегородки и низкие добавочные перегородки в периферической части, где находятся также листочки, образующие здесь зону пузыристой ткани. Центральная часть занята многочисленными днищами. В центре чашечки выступает сжатый с боков плотный столбик, который тянется вдоль всего кораллита. Этот сжатый с боков столбик является весьма характерным признаком данного рода.

Рис. 89. *Calceola sandalina*.

*1* и *2* — крышка и кораллит в естественную величину; *3* и *4* — схема строения мягкого тела и скелета. По Циттелю (*1*, *2*) и Рихтеру (*3*, *4*).

На рис. 86 изображены разрезы — продольный и поперечный — представителя рода *Lithostrotionella* (преимущественно средний и верхний карбон), близкого к типичным представителям *Lithostrotion*. Здесь хорошо видны: сжатый с боков столбик, пузыристая ткань, состоящая из листочков, радиальные перегородки и днища. На поперечном разрезе мы видим, однако, что очень многие перегородки не доходят до стенки кораллита, чем эта форма несколько отличается от типичных литостроционов.

Род *Lonsdaleia* известен тоже из карбона (кроме того, представители его распространены в пермских отложениях Тетиса). Этот род (рис. 87), подобно предыдущему, представлен только колониальными формами, которые образуют либо

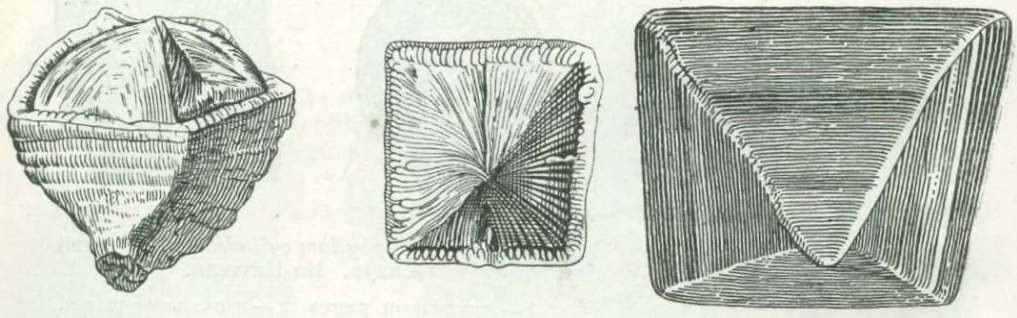



Рис. 90. *Goniophyllum pyramidale*. Верхний силур.

*1* — вид сбоку; *2* — чашечка, вид сверху; *3* — вид снизу. Из Циттеля.

кустистые, либо массивные колонии. В поперечном сечении видна периферическая зона, которая занята только пузыристой тканью (листочками). Перегородки в этой зоне отсутствуют. Для этого рода характерно присутствие толстого «сложного столбика», который имеет в поперечном разрезе облик «паутины», так как он образован концами радиальных перегородок и днищами, выпяченными в центре кверху. Этим столбик отличается от плотного столбика рода *Lithostrotion*.

К роду *Cystiphyllum* (верхний силур — девон) относятся одиночные, редко колониальные (с кустистой формой колонии) кораллы, у которых вся полость кораллита занята листочками пузыристой ткани (рис. 88). Перегородки отсутствуют или слабо выражены в виде ребрышек на верхней поверхности листочков.

Весьма своеобразным является род *Calceola* из среднего девона (рис. 89). Этот одиночный коралл имеет форму туфельки, вернее — передней части туфельки, с крышкой, сочленяющейся с краем чашечки. Перегородки многочисленные, очень слабо возвышающиеся. Крышка толстая, в виде полукруга. Кораллы этого рода, повидимому, не прикреплялись ко дну, а свободно лежали на своей широкой приплющенной стороне. Крышка, очевидно, служила для защиты от врагов, а также предохраняла животное от проникновения ила.

К этому роду довольно близок род *Goniophyllum* (верхний силур), одиночный прикрепленный коралл, имеющий форму четырехгранной пирамиды (рис. 90). Перегородки очень короткие. Имеются четыре крышки, которые плотно закрывают чашечку. Заслуживает внимания, что эти четыре крышки соответствуют четырем уплощенным сторонам кораллита.

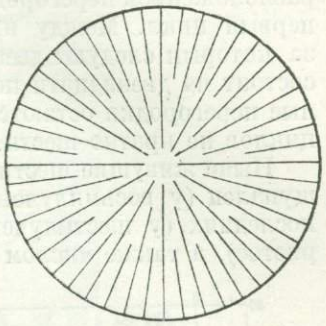


Рис. 91. Схема расположения перегородки у шестилучевого коралла. По Берри.

*Calceola*, как мы видели, имеет одну крышку и одну уплощенную сторону. Итак, появление столь необыкновенного для данного отряда признака, как уплощенные стороны кораллитов, наблюдается лишь у тех *Tetracoralla*, которые характеризуются и другим необыкновенным признаком — наличием крышек; крышки примыкают к уплощенным сторонам, которые развиваются в том же количестве, как и крышки. Это дает нам право полагать, что развитие уплощенных сторон кораллитов находится в какой-то связи с развитием крышек.

Отряд *Hexacoralla* (шестилучевые кораллы). Мы уже имели случай рассмотреть рисунки, изображающие строение современных шестилучевых кораллов (рис. 63 и 74). Число основных перегородок первого порядка здесь равно, как и у четырехлучевых кораллов, шести (рис. 91), но далее во всех без

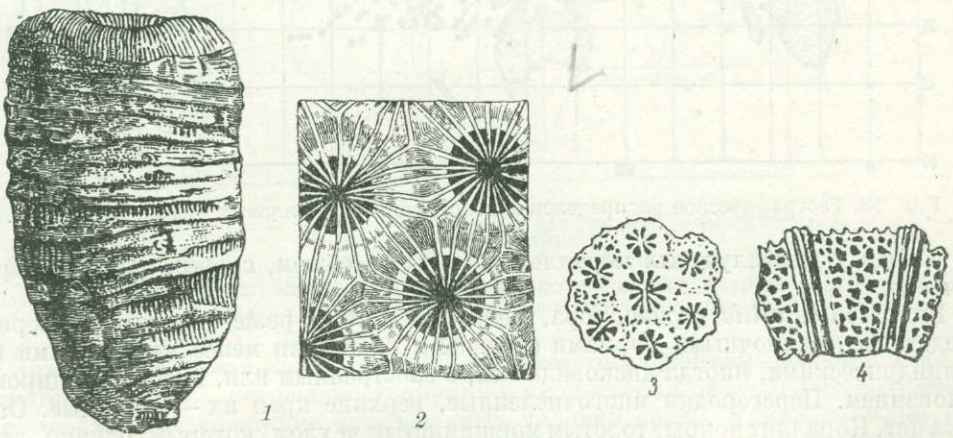



Рис. 92. Шестилучевые кораллы.

*1* — *Montlivaultia nattheimensis*, верхняя юра; *2* — *Orbicella conoidea*, миоцен, увеличено; *3* — *Madrepora anglica*, олигоцен, поперечный разрез; *4* — то же, продольный разрез. По Штромеру (*1*) и Циттелю (*2*, *3* и *4*).

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

Эти кораллы появляются, насколько нам известно, в триасовом периоде, а именно — в среднем триасе; в более древних толщах они нигде не встречены. Таким образом, перед нами замечательный факт: в палеозое имела широкое распространение группа зоантарий (отряд четырехлучевых кораллов), которая, повидимому, совершенно отсутствует в более молодых осадочных породах, где

она замещается другой группой зоантарий, широко распространенной от мезозоя до наших дней (отрядом шестилучевых кораллов).

Среди шестилучевых кораллов имеются и одиночные и колониальные формы. Нынешние рифообразующие кораллы принадлежат, главным образом, к этому отряду.

От отряда четырехлучевых кораллов рассматриваемый отряд отличается расположением перегородок. Шесть первых перегородок образуют так называемый первый цикл. Между ними располагается шесть перегородок второго цикла, за которым следуют двенадцать перегородок третьего цикла. Четвертый цикл состоит из двенадцати перегородок и т. д. (рис. 91). Нередко, впрочем, отдельные перегородки остаются недоразвитыми, и тогда число перегородок отдельных циклов не кратно шести.

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

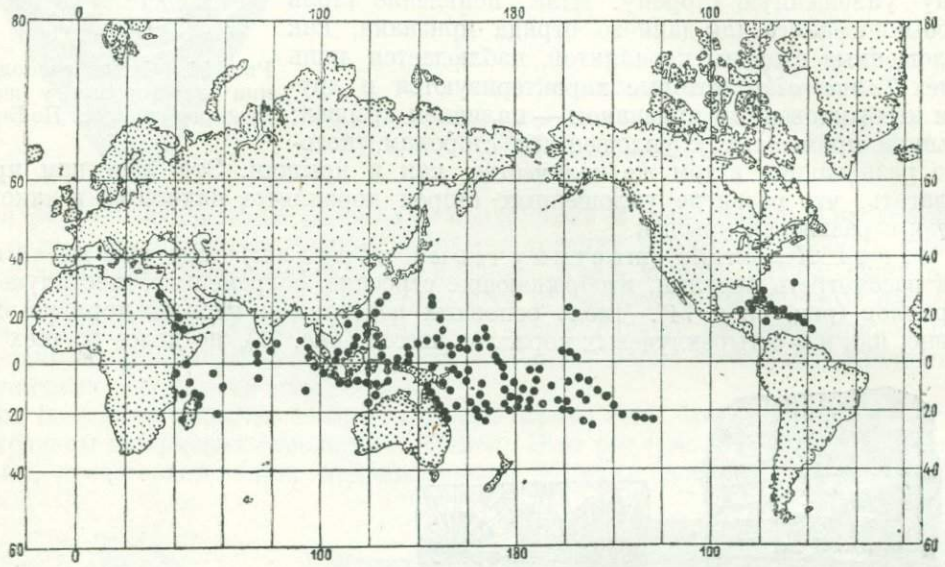



Рис. 93. Географическое распределение современных коралловых рифов. По Шроку.

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

Род *Montlivaultia* (триас, юра, реже мел и еще реже — третичный период) представлен одиночными формами (рис. 92[1]), более или менее коническими или цилиндрическими, иногда дисковидными, с заостренным или, наоборот, широким основанием. Перегородки многочисленные, верхние края их — зубчатые. Столбика нет. Кораллит покрыт толстым морщинистым чехлом, который, однако, легко отпадает.

Род *Orbicella* (юра — ныне) принадлежит к числу исключительно колониальных кораллов (рис. 92[2]). Формы этого рода строят массивные колонии. Кораллиты цилиндрические. Перегородки, продолжаясь за пределами стенки кораллита в виде хорошо развитых ребер, переходят в перегородки соседних кораллитов. Между перегородками, как внутри ячейки, так и вне ее, имеются многочисленные листочки (диссепименты). Столбик имеет губчатое строение. К этому роду относятся некоторые рифостроящие кораллы нашего времени. Некоторые представители его принимали значительное участие в возведении рифовых построек Центральной Европы и западной части Украинской ССР в миоценовое время.

У обоих только что описанных родов стенка и перегородки не пронизаны порами. Для многих родов характерна пористость перегородок и стенки (если эта последняя имеется). Мы рассмотрим одну из таких пористых форм, род *Madrepora*.

Род *Madrepora* (палеоген — ныне) является одним из главных рифообразующих кораллов нашего времени (рис. 92[3]). Представители этого рода обычно образуют сильно ветвящиеся колонии. Кораллиты имеют вид тонких трубочек. Кроме скелета отдельных кораллитов, имеется общая, внеячейная скелетная ткань, в которой помещаются кораллиты, немного выдающиеся из этой общей ткани. Радиальных перегородок шесть или двенадцать; из них две, лежащие одна против другой, срастаются в центре. Днищ и листочков нет.

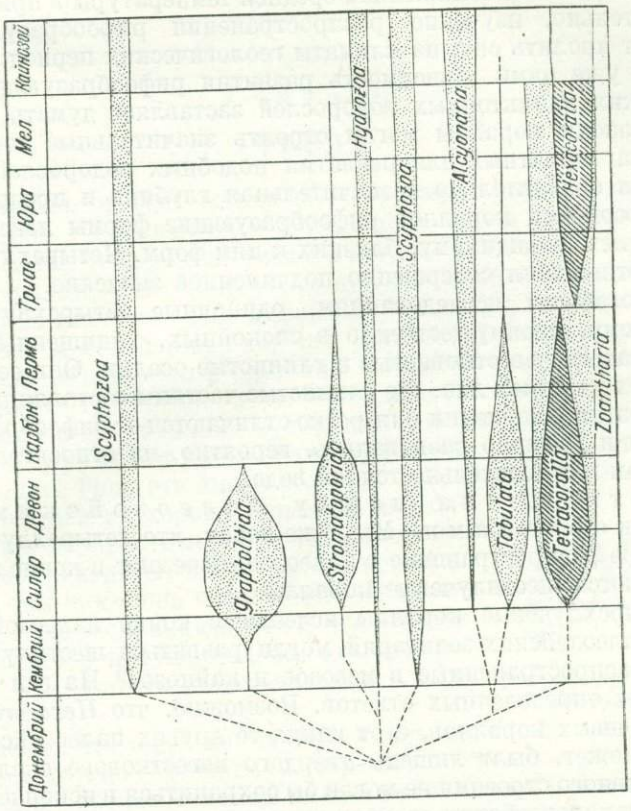



Рис. 94. Схема геохронологического распределения кишечнополостных.
Пунктирные линии показывают происхождение различных классов от одной прародительской группы, но не геологические моменты появления этих классов.

**Значение кораллов для выяснения физико-географических условий геологического прошлого.** Для распространения и процветания рифообразующих кораллов необходимо сочетание определенных условий среды. Таким образом, присутствие рифообразующих кораллов указывает на наличие этих условий в окружающей их среде. Однако, при попытках восстановления физико-географических условий геологического прошлого, на основании изучения рифообразующих кораллов, необходима большая осторожность: ведь вполне возможно, что в прежние эпохи для существования тех или иных групп кораллов требовались не те условия, при которых живут нынешние рифообразующие кораллы. Поэтому выводы, сделанные на основании изучения фауны кораллов, следует проверять другими методами восстановления физико-географических условий прежних эпох. Совершенно естественно, что подобные выводы можно делать, при прочих равных условиях, тем увереннее, чем ближе к нам та эпоха, в которую жили изучаемые нами кораллы. Интересно проследить распространение рифообразующих кораллов в кайнозое Западной Европы. В плиоцене Европы рифообразующие кораллы совершенно отсутствуют, но они встречаются на южном побережье Средиземного моря. В миоцене они встречаются в Венском бассейне, но почти не образуют

здесь рифов; коралловые рифы развиты по северному побережью Средиземного моря. В верхнем эоцене коралловый риф известен близ Вены. В меловом же периоде коралловые рифы существовали значительно севернее, и в верхнем мелу Дании имеется такой риф.

О чем свидетельствует такое распространение коралловых рифов? Оно говорит о том, что северная граница распространения коралловых рифов на протяжении мелового периода и всего кайнозоя передвигалась к югу, повидимому, в связи с происходившим понижением средней температуры в прибрежных частях моря. Следовательно, изучение распространения рифообразующих кораллов (рис. 93) может пролить свет на климаты геологических периодов.

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

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

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

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

Почему четырехлучевые кораллы исчезли в конце палеозойской эры? Из какой группы палеозойских зоантарий могли развиться шестилучевые кораллы, столь широко распространенные в мезозое и кайнозое? На эти вопросы наука пока еще не дает определенных ответов. Возможно, что *Hexacoralla* произошли не от четырехлучевых кораллов, а от каких-то других палеозойских зоантарий, которые, быть может, были лишены твердого известкового скелета. Такие зоантарии примитивного строения не могли бы сохраниться в ископаемом состоянии, и отсутствие их в палеозойских осадках еще не доказывает того, что такие формы не существовали. Возможно, кроме того, что предки шестилучевых кораллов занимали весьма скромное место в фауне палеозойских времен, а затем в начале мезозоя быстро двинулись к господствующему положению. История органического мира знает немало примеров быстрого победоносного продвижения потомков «скромных» и незаметных предков. В дальнейшем мы рассмотрим некоторые из таких примеров и познакомимся с некоторыми закономерностями смены фаун на протяжении геологической истории.

Схема филогении и хронологического распределения кишечнополостных дана на рис. 94.

ГЛАВА VII

# ЧЕРВИ

К червям нередко относят весьма разнообразных двусторонне-симметричных животных, которые в подавляющем большинстве своем лишены твердых частей тела. На одном конце тела обычно имеется рот, на другом — анальное отверстие. Различаются верхняя, или спинная, и нижняя, или брюшная, стороны тела. Лишь у некоторых имеются слабо диференцированные и нечленистые конечности. Кроме эктодермы и эндодермы, хорошо развита также мезодерма. Всех этих животных прежде объединяли в один тип *Vermes* (черви). Однако впоследствии выяснилось, что эта группа включает несколько (не менее четырех) совершенно самостоятельных типов, взаимные отношения которых пока еще не вполне установлены, и поэтому не может иметь значение таксономической единицы естественной классификации. Типы эти имеют большое значение для зоологии; в частности, многие представители их хорошо известны как паразиты человека и животных. Но палеонтологу, в общем, редко приходится иметь дело с ископаемыми червями, так как лишь очень немногие имеют твердые части тела, сохраняющиеся в ископаемом состоянии. Только в исключительно благоприятных условиях эти животные сохраняются в виде окаменелостей.

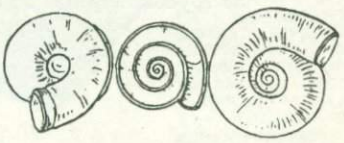


Рис. 95. *Spirorbis borealis*. Значительно увеличено. По Шаймеру.

Мы уже знаем, что одни из червей являются нечленистыми, а другие членистыми (стр. 25).

Наиболее высокоорганизованным из всех типов червей и в то же время наиболее важным и интересным с палеонтологической точки зрения является тип *Annelida* (кольчатые черви). *Annelida* — членистые черви: тело у них удлиненное, разделенное на сегменты. На одном конце тела находится ротовое отверстие, а на другом — анальное. Большинство представителей этого типа живет в море. Одни из них активно передвигаются, — либо плавают, либо ползают по морскому дну, зарываются в ил и песок; следы и ходы таких червей в некоторых случаях встречаются довольно часто в породах, где нет никаких других остатков животных или растений. Другие представители типа кольчатых червей ведут «сидячий» образ жизни. Некоторые из таких червей выделяют защитные известковые трубки, то более, то менее извивающиеся, а иногда спирально свернутые. Эти черви живут в таких трубках, и поэтому называются «трубкожилами». Только трубки и сохраняются в ископаемом состоянии. Из трубкожилов наиболее широко распространены два рода; *Spirorbis* и *Serpula*.

Представители рода *Spirorbis* (нижний силур — ныне) сохраняются в виде маленьких известковых трубок, свернутых в улитковидную спираль (рис. 95). Этим спирорбисы напоминают раковинки некоторых фораминифер или моллюсков. Каждая такая спирально свернутая трубка своей нижней стороной прикрепляется к какому-нибудь постороннему предмету (водоросли, раковине более крупного животного и т. д.).

Род *Serpula* (верхний силур — ныне) образует неправильно извивающиеся известковые трубки, которые обычно прикрепляются к каким-либо посторонним предметам или друг к другу (рис. 96).

Некоторые кольчатые черви имеют хитиновый челюстной аппарат в виде зазубренных пластинок (рис. 97[1]). Подобные образования встречаются и в ископаемом состоянии, начиная от нижнего палеозоя (рис. 97[2]). Недавно им было

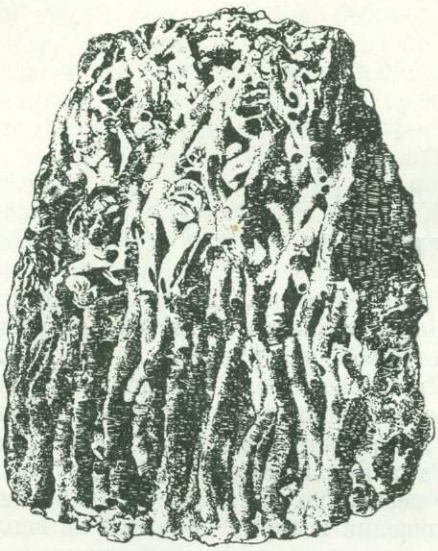


Рис. 96. Кусок известняка, состоящего из трубок *Serpula*. Уменьшено. По Шаймеру.

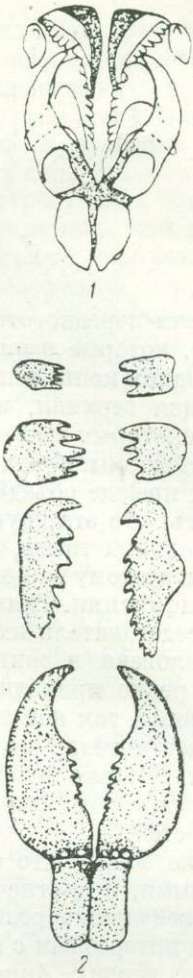


Рис. 97. Челюстные аппараты современных и ископаемых кольчатых червей.

*1* — челюстной аппарат современного кольчатого червя *Diopatra ornata*. × 17; *2* — челюстной аппарат *Arabellites*, девон. × 13. По Шроку.

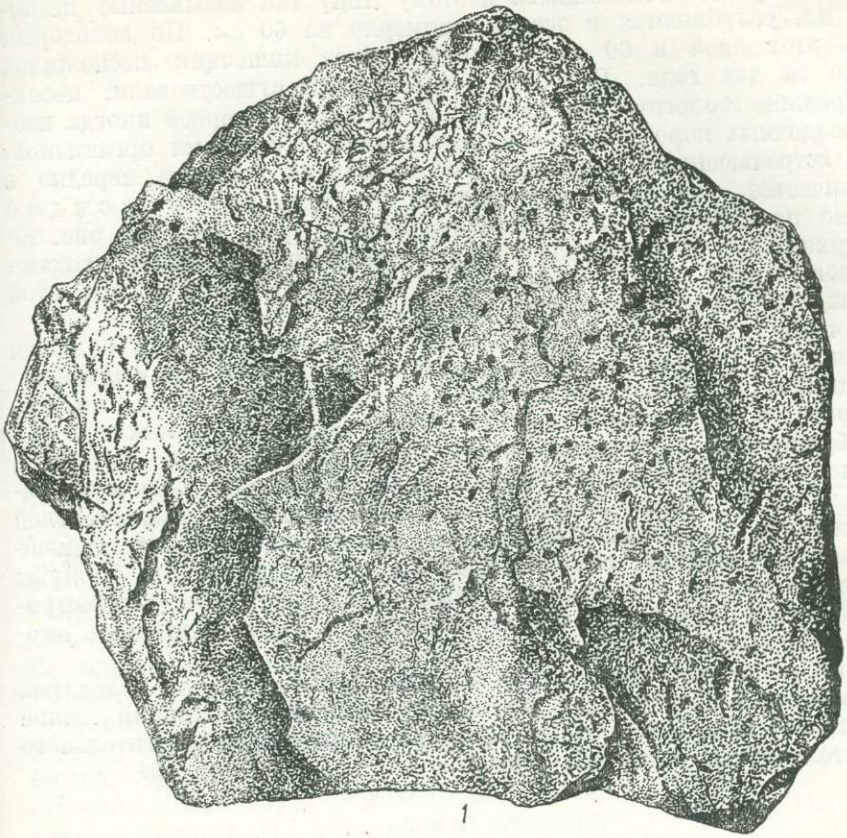
дано название с к о л е к о д о н т о в. Это слово означает «зубы червей»; изучающие их палеонтологи склонны считать сколекодонты остатками древних кольчатых червей. Сколекодонты обычно имеют микроскопические размеры и

Рис. 98. Схемы, поясняющие образование ходов червей.

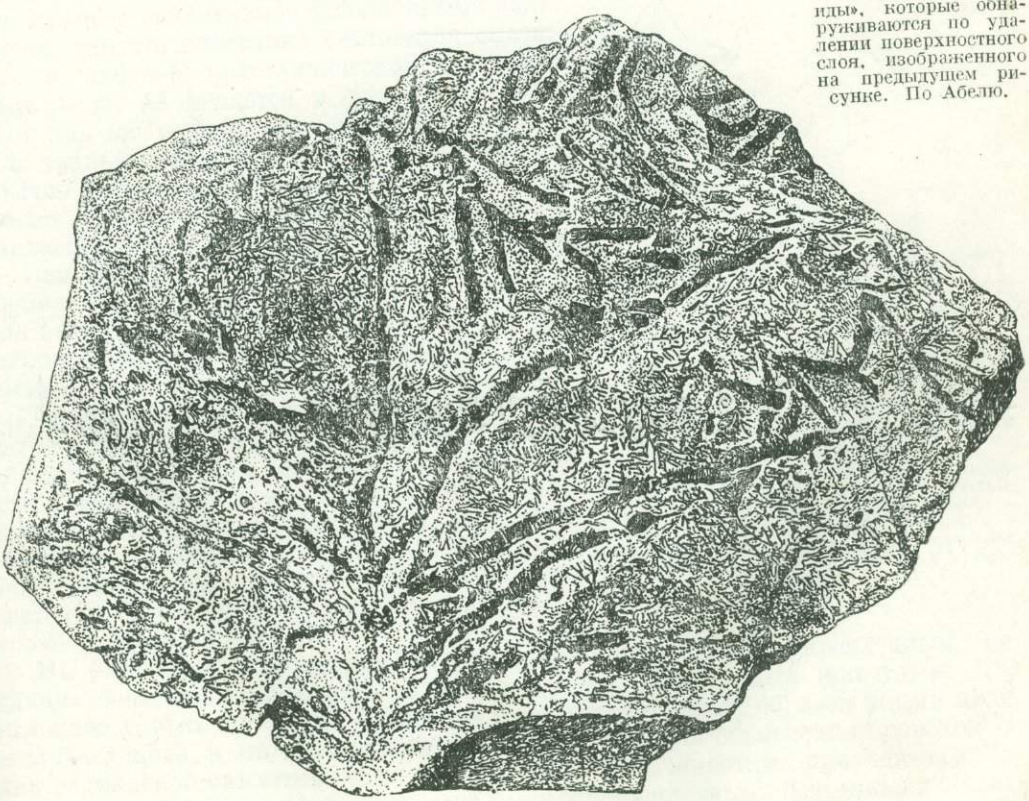
*1* — схема ходов, которые наблюдаются во флишевых породах и которые описывались под названием фукоидов; *2* — блок-диаграмма, изображающая ходы червей в илистых осадках. По Фуксу (*1*) и Рихтеру (*2*).

сильно варьируют по своей форме. Эти ископаемые состоят, главным образом, из органического вещества (около 50%) и кремнезема (около 45%).

Особого внимания заслуживают ходы червей, нередко наблюдаемые в огромном количестве в некоторых породах. Эти ходы принадлежат, повидимому,



1



2

Рис. 99. Порода с ходами червей.

*1* — поверхность слоя сланцеватого мергеля из верхнемелового, флиша Австрии, с окончаниями ходов червей, повидимому из группы многощетинковых кольчатых; *2* — ходы, или «фукоиды», которые обнаруживаются по удалении поверхностного слоя, изображенного на предыдущем рисунке. По Абелю.

тоже кольчатым червям. Относящиеся к этому типу так называемые пескожилы, поедая ил, углубляются в осадок примерно на 60 *см*. По некоторым расчетам весь этот слой в 60 *см* проходит через кишечник пескожилов приблизительно за два года. Подобные черви-илоеды существовали, несомненно, и в прежние геологические эпохи. Ходами таких червей иногда изобилуют слои осадочных пород, крайне бедные другими остатками организмов. Ходы червей, встречающиеся в толщах так называемого флиша нередко в несметном количестве, уже давно описывались под названием ф у к о и д о в и первоначально принимались за остатки водорослей (рис. 98). На рис. 99[1] мы видим поверхность плиты мергеля с многочисленными круглыми выходами трубчатых ходов червей. После осторожного удаления верхнего слоя этой плиты можно видеть разветвления ходов (рис. 99[2]).

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

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

Огромная роль дождевых червей (принадлежащих также к типу кольчатых червей) в переработке и разрыхлении почвенного покрова и денудации земной коры стала общеизвестной после труда Дарвина «Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей».

ГЛАВА VIII

# ИГЛОКОЖИЕ

К типу *Echinodermata* (иглокожие) относятся морские звезды, морские ежи, морские лилии и другие обширные группы животных, как вымершие, так и продолжающие существовать доныне.

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

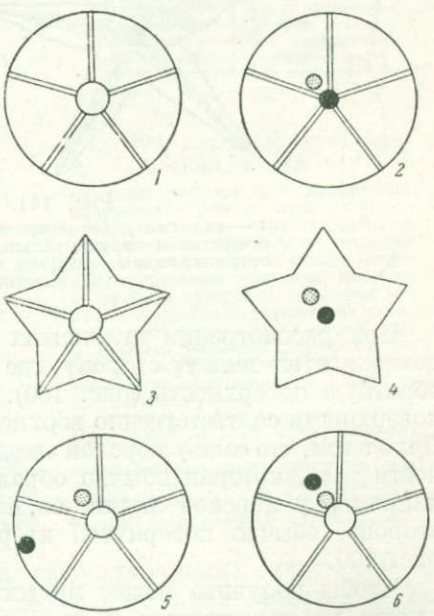



Рис. 100. Схема, показывающая, в чем которые отличительные признаки классов иглокожих.

*1* и *2* — морской еж; *3* и *4* — морская звезда; *5* — цистоидея; *6* — морская лилия. Белый кружок — рот; черный кружок — анальное отверстие; кружок с точками — мадрепоровая пластинка; две параллельные прямые — амбулякр. По Абелю, с изменениями.

Замечательной особенностью иглокожих является пятилучевая симметрия, которая для этого типа весьма характерна, хотя она наблюдается не у всех групп, входящих в его состав. Достаточно взглянуть на рис. 100 и 101, чтобы представить себе пятилучевую симметрию тела иглокожего. Морская звезда является достаточно понятной иллюстрацией этой особенности, которой иглокожие отличаются от всех других животных: пятилучевая симметрия наблюдается нередко у растений, она обычна для цветков двусемядольных растений, но ее нет ни у каких животных, кроме иглокожих.

Мы уже знаем, что радиальная симметрия свойственна прикрепленным, «сидячим» бентонным животным, а также многим планктонным животным. Для иглокожих, этих животных с прочным скелетом, типичным образом жизни является бентонный, а отнюдь не планктонный. Поэтому для объяснения происхождения радиальной симметрии этих типично бентонных животных приходится предположить, что предки всех иглокожих были прикрепленными бентонными живот-

ными. В дальнейшем мы увидим, что многие факты подтверждают это предположение.

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

Все иглокожие размножаются половым путем и никогда не образуют колоний: это всегда одиночные животные.

Все они — обитатели морей с соленостью нормальной или близкой к нормальной.

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

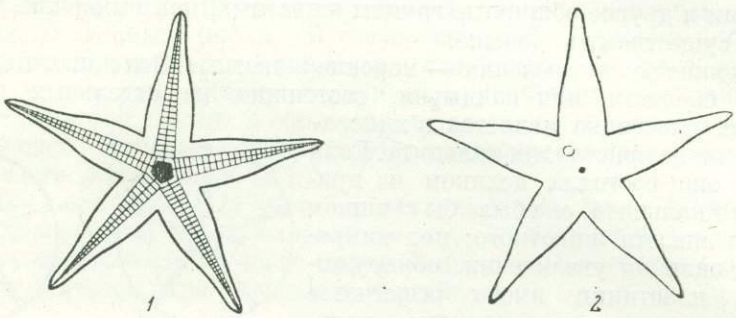



Рис. 101. Морская звезда. Схема.

*1* — вид снизу (со стороны ротовой поверхности); видны: ротовое отверстие и амбулякральные пластинки; *2* — вид сверху, с тыльной стороны; видны: анальное отверстие (точка в центре) и мадрепоровая пластинка. По Суиннертону.

При рассмотрении иглокожих мы будет называть ротовой (оральной) поверхностью тела ту сторону, где расположен рот, а тыльной (аборальной) обратную поверхность (рис. 100). Может показаться, что лучше называть эти поверхности соответственно верхней и нижней, но это было бы не совсем удобно. Дело в том, что если у морской звезды и морского ежа рот находится на той поверхности тела, которая обычно обращена книзу, то у многих других иглокожих, например у морской лилии, он находится как раз на обратной стороне, — на стороне, обычно повернутой кверху. Эти отношения иллюстрируются нашим рис. 100.

Чтобы получить общее представление о строении иглокожих, рассмотрим одного из представителей их — морскую звезду. Это животное имеет форму пятилучевой звезды (рис. 101). На нижней поверхности, в центре ее, мы видим рот, на верхней же, также в центре, обычно имеется анальное отверстие (рис. 100[3], 100[4] и 101). Тело звезды покрыто прочной кожистой оболочкой, под которой находится известковый скелет. Этот скелет образован мезодермической тканью, чем он отличается от скелета рассмотренных нами кишечнополостных, который образуется за счет эктодермы и является по происхождению наружным. Итак, скелет у морской звезды, как и у других иглокожих, в сущности говоря, внутренний, хотя он залегает очень близко от наружной поверхности. Морская звезда ползает по дну моря с помощью многочисленных мягких ножек, которые представляют собою мешочки с мускулистыми стенками и которыми звезда может присасываться к подземным предметам. Эти ножки расположены рядами на широких радиальных бороздах ротовой поверхности каждого луча звезды (рис. 102). Расположение ножек здесь напоминает аллею с двумя рядами деревьев, тянущимися по обе стороны от дороги; поэтому-то каждая из бороздок, на которых находятся ножки, и называется амбулякральной (ambulacrum — по-латыни — аллея). Ножк-

ки соответственно этому называются амбулякральными. Они входят в состав особой водоносной системы трубок и мешочков, которая получилв название амбулякральной.

Скелет тыльной стороны (рис. 103) состоит из сети удлиненных известковых пластинок, несущих многочисленные шипики, которые, выступая сквозь кожу, делают ее как бы игольчатой. Этой особенностью и объясняется название типа иглокожих, хотя, как мы увидим в дальнейшем, не все иглокожие имеют подобные иглы на поверхности своего тела. На тыльной поверхности морской звезды, в промежутках, разделяющих скелетные пластинки, находятся трубчатые выросты кожи, служащие для дыхания. Это так называемые кожные жабры.

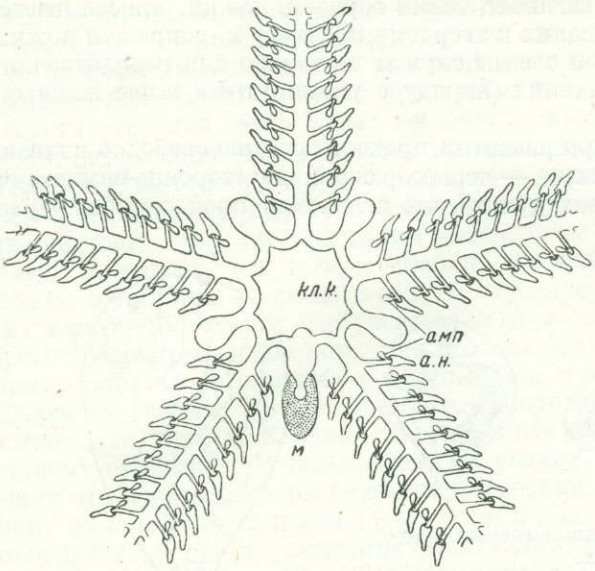



Рис. 102. Амбулякральная система морской звезды. Видны кольцевой канал (*кл. к.*), пять лучевых каналов, амбулякральные ножки (*а. н.*), ампулы (*амп.*), мадрепоровая пластинка (*м*) и непосредственно к ней примыкающий каменистый канал.

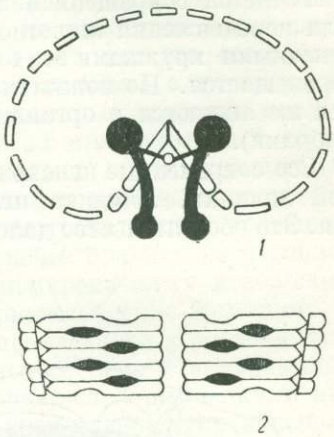



Рис. 103. Строение луча морской звезды.

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

С ротовой стороны скелет состоит из симметрично расположенных рядов пластинок. Дном амбулякральных бороздок служат два ряда пластинок, называемых амбулякральными. Кнаружи от каждого ряда амбулякральных пластинок лежит по одному ряду краевых амбулякральных пластинок. Все эти ряды пластинок показаны на схематическом рис. 103.

Рассмотрим теперь амбулякральную систему (рис. 102). Она весьма характерна не только для морской звезды, но и для иглокожих вообще.

Близ анального отверстия на тыльной стороне имеется особая пластинка, прободенная большим количеством мелких отверстий (рис. 100[4] и 101[2]). Сквозь эти-то отверстия и входит вода в амбулякральную систему. Пластинка эта носит название мадрепоровой. Вбираемая через нее вода проходит через каменистый канал (рис. 102), называемый так потому, что стенки его обычно обизвествлены. Каменистый канал свисает в полость тела и открывается в так называемый кольцевой канал (рис. 102, *кл. к.*), который лежит над ртом, окружая этот последний. От кольцевого канала отходят, соответственно пяти лучам звезды, пять лучевых каналов, каждый из которых тянется вдоль амбулякральной бороздки (рис. 101[1] и 102). В межлучевых пространствах от кольцевого канала отходят пять пузырей; при сокращении этих пузырей вода продвигается в лучевые каналы. От каждого лучевого

канала отходят с обеих сторон по ряду веточек-трубок; каждая такая веточка открывается в полость амбулякральной ножки (рис. 102, *А. н.*), обычно имеющей вид цилиндрического мешочка. У основания ножки, т. е. в ее проксимальной части, имеется еще особый пузырек, так называемая а м п у л а (*Амп.*). На схеме поперечного сечения луча морской звезды видно, что ампула лежит над амбулякральными пластинками (рис. 103).

На рис. 103[2] мы видим, что между каждыми двумя смежными амбулякральными пластинками остается дыра для прохождения ножки.

Такова водоносная, или амбулякральная, система морской звезды. Система эта наполняется водой, вводимой через мадрепоровую пластинку. Вбираемая вода прогоняется сокращением ампул к ножкам, которые при этом вытягиваются. Для передвижения животное вытягивает, таким образом, ножки, присасывается конечными кружками этих последних к твердому предмету и, сокращая ножки, перемещается. Но ножки морской звезды служат не только для передвижения, они же являются и органами дыхания (наряду с упомянутыми выше кожными жабрами).

Все современные иглокожие при развитии проходят стадию свободно плавающей личинки. Личинка иглокожего — червеобразная, двусторонне-симметричная. Это обстоятельство дало повод думать, что иглокожие произошли от черве-

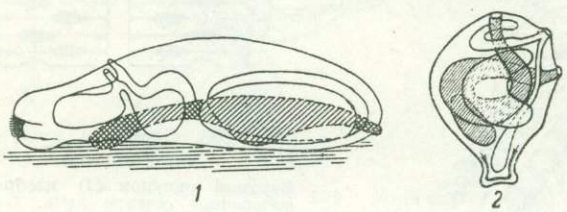



Рис. 104. Схемы строения предполагаемых предков иглокожих.

*1* — схема гипотетического двусторонне-симметричного предка иглокожих; ротовое отверстие—слева снизу; анальное отверстие — на заднем конце тела (справа). Пищеварительный канал заштрихован; *2* — схема предполагаемого прикрепленного предка *Pelmatozoa*. Петлевидно изогнутый пищеварительный канал начинается ротовым отверстием (наверху) и кончается анальным отверстием (справа на рисунке). По Базсеру.

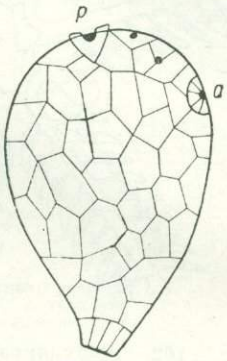



Рис. 105. *Aristocystites.*

*p* — ротовое отверстие. *a* — анальное отверстие. Из Берри.

образных предков. Для того, чтобы рассмотреть вопрос о происхождении иглокожих, ознакомимся в общих чертах с развитием личинки, поскольку последняя может быть, в соответствии с биогенетическим законом, подобной предкам типа иглокожих. Личинка, как мы видим на рис. 104[1], имеет более или менее яйцевидное, двусторонне-симметричное тело; пищеварительный канал начинается впереди, на брюшной стороне личинки, ртом, а кончается анальным отверстием на заднем конце тела.

В дальнейшем свободно плавающая личинка у представителей подтипа *Pelmatozoa* прикрепляется ко дну некоторым участком своей поверхности, находящимся близ переднего конца (рис. 104[2]), т. е. того конца, у которого находится рот. Это вызывает необходимость перемещения различных органов. Как у всех прикрепленных форм, рот перемещается к верхнему (в данном положении личинки) концу, так как это место является наиболее удобным для ротового отверстия прикрепленного животного. В связи с этим перемещением пищеварительный канал образует некоторую петлю, которая, кстати сказать, имеется у всех ныне живущих иглокожих (см. рис. 173). В результате рот оказывается более или менее сближенным с анальным отверстием, как это и наблюдается у прикрепленных иглокожих, например у морских лилий.

Прикрепленная личинка на данной стадии своего развития уже в основном близка по строению к некоторым примитивным иглокожим. Эти примитивные иглокожие отличаются от описанной прикрепленной личинки прежде всего тем,

что у них имеется скелет, состоящий из пластинок; скелет у них выработался в связи с тем, что сидячая форма гораздо более нуждается в панцыре, как средстве обороны против врагов, чем подвижная.

Одна такая форма, которая может представлять пример весьма примитивного иглокожего, изображена на рис. 105 (род *Aristocystites*).

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

Грушевидный скелет этого иглокожего состоит из многочисленных неправильной формы многоугольных пластинок. Животное прикреплялось узким концом своего тела. На верхнем конце — ротовое отверстие, на некотором расстоянии от последнего — анальное. Между этими отверстиями есть еще два отверстия, одно из которых принимается за отверстие водоносной системы, а другое — за отверстие для выхода половых продуктов. Есть определенные признаки примитивности строения этого рода: во-первых, несмотря на прикрепленный образ жизни, нет радиальной симметрии, которая, как мы видели, характерна для сидячих животных (например, для кораллов и других сидячих кишечнополостных); некоторые признаки радиальной симметрии можно усмотреть лишь в суженном нижнем конце тела, где пластинки имеют более или менее правильное расположение; во-вторых, отсутствует весьма обычный у прикрепленных иглокожих стебель; в-третьих, на скелете еще не отразилось приспособление животного к тому или иному способу возбуждения тока воды, направленного к ротовому отверстию. Прикрепленное животное должно быть приспособлено к привлечению пищевых частиц из окружающей воды. Оно может питаться лишь мелкими пищевыми частицами. Но как обеспечить достаточное поступление этих пищевых частиц? Для этого необходимо тем или иным способом вызывать приток воды к ротовому отверстию. В дальнейшем мы увидим, что у различных сидячих иглокожих это достигалось различными способами. Многие из более примитивных имеют на поверхности п и щ е в ы е или п и щ е п р и в о д н ы е ж е л о б к и, сходящиеся ко рту и усаженные ресничками, движение которых вызывает ток воды к ротовому отверстию. Так обеспечивался принос достаточного количества пищи. Эти желобки могли быть и у данного ископаемого; но на скелете нет никаких следов этих желобков, ясно видимых у некоторых других прикрепленных иглокожих.

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

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

### Класс Cystoidea (морские пузыри)

К этому классу принадлежат древнейшие и наиболее просто организованные иглокожие. Они были самыми распространенными иглокожими в кембрийском периоде и в нижнесилурийскую эпоху. Сюда относится и описанный нами род *Aristocystites*, который мы рассмотрели для того, чтобы представить себе возникновение и эволюцию самых древних иглокожих. Из этого простого, исходного типа строения можно вывести другие типы строения данного класса.

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

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

Орган прикрепления ко дну имел вначале очень простое устройство; он почти не был обособлен от остального тела и представлял собой некоторое заострение панцыря с несколько иным, чем во всем остальном панцыре, расположением пластинок (рис. 105). Этот конец тела обычно вытягивается на протяжении позднейших стадий эволюции. При этом либо вытягивается самое тело, либо обособляется нижняя, удлиненная часть — стебель. Чем выше приподнято тело над уровнем дна, тем менее подвергается оно опасности быть засыпанным (при жизни) осадками, кроме того, тело, возвышающееся на стебле, находится в более благоприятных условиях в отношении приноса водой пищевых частиц, чем тело, лежащее на дне.

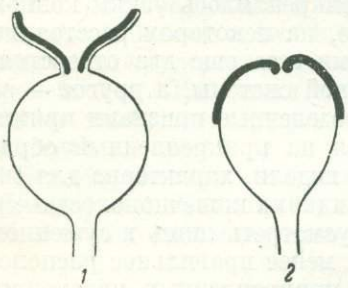


Рис. 106. Схемы, поясняющие отношение пищевых желобков (толстые черные линии) к коробке у ромбоносных цистоидей (*1*) и у парнопоровых цистоидей и у бластоидей (*2*). По Суиннертону.

Далее, в связи с прикрепленным образом жизни, наблюдается эволюция в направлении развития радиальной симметрии, что́ вначале наблюдается близ точки прикрепления ко дну (рис. 105), а затем распространяется на расположенные выше части панцыря. Если наиболее примитивные цистоидеи имели многочисленные маленькие и неправильные пластинки, то дальнейшая эволюция ведет, главным образом, к уменьшению числа этих пластинок, при увеличении их размеров, и к более правильному, обычно радиально-симметричному их расположению.

Эволюцию претерпевают и пищевые желобки. Для получения возможно большего количества пищи они могли удлиняться и при этом разветвляться (у *Diploporita*). Пластинки под желобками при этом могли приобретать более правильное расположение; и в области желобка, таким образом, развивалось определенное а м б у л я к р а л ь н о е п о л е, или амбулякр.

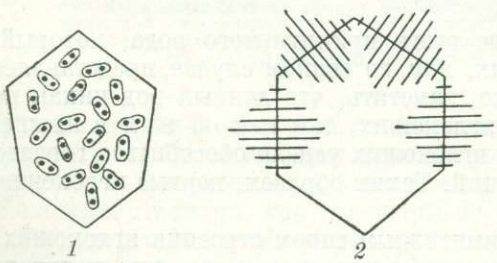


Рис. 107. Парные поры (*1*) и ромбовые поры цистоидей (*2*). По Берри.

Но у других цистоидей (*Rhombifera*) пищевые желобки располагаются целиком на особых пальцевидных выступах, р у ч к а х (brachiolae), которые выступают непосредственно у рта (рис. 106[1]).

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

Пластинки панцыря пронизаны п о р а м и, которые, возможно, служили для дыхания.

Цистоидеи, входящие в отряд *Rhombifera* (р о м б о н о с н ы е), характеризуются особым устройством пор, прободающих их пластинки. Эти пластинки пронизаны параллельными канальцами, проходящими параллельно поверхности панцыря. При этом одна половина канальца лежит в одной пластинке, другая — в другой, смежной пластинке. Эти канальцы образуют группы, имеющие очертания ромба; поэтому поры этих цистоидей называются р о м б о в ы м и (рис. 107[2]). На наружной поверхности имеются поры, ведущие в канальцы. У некоторых форм такой каналец имеет две поры, по одной у каждого конца ка-

нальца (рис. 107). Пищевые желобки лежат целиком на ручках, начинающихся близ рта. Животные этого отряда вымерли в конце силурийского периода. Из хорошо известных родов сюда относится род *Echinosphaerites*.

Род *Echinosphaerites* (рис. 108) имеет представителей в нижнем силуре. Очень часто встречается *Echinosphaerites aurantium*, который имеет шаровидную форму.

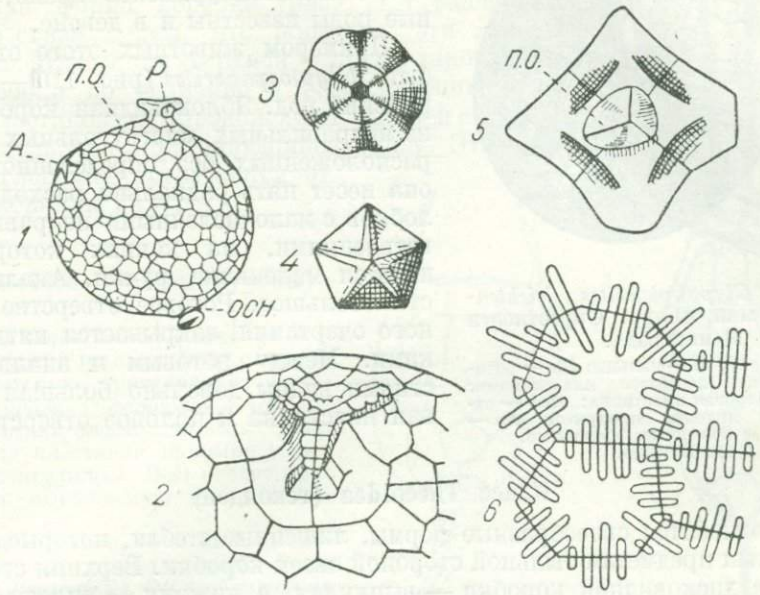



Рис. 108. *Echinosphaerites aurantium*. Нижний силур.

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

На панцыре имеется слабо развитый выступ, представляющий собой, повидимому, остаток стебля (рис. 107[1], внизу). Почти на противоположном конце панцыря — ротовое отверстие, помещающееся на особом хоботковидном возвышении (рис. 107[1], *р*). Ниже имеется состоящая из пяти треугольных пластинок пирамидка, закрывающая анальное отверстие, — анальная пирамидка. Между этой пирамидкой и ротовым отверстием, но ближе к последнему, находится маленькое круглое отверстие, через которое, быть может, входила вода в водоносную систему или выделялись половые продукты.

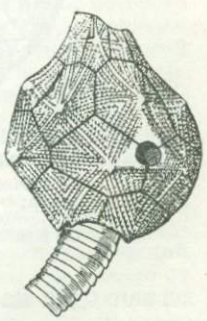


Рис. 109. *Echinoencrinus reticulatus*. Нижн. силур. ×3. По Иекелю.

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

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

Род *Echinoencrinus* (нижний силур) имеет коробку, состоящую из относительно малочисленных крупных пластинок, располагающихся горизонтальными поясками (рис. 109). Нижний поясок состоит из четырех пластинок, а лежащие выше пояски содержат по пяти пластинок. Кверху коробка сужи-вается, и на своем верхнем конце она несет несколько ручек, окружающих ротовое отверстие. Анальное отверстие помещается между вторым и третьим (снизу) поясками пластинок. Пластинки несут тонкие ребра или валики, которые, смыкаясь друг с другом, образуют правильные треугольники. На коробке имеется всего три поровых ромба. Имеется стебель, состоящий из дисковидных пластинок.

Представители отряда *Diploporita* (парнопоровые) характеризуются тем, что пластинки их пронизаны тонкими порами, которые расположены парами (рис. 107[1]), т. е. радиальными канальцами, прободающими пластинки под прямым углом к поверхности. Достигли расцвета *Diploporita* в нижнесилурийское время, но отдельные роды известны и в девоне.

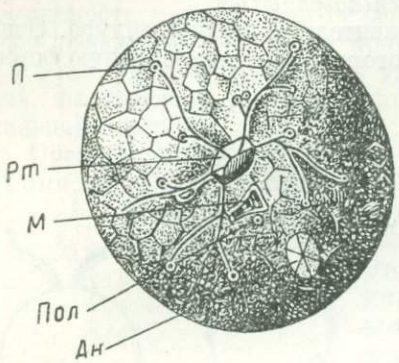



Рис. 110. *Glyptosphaerites leichtenbergi*. Нижний силур. Окрестности Ленинграда.

*1* — вид сверху; *П* — пальцы; *Рт* — ротовое отверстие, покрытое пластинками; *М* — мадрепоровая пластинка; *Пол* — отверстие для половых продуктов; *Ан* — анальное отверстие. Увеличено. По Иекелю.

Примером животных этого отряда может быть *Glyptosphaerites* (рис. 110) — нижнесилурийский род. Яблоковидная коробка состоит из неправильных многоугольных пластинок, расположенных без определенного порядка; она несет пять радиально расходящихся желобков с малочисленными неправильными ответвлениями, на концах которых возвышаются маленькие ручки. Анальное отверстие большое. Ротовое отверстие пятиугольного очертания, закрывается пятью пластинками. Между ротовым и анальным отверстиями видны довольно большая мадрепоровая пластинка и половое отверстие.

## Класс Thecoidea (текоидеи)

Сюда относятся своеобразные формы, лишенные стебля, которые прирастали к подводным предметам тыльной стороной своей коробки. Верхняя сторона более или менее дисковидной коробки — выпуклая, а нижняя — уплощенная.

Коробка (рис. 111) обычно гибкая, состоящая из многочисленных неправильно расположенных пластинок, которые у некоторых форм черепицеобразно на-

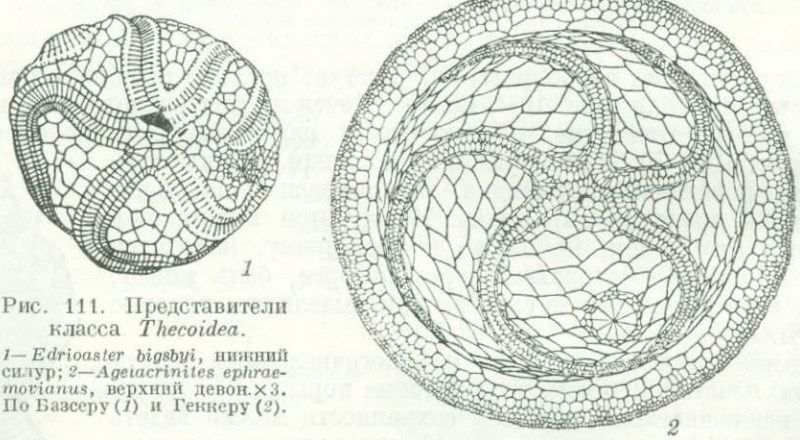



Рис. 111. Представители класса *Thecoidea*.

*1* — *Edrioaster bigsbyi*, нижний силур; *2* — *Ageiacrinites ephraemovianus*, верхний девон. ×3. По Базеру (*1*) и Геккеру (*2*).

легают одна на другую. В центре верхней стороны помещается рот, от которого отходят пять пищевых желобков, доходящих до периферического края коробки. У некоторых форм пищевые желобки прямые, у других они серповидно изогнуты, чем достигается их удлинение. Эти желобки выстланы особыми мелкими пластинками. Существовали также особые подвижно прикрепленные кроющие пластинки, которые могли, опускаясь, закрывать пищевые желобки. Имеются мелкие поры, которые пронизывают пластинки пищевых желобков или находятся между пластинками. Текоидеи встречаются от нижнего кембрия до нижнего карбона.

Один из наилучше известных родов этого класса, *Edrioaster* (нижний силур), характеризуется гибкой, дисковидной коробкой, состоящей из тонких пластинок, пронизанных мелкими порами. Анальное отверстие находится посредине одного из полей, лежащих между пищевыми желобками (на нашем рис. 111[1] справа).

## Класс Carpoidea (карпоидеи)

К этому классу относятся некоторые древние *Pelmatozoa*, имеющие уплощенную двусторонне-симметричную, а в некоторых случаях совершенно асимметричную коробку. Такая форма коробки (рис. 112) развилась, очевидно, в связи с тем, что животные эти лежали боком на дне. Пластинки верхней стороны такой уплощенной коробки по величине и расположению отличаются от пластинок противоположной нижней стороны. Имеется стебель, обычно утоняющийся книзу. Эти своеобразные иглокожие встречаются от нижнего кембрия до силура.

Рис. 112. Представители *Carpoidea*.
*1* — *Placocystites*, верхний силур; *2* — *Rhipidocystis*, нижний силур. По Иекелю (*1*) и Геккеру (*2*).

## Класс Blastoidea (морские бутоны)

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

Рассмотрим типичного и сильно специализированного представителя этого класса — род *Pentremites*. Он изображен на рис. 113. Уже беглый взгляд дает нам возможность понять, чем объясняется название, данное этому классу: коробка похожа на бутон цветка. Коробка состоит из тринадцати пластинок, расположенных в три пояска. Три нижние, основные (базальные) пластинки лежат непосредственно над стеблем. Из них одна пластинка узкая, а каждая из остальных вдвое шире и получилась слиянием двух узких. Выше располагается поясок из пяти больших, так называемых лучевых (радиальных) пластинок, каждая из которых имеет вверху глубокую выемку, занятую пищевым желобком, или амбулякром. Еще выше и чередуясь с лучевыми пластинками, лежат пластинки третьего пояска, так называемые межлучевые (дельтоидальные) пластинки. Посредине каждого амбулякрального поля имеется срединный пищевой желобок, по обе стороны от которого отходят (чередуясь — то с одной, то с другой стороны) боковые пищевые желобки, доходящие почти до краев амбулякра. Пять главных пищевых желобков направляются к центру ротовой поверхности и впадают в ротовое отверстие. Вокруг рта расположено пять больших отверстий, чередующихся с пятью пищевыми желобками. Они служат для прохождения воды наружу. Одно из них, более крупное, служит в то же время и анальным отверстием. На рис. 113[4] мы видим пентремитеса с тыльной стороны. Здесь мы наблюдаем: в центре — место прикрепления стебля, затем три основные пластинки, пять лучевых пластинок и нижние окончания пяти амбулякров.

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

На схематическом рис. 113[5] дано, при очень сильном увеличении, изображение небольшого участка амбулякра. Здесь мы видим, что у конца каждого пищевого желобка имеется небольшой круглый бугорочек; с такими бугорочками чередуются расположенные в ряд и более дистально дырочки — краевые поры.

На рис. 113[6] мы видим схематический поперечный разрез через амбулякр также при сильном увеличении. Тонкие ручки (brachiolae), состоящие из мелких известковых члеников, сидят на маленьких бугорочках, которые мы видели у концов боковых пищевых желобков. На верхней стороне такой ручки имеется бороздка, по которой проходит ток воды, направленный к среднему пищевому желобку амбулякра. Присутствие этих ручек значительно увеличивало поверхность, с которой пища могла собираться к ротовому отверстию. Следует обратить внимание на то, что боковые пищевые желобки закрываются рядами чередующихся друг с другом очень маленьких покровных пластиночек: закрытые сверху желобки лучше выполняют указанную выше функцию (рис. 113[5]).

Непосредственно за ручкой на рис. 113[6] мы видим отверстие — одну из краевых пор. Это отверстие ведет в некоторую полость, дно которой, представляющее тонкую известковую пластинку, сложено в глубокие складки. Вода входила через краевые поры (мы их видели на рис. 113[5]) в эти полости со складчатым дном, проходила внутрь по направлению ко рту и выходила через пять округлых отверстий, которые мы видели вокруг рта на рис. 113[3].

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

Бластоидеи известны начиная от нижнего силура до пермского периода включительно.

Среди бластоидей имеются формы, перешедшие от прикрепленного образа жизни к свободному бентонному.

Замечательно, что бластоидеи очень многочисленны, во-первых, в нижнем карбоне Северной Америки и, во-вторых, — в перми одного из Малых Зондских островов, Тимора, расположенного недалеко от Северной Австралии. Лет двадцать пять назад, до открытия тиморской

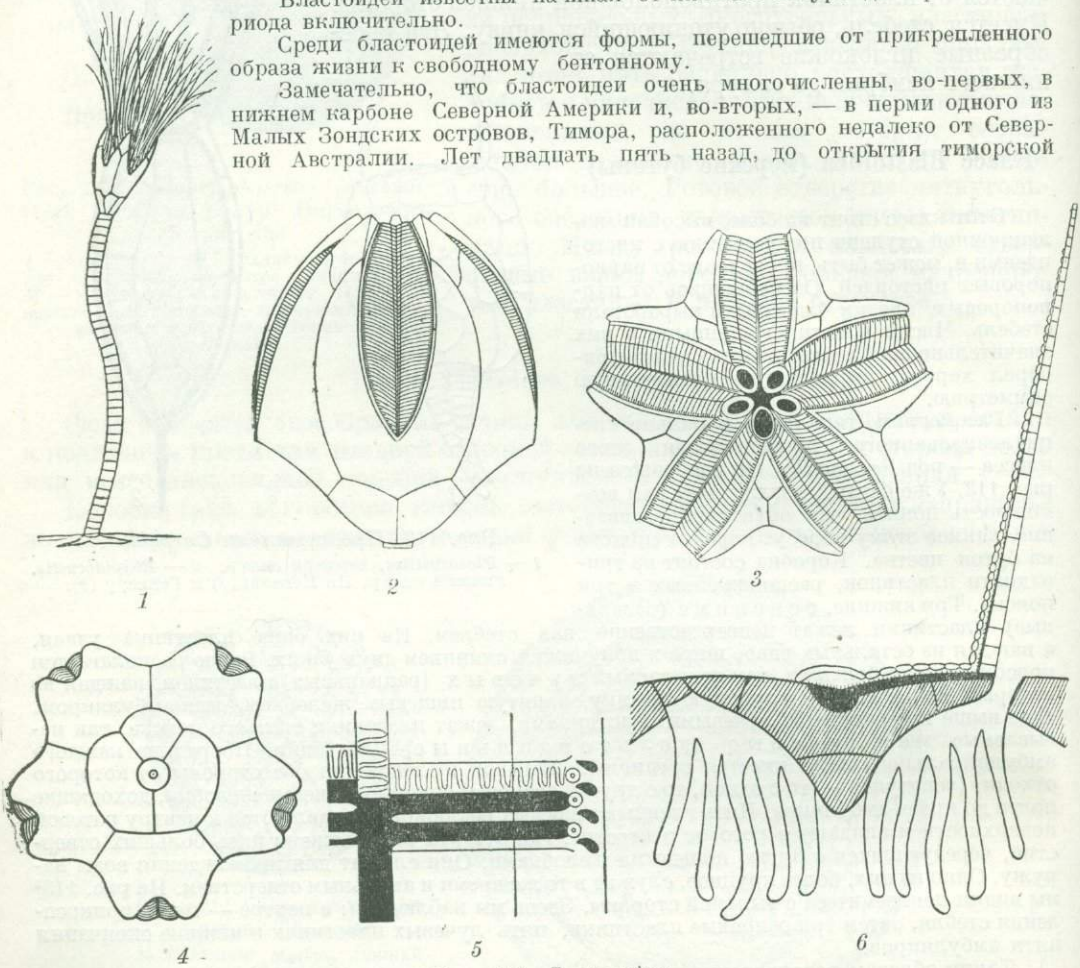



Рис. 113. *Pentremites.*

*1* — реставрация животного; видны: корни, стебель, крона и ручки; *2* — вид сбоку; *3* — вид сверху (с ротовым отверстием); *4* — вид с тыльной стороны; *5* — три боковых пищевых желобка половины амбулякра *Pentremites*; один желобок закрыт кроющими пластинками, с остальных двух кроющие пластинки удалены; на конце каждого желобка видны места прикрепления ручек (двойные кружки); несколько кнаружи от этих мест и чередуясь с ними расположены поры, открывающиеся во внутренний канал; сильно увеличено; *6* — поперечное сечение амбулякра *Pentremites*; видны: срединный пищевой желобок (в центре), зачернено: справа от него — боковой пищевой желобок, прослеживающийся до кончика ручки. По Берри.

фауны, было принято считать твердо установленным фактом, что бластоидеи вымерли в течение карбона. Теперь нередко столь же необоснованно говорят, что нижняя пермь была второй (после нижнего карбона) эпохой расцвета бластоидей. Таким образом, известная нам палеонтологическая история этого класса является одним из ярких доказательств дарвиновского учения о неполноте геологической летописи.

## Класс Crinoidea (морские лилии)

Этот класс оказался наиболее долговечным из всех прикрепленных иглокожих в том смысле, что он продолжает существовать до наших дней, в то время как другие классы исчезли уже в палеозойскую эру.

Название «морская лилия» указывает на некоторое внешнее сходство с наземными растениями. Морская лилия состоит из кроны, стебля и корня. Эти названия даны различным частям морской лилии тоже по аналогии с прикрепленным растением.

Общий вид лилии дан на рис. 114. К р о н а лилии состоит из коробки и расходящихся от нее пяти рук. В коробке сосредоточены внутренние органы лилии. Коробка с тыльной своей стороны прикреплена к стеблю. Она делится на две части, граница между которыми находится у места отхождения рук. Часть, лежащая выше этой границы, называется к р ы ш к о й, другая же часть представляет собою ч а ш е ч к у.

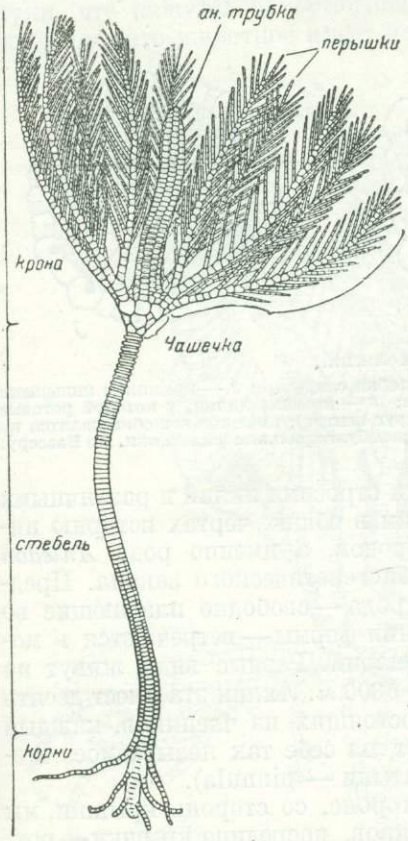



Рис. 114. Общий вид лилии (*Bothryocrinus decadactylus*). Силур. По Базеру.

Весь скелет лилии состоит из многочисленных известковых члеников, или пластинок. Начнем рассмотрение скелета с чашечки. Панцырь ее состоит из двух или трех поясков чередующихся друг с другом пластинок (рис. 115). В каждом пояске по пяти таких пластинок. Пластинки, непосредственно примыкающие к рукам, называются л у ч е в ы м и (или радиальными) пластинками. Ниже их располагаются, чередуясь с ними, пять о с н о в н ы х (или базальных) пластинок. У многих лилий поясок основных пластинок образует основание чашечки и примыкает к стеблю; отсюда и название этих пластинок. Но у других лилий ниже этого пояска имеется еще один поясок из пяти н и ж н е о с н о в н ы х (или инфрабазальных) пластинок, которые чередуются с основ-

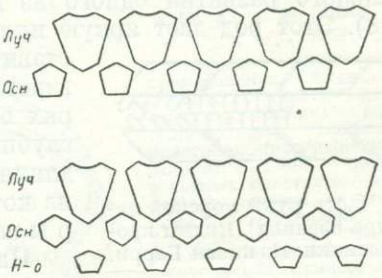



Рис. 115. Пояски пластинок чашечки морской лилии. По Яковлеву.

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

Перейдем теперь к крышке (рис. 116). В своей простейшей форме она состоит из пяти треугольных, так называемых р о т о в ы х (оральных) пластинок; эти пластинки чередуются с лучевыми пластинками. Рот находится посредине крышки, анальное отверстие — между задней ротовой и смежными углами двух задних лучевых пластинок; оно закрыто мелкими пластинками. Задняя ротовая пластинка у многих форм бывает просверлена отверстием, через которое амбулякральная система сообщается с наружной средой (иногда на месте этого отверстия находится ситовидная мадрепоровая пластинка).

Руки состоят из ряда многочисленных ч л е н и к о в; очень часто руки более или менее значительно разветвляются. Каждый членик руки закруглен с

тыльной стороны и имеет выемку на противоположной, ротовой стороне (рис. 117). Эти выемки следующих друг за другом члеников одной и той же руки образуют пищевой желобок, идущий от кончика руки ко рту.

Таково в общих чертах строение морской лилии.

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

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

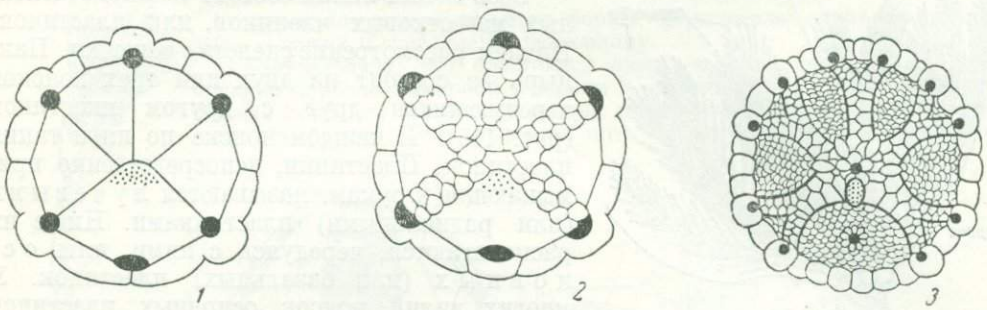



Рис. 116. Крышки морских лилий.

*1* — крышка, имеющая только ротовые пластинки; пищевые желобки открытые; *2* — крышка с пищевыми бороздками, которые покрыты амбулякральными пластинками; *3* — крышка лилии, у которой ротовые пластинки сильно уменьшились (пять овальных пластинок вокруг центра); пищевые желобки делятся на две ветви и покрыты пластинками; имеются многочисленные межамбулякральные пластинки. По Базсеру.

Вскоре мы познакомимся с различными типами строения лилий и различными направлениями эволюции их; пока же рассмотрим в общих чертах историю индивидуального развития одного из нынешних родов, а именно рода *Antedon* (рис. 118). Этот род дает яркую иллюстрацию биогенетического закона. Представители этого рода — свободно плавающие во взрослом состоянии формы — встречаются в морях обоих полушарий. Разные виды живут на глубине от 20 до 5300 *м*. Лилия эта имеет десять длинных рук, состоящих из члеников, каждый из которых несет на себе так называемое перышко (по-латыни — pinnula).

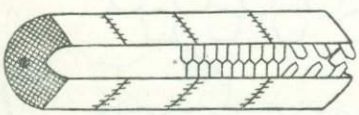


Рис. 117. Часть руки морской лилии (четыре членика). Видны кроющие пластинки. Из книги Берри.

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

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

Личинки у представителей данного рода, вылупившись из яйца, плавают свободно, как и личинки других иглокожих. Впоследствии они прикрепляются к какому-либо предмету своим передним концом (рис. 119[1]). Вскоре у прикрепившейся личинки развивается скелет, состоящий из члеников стебля и трех поясков пластинок чашечки. Каждый поясок состоит из пяти пластинок. Один из этих поясков, поясок ротовых пластинок, располагается вокруг рта; другой поясок, поясок основных пластинок, охватывает главную массу важнейших органов; третий — поясок нижнеосновных пластинок — лежит ниже, близ верхнего конца стебля.

В дальнейшем число члеников стебля значительно увеличивается (рис. 119[2]). Между ротовыми и основными пластинками возникает новый поясок пластинок, состоящий из пяти лучевых пластинок, чередующихся с основными (и одной

анальной пластинки, которая меньше остальных пластинок этого пояска и связана с анальным отверстием). От каждой лучевой пластинки растет кверху ряд пластинок, или члеников руки.

Таким образом, на данной стадии развития молодая лилия обладает чашечкой, содержащей нижнеосновные, основные и лучевые пластинки, и крышкой, в состав которой входят ротовые пластинки. Животное уже имеет руки и обнаруживает теперь все основные признаки морской лилии. Руки удлиняются в связи с прибавлением новых члеников. Каждая рука скоро разделяется на две ветви. Эти ветви настолько длинны по сравнению с короткой нижней, основной частью руки, что кажутся самостоятельными руками; таким образом, получается впечатление, что животное имеет не пять, а десять рук. По обе стороны от каждой

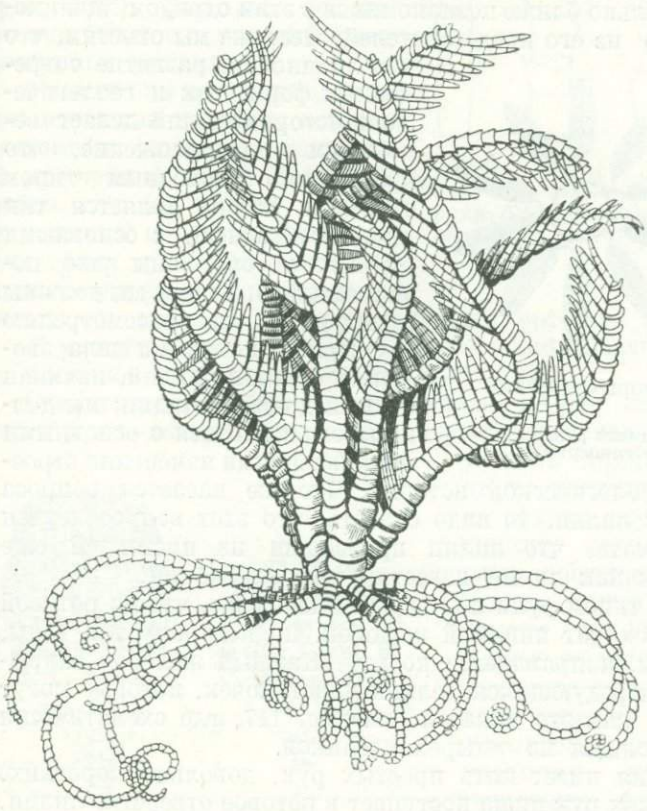


Рис. 118. *Antedon*. Взрослое животное. Из Р. Гертвига.

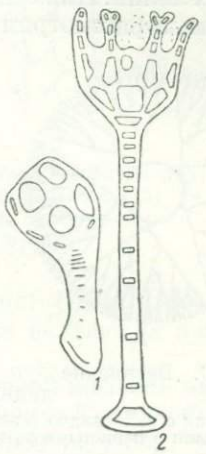



Рис. 119. Личинка *Antedon*. Схемы.

*1* — молодая личинка вскоре после прикрепления. Видны пластинки скелета. Верхнее кольцо (изображены три пластинки) — ротовые пластинки; ниже — кольцо основных пластинок (изображены три пластинки); еще ниже — кольцо нижнеосновных пластинок (видны лишь две) и, наконец, — ряд пластинок стебля, изображенных черточками; *2* — более поздняя стадия развития все еще прикрепленной личинки. В самом верху пунктиром показаны ротовые пластинки, на одном уровне с которыми изображены руки. Ниже рук видно кольцо лучевых пластинок; еще ниже — кольцо основных пластинок. По Суиннертону.

руки возникают чередующиеся друг с другом перышки, которые хорошо видны на рис. 118. В каждое такое перышко отходит веточка пищевого желобка. Самый верхний членик стебля разрастается, закрывает собою нижнюю часть чашечки и сливается с пластинками этой нижней части в одну пластинку. На этой пластинке возникают усики. В этой стадии своего развития животное похоже на представителей обширного рода *Pentacrinus*, с которым мы скоро познакомимся (один из видов этого рода изображен на рис. 130), поэтому данную стадию развития лилии из рода *Antedon* называют п е н т а к р и н у с о в о й. Но далее чашечка обособляется от стебля, и животное, снабженное руками в верхней части тела и усиками в нижней, переходит от прикрепленного к свободному существованию. Таково в самых общих чертах развитие представителей данного рода морских лилий.

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

В истории развития личинки рассмотренного нами рода нельзя не видеть подтверждения биогенетического закона, так как иначе было бы трудно объяснить

такие моменты, как образование многочисленных члеников стебля, заложение нижне основных пластинок и последующее их слияние с верхним члеником стебля и т. д.

Различные направления эволюции в строении морской лилии. Итак, развитие личинки *Antedon* говорит в пользу того, что наиболее низко, примитивно организованные морские лилии обладают чашечкой, состоящей по меньшей мере из основных и лучевых пластинок, и крышкой, содержащей ротовые пластинки. Подтверждается ли это фактами из области палеонтологии? Можно отметить, что морские лилии, обладавшие таким строением коробки, действительно существовали в древние геологические времена — от силура до карбона. Подобные формы называются личинкообразными лилиями (*Larviformia*), что указывает на сходство их с личинками более специализированных морских лилий. Ниже мы несколько ближе познакомимся с этим отрядом личинкообразных и рассмотрим одного из его представителей; здесь же мы отметим, что как личиночное развитие современных форм, так и геологическая история лилий делает вероятным предположение, что древнейшим, исходным типом строения лилий является тип личинкообразный, с основными чертами которого мы уже познакомились. Теперь мы должны приступить к рассмотрению тех путей, которыми шла эволюция строения лилий, начиная от этой древней стадии; мы должны ознакомиться с основными направлениями изменения строения лилий на протяжении геологической истории. Что же касается вопроса о происхождении древнейших лилий, то надо сказать, что этот вопрос изучен еще очень слабо. Можно думать, что лилии произошли из цистоидей еще в докембрийские времена, так как лилии известны уже в кембрии.

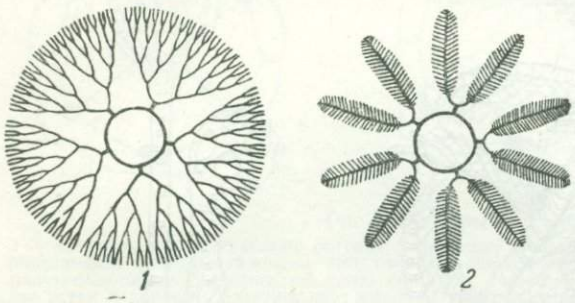


Рис. 120. Ветвление рук у некоторых морских лилий.
*1*—лилия с вилковидно разветвляющимися руками; *2*—лилия с перистыми руками. По Суиннертону.

Мы знакомы с простейшим типом руки лилии. Мы знаем уже, что на ротовой поверхности каждой руки проходит пищевой желобок, по которому ток воды, содержащий пищевые частицы, направляется ко рту. Каждый желобок закрывается сверху двумя рядами чередующихся мелких пластиночек, которые могут приподыматься и опускаться, как это показано на рис. 117, где схематически изображена часть руки, состоящая из четырех члеников.

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

Еще более совершенной в этом отношении является перистая рука, т. е. рука с отростками, расположенными по обе стороны от нее. Эти отростки мы уже называли перышками. Перистая рука обладает весьма многочисленными боковыми желобками, которые относительно коротки, и центральным желобком руки, в котором ток гораздо сильнее, чем в боковых.

На рис. 120 мы видим две схемы разветвленных рук. Простое сравнение этих схем убедит читателя в том, что разница между ветвями различных порядков

вилковидно разветвляющейся лилии менее значительна, чем разница между средней ветвью и перышками перистой руки.

Рассмотрим несколько подробнее перистую руку. Система питания при перистой руке тем совершеннее, чем больше перышек приходится на определенной длины отрезок руки; поэтому эволюция перистой руки должна была итти в направлении более тесного расположения перышек. Это изменение связано с изменением члеников, несущих перышки. Как мы видим на рис. 121, членики укорачиваются и изменяют свою форму, причем каждый вышележащий членик как бы несколько наползает на нижележащий; такая рука состоит из двух рядов члеников (рис. 121[5]). Заметим, что перышки бывают и у лилий с ветвящимися руками.

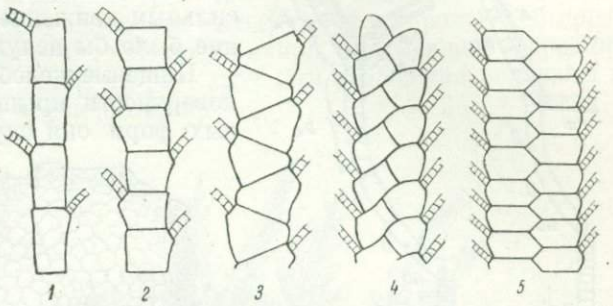



Рис. 121. Схема, поясняющая развитие двурядной руки с многочисленными перышками (*5*) из однорядной с многочисленными перешыками (*1*). Из книги Берри.

Рассмотрим теперь направление эволюции коробки, которая состоит из крышки и чашечки. В простейшей своей форме коробка, как мы видели, состоит из чашечки, образованной двумя или тремя поясками пластинок (нижне-основных, основных и лучевых), и крышки, содержащей пять ротовых пластинок (рис. 116[1]).

У многих лилий наблюдается увеличение чашечки путем включения в состав ее члеников нижних частей рук (рис. 122).

Схематически это включение показано на рис. 123. Пищевой желобок нижней части руки, вошедшей в состав чашечки, перешел на крышку. Таким образом, у такой лилии пищевой желобок, отходя от рта, разветвляется уже на самой крышке, не доходя еще до рук (рис. 116[3]). В большинстве случаев между ручными члениками, вошедшими в состав чашечки, образуются новые пластинки, которые называются м е ж р у ч н ы м и (рис. 122[2]). Какое значение имеет это увеличение чашечки за счет ручных члеников? Этот вопрос еще не разрешен палеонтологами. Увеличение объема чашечки имело, повидимому, какое-то отношение к поступлению возможно большего количества пищи или было связано с увеличением каких-то органов. Изменения, которые в процессе эволюции лилий происходят в верхней части коробки, в области крышки, иллюстрируются схематически рис. 116. На рис. 116[3] мы видим изображение крышки сверху. Ротовые пластинки здесь сильно уменьшились; пищевые желобки покрыты мелкими амбулякральными пластинками, а пространства, которые разделяют амбулякры, покрылись, как мы видим, мелкими межамбулякральными (интерамбулякральными) пластинками. Одно межамбулякральное поле (заднее) сравнительно с остальными несколько расширено. На нем может располагаться более или менее высокий выступ, покрытый мелкими межамбулякральными пластинками, — так называемая а н а л ь н а я т р у б к а. На конце этой трубки имеется анальное отверстие. О назначении этой трубки нетрудно догадаться: она позволяет животному выбрасывать экскременты на более значительном расстоянии от мадрепоровой пластинки и рта, чем это происходит у других морских лилий. Таким образом, здесь мы видим приспособление против загряз-

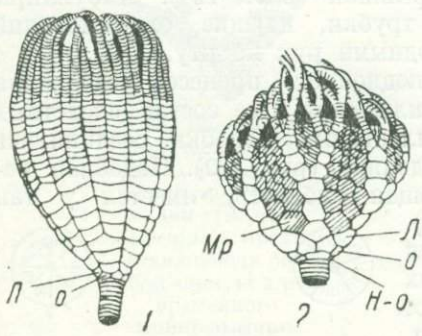



Рис. 122. Включение ручных члеников в состав чашечки.

*1* — *Ichthyocrinus*; в состав чашечки входят ручные пластинки: *л* — лучевые пластинки, *о* — основные пластинки; *2* — *Sagenocrinus*; в состав чашечки входят, кроме ручных пластинок, еще и межручные: *н-о* — нижне-основные пластинки; *о* — основные; *л* — лучевые; *мр*—межручные. По Яковлеву (*1*) и Базсеру (*2*).

нения рта и водоносной системы экскрементами. В каких, однако, условиях морские лилии наиболее нуждаются в этом приспособлении? Ясно, что оно особенно ценно для лилий, живущих в очень спокойной воде, где движение воды недостаточно для быстрого удаления экскрементов. Соответственно этому лилии, обладающие анальными трубками, жили в тихих водах; для лилий же, населяющих области моря с более или менее сильным движением воды, подобное приспособление было бы ненужным.

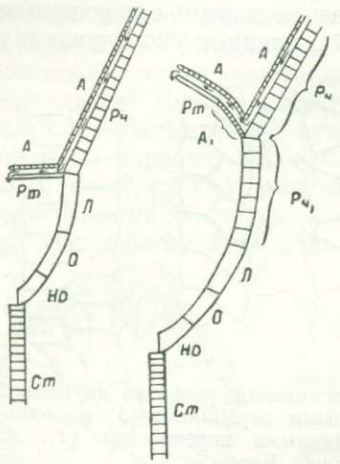



Рис. 123. Схема, поясняющая включение ручных члеников в состав чашечки, а амбулякральных пластинок — в состав крышки. Слева изображена простая двупоясковая лилия.

*Ст* — стебель; *но* — нижне-основные пластинки; *о* — основные; *л* — лучевые; *Рт* — ротовые пластинки крышки; *А* — амбулякральные пластинки; *Рч* — ручные членики. На правом рисунке часть (верхняя) ручных члеников вошла в состав чашечки; $A_1$ — амбулякральные пластинки, вошедшие в состав крышки; $Р_{ч1}$ — ручные членики, вошедшие в состав чашечки. Стрелки в пищевых желобках указывают направление тока воды, идущего ко рту. По Берри

Пищевые желобки далеко не всегда остаются на поверхности крышки: у многих специализированных форм они опускаются в коробку и в таком случае оказываются скрытыми вместе со ртом под куполовидной крышкой (рис. 124). Амбулякры здесь образуют трубки, идущие от оснований оставшихся свободными рук ко рту.

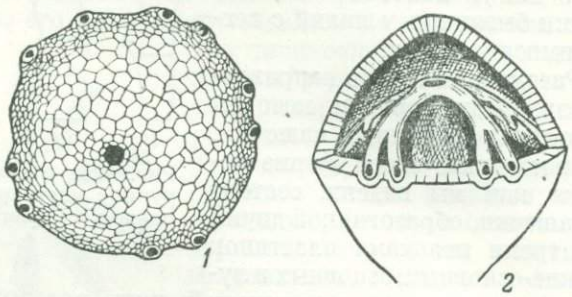



Рис. 124.

*1* — крышка морской лилии, у которой пищевые желобки целиком опустились ниже поверхности; вид сверху; *2* — схема, показывающая положение пищевых желобков под крышкой. По Суиннертону.

В начале эволюционного процесса увеличения коробки путем включения в ее состав скелетных элементов рук пластинки коробки соединялись друг с другом подвижно (рис. 122). Подобная коробка, сохраняющая гибкость, имеется у так называемых гибких морских лилий (*Flexibilia*). Пищевые желобки у этих лилий располагаются на наружной поверхности крышки. У других лилий пластинки коробки соединены неподвижно, а крышка, скрывающая уже пищевые желобки, представляет собой прочную кровлю нижележащей полости. После такого изменения полость коробки уже не поднимается при схождении рук и не сплющивается при их расхождении. Такое устройство имеют лилии *Camerata*. Это название, происходящее от слова camera, указывает на то, что коробка у этих лилий имеет не гибкую, а жесткую, твердую стенку, которая образует своего рода камеру.

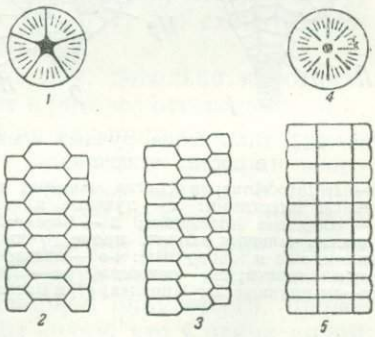



Рис. 125. Морфологическое строение стеблей морских лилий. Переход от чередования члеников к их кольцевому расположению.

*1* и *2* — пятирядный стебель с широким осевым каналом; *3* — стебель, представляющий переход от чередования члеников к кольцевому их расположению; *4* и *5* — стебель с кольцевым расположением члеников и с узким каналом. По Берри.

Познакомимся теперь с направлениями эволюции стебля морской лилии. Стеблем лилия прикрепляется ко дну. Он существовал, как мы видели, уже у предков лилий — цистоидей. У некоторых из палеозойских лилий стебель состоит из пяти вертикальных рядов чередующихся пластинок. У остальных палеозойских лилий и у всех лилий последующих эр стебель состоит из призматических или цилиндрических члеников. Каким образом подобные членики могли развиться

из поясков чередующихся пластинок? Такой переход от примитивного типа строения стебля к наиболее распространенному типу можно наблюдать у некоторых лилий в пределах одного и того же стебля. Это показано на схематическом рис. 125. У одной из таких лилий стебель в нижней своей части состоит из пяти рядов шестиугольных пластинок, как это показано на рис. 125[1]. Выше пластинки несколько меняют положение, располагаясь в параллельные горизонтальные ряды и принимая контур, близкий к прямоугольному (рис. 125[2]). Еще выше пластинки каждого горизонтального ряда (пояска) сливаются между собой и образуют обычные для лилий цилиндрические членики. В то же время канал, проходящий посредине стебля, суживается, как мы это видим на рис. 125[3]. Эти отношения показаны и на рис. 114, где дан общий вид морской лилии.

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

Рис. 126. Нижняя часть стебля одной девонской морской лилии (*Myrtillocrinus*), представляющая собой «якорь» для временного прикрепления животного. По Абелю.

Рис. 127. *Eifelocrinus Dohmi* в девонском море. По Хаарману.

Рассмотрим теперь различные изменения нижнего конца стебля. Этой частью лилия прикреплялась ко дну. Лилии, прикреплявшиеся к илистому дну, имели разветвленный к о р е н ь, как это видно на рис. 114. К более твердому грунту лилии могли прикрепляться с помощью известковистого цементирующего вещества, выделявшегося у основания стебля. Другие лилии вместо неподвижного прикрепления ко дну прикреплялись временно, не прирастая ко дну. Некоторые,

например, имели якоревидное расширение конца стебля, которое, служа якорем, позволяло животному держаться на дне (рис. 126). У некоторых лилий стебель утоняется к нижнему концу; он, повидимому, мог закручиваться вокруг небольших предметов (рис. 127).

Представители рода *Cupressocrinus* (рис. 128) характерны для среднего девона преимущественно Германии. Рис. 128[1] дает схематическое изображение кроны этой лилии. Некоторое сходство с кроной кипариса и дало повод присвоить этому роду название *Cupressocrinus*. Крона состоит из пяти рук и коробки. Каждая рука, состоящая из одного ряда больших пластинок, постепенно суживается снизу вверх. С внутренней стороны (рис. 128[2]) каждая рука имеет широкий и глубокий желобок, по обе стороны от которого тянется в вертикальном направлении ряд закрученных к середине данной ручной пластинки маленьких перышек.

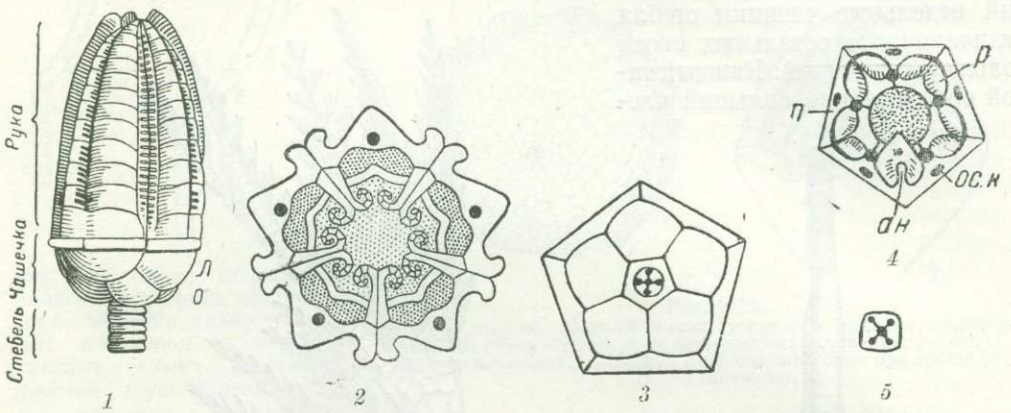



Рис. 128. *Cupressocrinus*. Средний девон.

*1* — вид сбоку: *Л* — лучевые пластинки; *О* — основные пластинки; *2* — схема поперечного разреза рук с хорошо сохранившимися спирально завернутыми перышками («крючками»); *3* — тыльная сторона чашечки; *4* — чашечка сверху: *р* — ротовые пластинки; *Л* — лучевые пластинки; *ан* — анальное отверстие; *ос. к* — осевой канал; *5* — поперечный разрез стебля. По М. Дэвису и К. Циттелю.

Ряд маленьких амбулякральных пластинок делит желобок каждой руки на две части. Закрученные части перышек находятся по краям как раз открытой части, более близкой к срединной оси лилии; другая же часть желобка, более близкая в руке, замкнута между рукой и амбулякральными пластинками. Как закрученные перышки, так и желобок руки были покрыты жгутиками и представляли собой амбулякр, вдоль которого вода с пищевыми частицами направлялась ко рту. В ручной пластинке мы видим еще осевой канал, быть может, для нерва.

В ископаемом состоянии руки лилии обычно тесно сомкнуты, как это изображено на рис. 128[1], но при жизни руки могли широко раскрываться для доступа воды и пищевых частиц. Плотное смыкание рук, очевидно, являлось приспособлением для защиты против врагов.

Теперь рассмотрим коробку этой морской лилии. Чашечка состоит из пяти лучевых пластинок, пяти чередующихся с ними основных и одной пятиугольной пластинки, непосредственно причленяющейся к стеблю. Эта пластинка, занимающая положение пояска пяти нижне-основных пластинок, повидимому, образовалась путем слияния этих последних. Все эти пластинки видны на рис. 128[3].

Таким образом, лилии данного рода являются двухпоясковыми (или дициклическими). С ротовой стороны мы видим пять больших горизонтальных ротовых пластинок, которые чередуются с лучевыми пластинками (рис. 128[4]). Эти ротовые пластинки окружают большое центральное отверстие (ротовое). Они срастаются друг с другом своими частями, прилегающими к этому ротовому отверстию. В одной из ротовых пластинок имеется глубокая выемка, или отверстие — анальное отверстие. Эта пластинка считается задней, в отличие от двух прилегающих к ней задне-боковых и двух противолежащих ей передне-боковых ротовых пластинок. Смежные края каждой пары соседних ротовых пластинок имеют глубокую овальную выемку; таким образом, получается пять отверстий. Эти отверстия

являются продолжениями известных уже нам пяти пищевых желобков пяти рук. Вода и пища проникают из ручных желобков в эти отверстия, а через них — в рот.

Стебель состоит из многочисленных угловатых члеников, прободенных одним главным, срединным каналом и четырьмя периферическими каналами (рис. 128[5]).

*Cupressocrinus* является своеобразным родом, принадлежащим к числу личинкообразных.

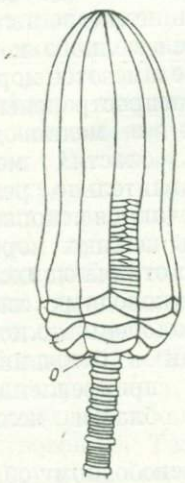



Рис. 129. *Encrinus liliiformis*. Триас (раковинный известняк). Ручные пластинки изображены лишь на части одной из рук. *O*—основные пластинки. По М. Дэвису.

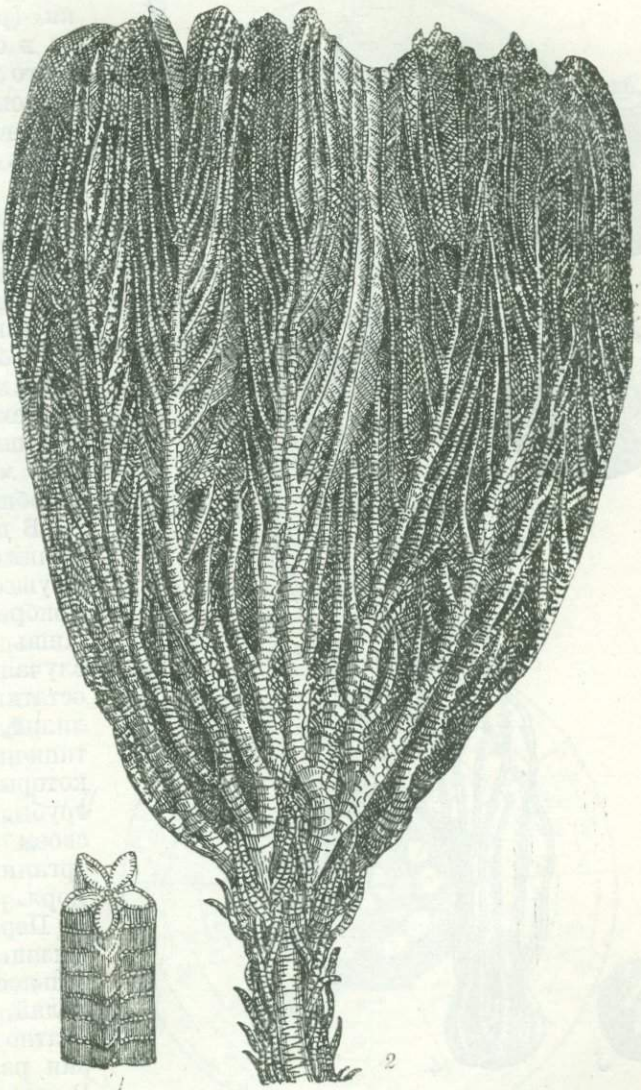



Рис. 130. *Pentacrinus*. Нижняя юра.
*1* — *Pentacrinus briareus* (крона со стеблем); *2* — *Pentacrinus basaltiformis* (часть стебля). Из Циттеля.

Виды рода *Encrinus* широко распространены в триасовых отложениях (рис. 129). Рассмотрение скелета в данном случае удобно начать с основания чашечки. Основание чашечки состоит из пяти поясков пластинок. Пять нижне-основных пластинок очень малы и закрыты верхним члеником стебля. Выше мы видим основные пластинки. Далее кверху следует поясок из пяти лучевых пластинок, к каждой из которых примыкает по одному ручному членику, вошедшему в состав чашечки. Выше следует еще один ручной членик, тоже входящий в состав чашечки. Далее кверху к каждому из этих ручных члеников примыкает по два ручных членика, так что на этом уровне поясок ручных члеников состоит из десяти члеников. Этот поясок также включен в состав чашечки.

Выше начинаются свободные руки лилии, число которых равно десяти; внизу каждая из них состоит из одного ряда члеников, несколько выше — из двух рядов. Руки тесно сближены друг с другом и несут многочисленные длинные перышки. Стебель круглый, с центральным каналом. В Германии, в так называемом раковинном известняке триаса членики стеблей этих лилий образуют нередко слои мощностью во много метров.

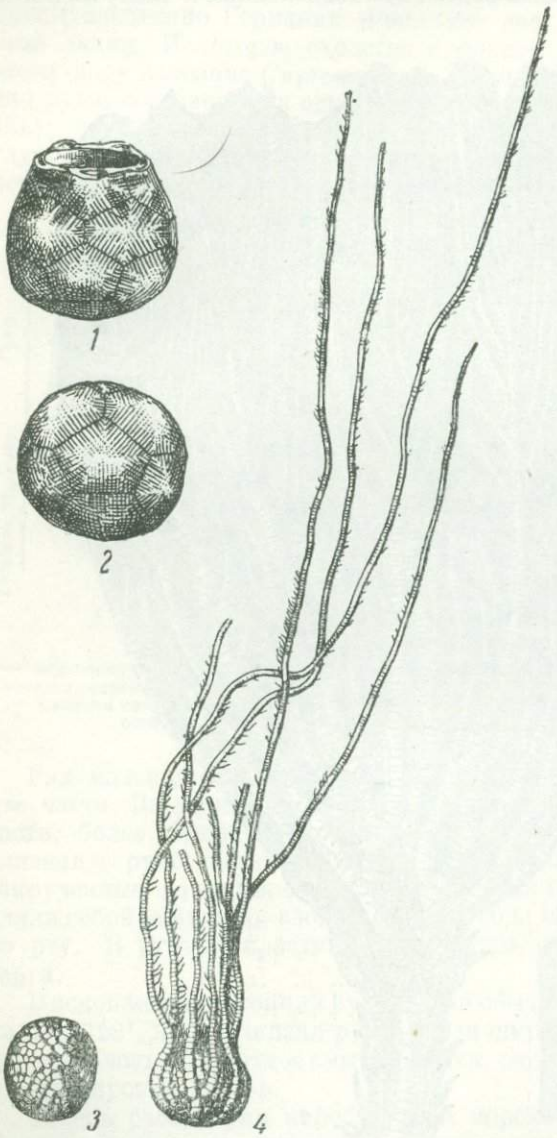



Рис. 131. Неприкрепленные морские лилии верхнего мела.

*1* — *Marsupites*, вид чашечки сбоку; *2* — то же, вид чашечки снизу. *3* и *4*—*Uintacrinus*. По Даккэ.

Представители рода *Pentacrinus* (рис. 130) известны от триаса и существуют до мела (чаще всего в нижней юре). Особенно широко распространены в юре. Чашечка однопоясковая; она очень мала, а руки сильно развиты, обильно разветвляются и снабжены перышками. Стебель состоит из пятиугольных члеников, иногда он достигает нескольких метров в длину. Стебель несет усики.

Образ жизни морских лилий. Большинство современных форм живет на больших глубинах (до 4000—5000 *м*), лишь немногие являются обитателями мелкого моря.

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

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

Подобные формы в большинстве случаев оставались, повидимому, бентонными животными. Так, верхнемеловые *Marsupites* (рис. 131[1]) и *Uintacrinus* (рис. 131[2]), очевидно, передвигались аналогично ненышнему *Antedon*, т. е. ползали по дну и иногда плавали с помощью рук. Коробка этих животных довольно тонкостенна, но руки все же слишком тяжелы для чисто пелагического животного. Известны

впрочем, и такие ископаемые морские лилии, которые имели чрезвычайно нежный скелет и вели, несомненно, планктонный образ жизни.

Причиной развития «свободных» форм является тот факт, что в определенных условиях способность передвигаться представляет значительные выгоды для животного, дает последнему существенные преимущества перед формами, вынужденными жить при всех обстоятельствах неподвижно на одном месте, там, где животное, будучи личинкой, первоначально прикрепилось. 90% ныне живущих видов принадлежит к числу форм, лишенных во взрослом состоянии стебля.

В палеозое, например, в нижнем карбоне, иногда встречаются известняки, состоящие преимущественно из остатков морских лилий и соответственно этому называемые криноидными. Обычно эти криноидные известняки содержат членики стеблей, а целые чашечки здесь чрезвычайно редки. Но иногда в известняках наряду с члениками, встречается немало и чашечек. Не исключена возможность, что криноидные известняки первого типа в некоторых случаях состоят из остатков стеблей таких лилий, которые, подобно нынешнему антедону, лишь в юности вели прикрепленный образ жизни, а после отрывались от стебля и переходили к свободному существованию. Таким образом, изучение состава криноидных известняков в каждом отдельном случае может пролить свет на некоторые вопросы биологии и экологии древних морских лилий.

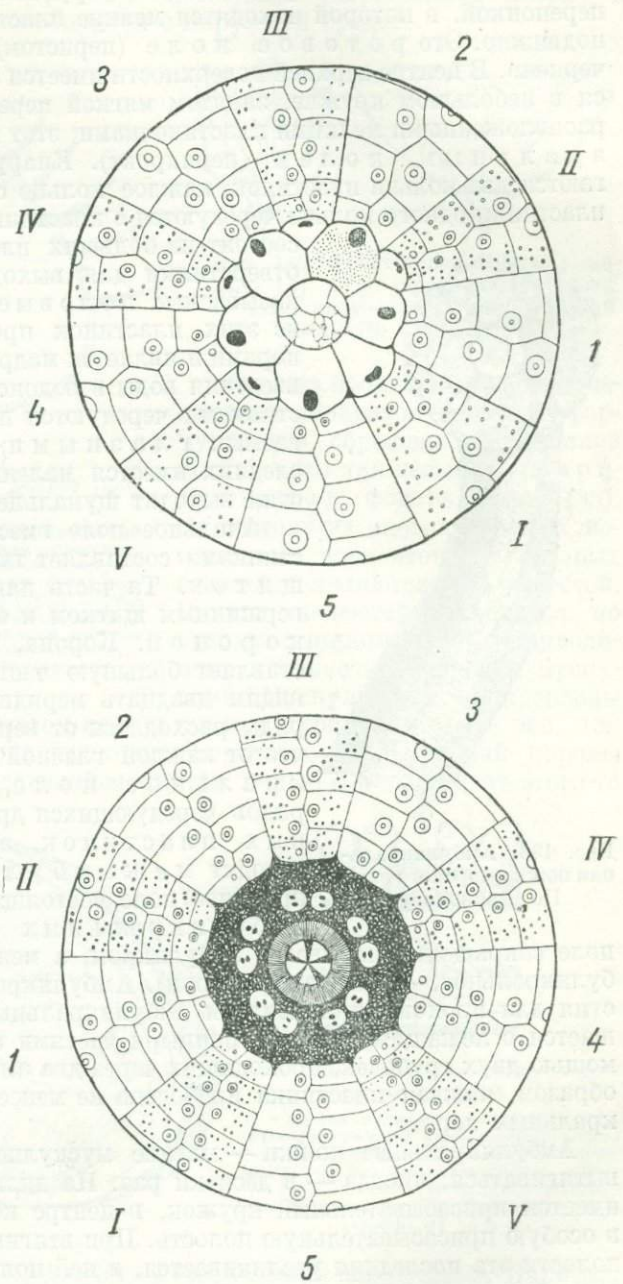



Рис. 132. Схема строения панцыря (скорлупы) правильного морского ежа:

Вверху с тыльной стороны; внизу с ротовой стороны. *I*—*V*—амбулякральные поля; *1*—*5* межамбулякральные поля. По Дьяконову.

## Класс Echinoidea (морские ежи)

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

На рис. 132 дано схематическое изображение одного из так называемых правильных ежей (п р а в и л ь н ы м и называются ежи, которые характеризуются пятилучевой симметрией, в отличие от н е п р а в и л ь н ы х, у которых тело имеет двустороннюю симметрию). Рис. 132[1] представляет вид сверху, а рис. 132[2] — вид снизу. Тело изображенного ежа почти шаровидно, лишь с нижней стороны оно

несколько приплюснуто. Панцырь ежа состоит из многочисленных пластинок; он покрыт кожей и иглами, которые должны быть удалены для того, чтобы можно было изучить строение пластинок. Вокруг рта, находящегося в центре нижней поверхности панцыря, располагается круглая площадка, покрытая кожистой перепонкой, в которой находятся мелкие пластинки, соединенные между собой подвижно. Это ротовое поле (перистом) видно на рис. 132[2], где оно зачернено. В центре верхней поверхности имеется анальное отверстие. Оно находится в небольшом кружке, занятом мягкой перепонкой, покрытой неправильно расположенными мелкими пластиночками; этот кружок можно назвать (рис. 132[1]) анальным полем (перипрокт). Кнаружи от анального поля располагаются два кольца пластинок; каждое кольцо содержит пять пластинок, причем пластинки одного кольца чередуются с пластинками другого. Внутреннее кольцо состоит из больших пластинок, прободенных большими отверстиями для выхода половых продуктов. Это так называемые половые (генитальные) пластинки. Одна из этих пластинок пронизана ситовидно крошечными порами и является мадрепоровой пластинкой, служа для введения воды в водоносную систему ежа. С этими пластинками чередуются пять маленьких пластинок, называемых глазными; посредине каждой из этих последних имеется маленькое отверстие; из этого отверстия выходит щупальце.

Рис. 133. Амбулякральная ножка морского ежа. По Дьяконову.

Анальное поле вместе с половыми и глазными пластинками составляет так называемый вершинный щиток. Та часть панцыря, которая находится между вершинным щитком и околоротовым полем, называется короной. Корона, как мы видим на рис. 132, составляет бо́льшую часть панцыря. В этой области мы видим двадцать меридиональных рядов пластинок. Эти ряды расходятся от вершинного щитка таким образом, что от каждой глазной пластинки отходит амбулякральное поле, состоящее из двух смежных рядов чередующихся друг с другом амбулякральных пластинок, а от каждой половой пластинки отходит межамбулякральное (интерамбулякральное) поле, состоящие из двух смежных рядов межамбулякральных пластинок (амбулякральное поле сокращенно называют амбулякром, а межамбулякральное, или интерамбулякральное, — интерамбулякром). Амбулякральные пластинки имеют отверстия для прохождения изнутри амбулякральных ножек. Каждая ножка сообщается с лежащими внутри панцыря частями амбулякральной системы с помощью двух трубочек, проходящих через два амбулякральных отверстия. Таким образом, каждая пластинка прободена не менее как парой маленьких амбулякральных пор.

Амбулякральные ножки — мягкие мускулистые органы, способные сильно вытягиваться, иногда — в десятки раз. На дистальном конце ножки (рис. 133) имеется присасывательный кружок, в центре которого есть отверстие, ведущее в особую присасывательную полость. При втягивании внутрь внутренней стенки полости эта последняя увеличивается, в ней получается разреженное пространство, благодаря чему ножка очень крепко держится на предмете, к которому она присосалась. Сокращая ножки, животное передвигается. Следовательно, передвижение совершается таким же способом, какой мы отметили у морской звезды (стр. 94). Некоторые ножки служат органами чувств. У многих неправильных (двусторонне-симметричных) ежей имеются ножки, несущие функции дыхания.

Внутрипанцырные органы амбулякральной системы мы можем рассмотреть на рис. 134, представляющем схематический разрез через тело морского ежа. В левой части рисунка разрез этот проходит через амбулякральные пластинки, а в правой — через межамбулякральные. В левой части рисунка мы видим ножки, соединенные трубками с лучевым амбулякральным каналом и с ампулами,

Верхним своим концом лучевой канал доходит до маленького отверстия глазной пластинки, нижний же конец лучевого канала сообщается с кольцевым каналом амбулякральной системы, который в свою очередь соединен с каменистым каналом (см. стр. 93); последний направляется кверху и через мадрепоровую пластинку сообщается с наружной средой.

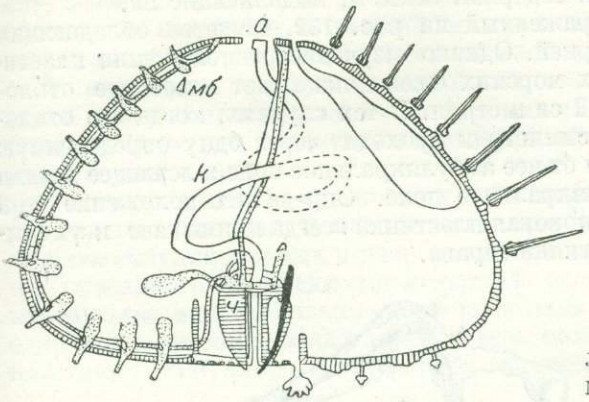



Рис. 134. Схематический срединный разрез правильного морского ежа.

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

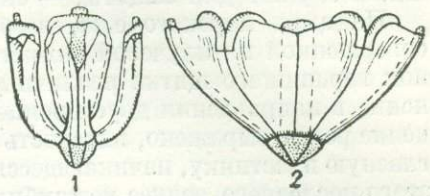
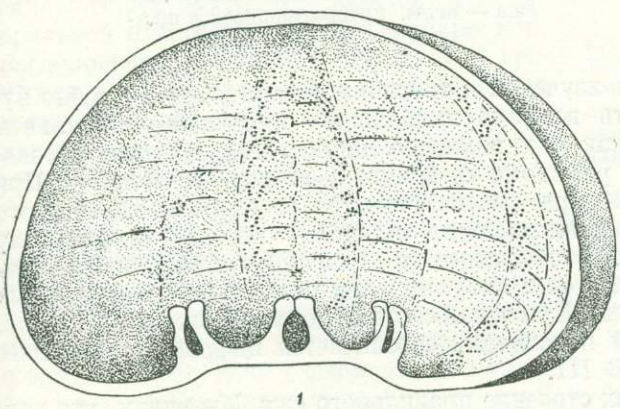



Рис. 135. Аристотелев фонарь у «новых» (*1*) и у «древних» (*2*) ежей. В самом низу — зубы (покрыты точками). По Суиннертону.

Рот ежа вооружен мощным челюстным аппаратом, имеющим форму конуса, обращенного вершиной книзу,— это так называемый аристотелев фонарь (рис. 135). Он состоит из многочисленных известковых элементов, из которых главными являются пять челюстей. Внутри челюстей находится по одному длинному зубу, приводимому в движение мощными мускулами. Мускулы эти прикреплены к особым выростам короны, называемым ушками (аурикулами). На рис. 136 мы видим, что там, где корона граничит с ротовым полем, край короны загибается внутрь, образуя выдающийся внутрь кольцевой валик; от этого-то



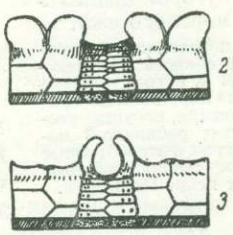




Рис. 136. Околочелюстные пояски морских ежей.

*1* — разрез панцыря правильного ежа (*Strongylocentrotus droebachensis*); видны ушки; на внутренней поверхности панцыря заметны амбулякральные поры; *2* и *3*—схемы различных типов околочелюстных поясков. По Дьяконову (*1*) и Суиннертону (*2* и *3*).

валика, у конца каждого амбулякрального поля отходит пара ушков. Впрочем, у некоторых ежей аналогичные отростки отходят у концов межамбулякральных полей.

Пластинки короны несут иглы, которые сидят на особых бугорках. Иглы подвижно причленяются к бугоркам. Обычно бугорок имеет в своей верхней части округлый выступ, который входит в соответствующее углубление на нижнем конце иглы (рис. 137). Иглы представляют большое разнообразие по форме и по величине. Они служат, главным образом, для защиты и передвижения, но нередко приспособляются и к другим функциям. После смерти ежа они скоро отпадают, и поэтому в ископаемом состоянии иглы почти всегда встречаются обособленными.

Некоторые иглы сделались хватательными органами. Эти маленькие иглы представляют собой своего рода щ и п ч и к и (педицеллярии). Такое образование (рис. 138) состоит из стержня, содержащего известковую палочку, мягкой шеи и трех подвижных концевых крючков, которые могут при помощи особых мускулов сжиматься и захватывать мелкие предметы. Некоторые из таких щипчиков служат для защиты, — они содержат железы, выделяющие яд.

Панцырь морского ежа, изображенный на рис. 132, кажется обладающим совершенной пятилучевой симметрией. Однако изучение расположения пластинок вершинного щитка различных морских ежей показывает некоторое отклонение в направлении двусторонней симметрии. В тех случаях, когда это отклонение резко выражено, плоскость симметрии проходит через одну определенную глазную пластинку, начинающееся от нее амбулякральное поле и лежащее позади этого последнего заднее межамбулякральное поле. Определить положение этой плоскости нетрудно, так как мадрепоровая пластинка всегда примыкает к упомянутой нами передней глазной пластинке справа.

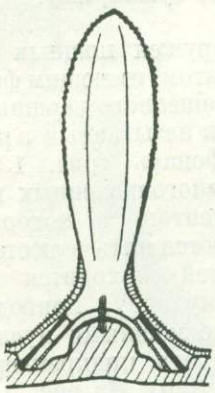


Рис. 137. Схематический продольный разрез через иглу и бугорок правильного морского ежа.

Бугорок показан косой штриховкой. В области прикрепления иглы к бугорку видна кожица на наружной поверхности панцыря, несущая ресничку; под ресничатой кожицей видны шатрообразные мускул и связка, которые двигают иглу. По Берри.

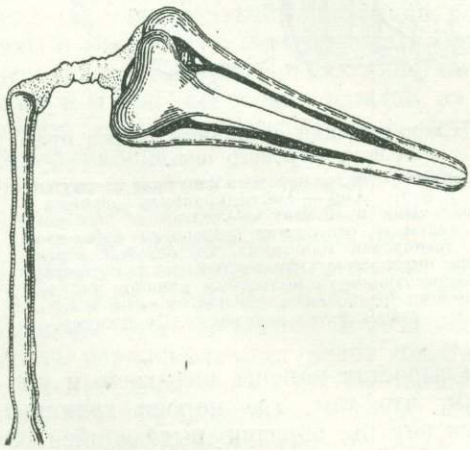


Рис. 138. Педицеллярия морского ежа — иглы, превратившиеся в щипчики. По Боасу.

При изучении и описании морских ежей удобно нумеровать все амбулякральные и межамбулякральные поля, как это показано на рис. 132. Первые обозначаются римскими цифрами, а вторые—арабскими. При этом панцырь рассматривается со стороны вершинного щитка. Амбулякральное поле, примыкающее к заднему межамбулякральному справа, обозначается цифрой I, а следующее за этим амбулякральным межамбулякральное — цифрой 1. Далее счет амбулякральных и межамбулякральных полей идет против часовой стрелки. При такой системе межамбулякральное поле, начинающееся от мадрепоровой пластинки, обозначается цифрой 2, а переднее амбулякральное поле — цифрой III.

Таково в самых общих чертах строение правильного ежа. Мы видим, что панцырь его обладает почти совершенной пятилучевой симметрией. В дальнейшем мы увидим, как эта пятилучевая симметрия утрачивается многими ежами и заменяется двусторонней.

Д р е в н и е  е ж и. Ежи, жившие в силурийский, девонский и каменноугольный периоды, существенно отличаются от более новых ежей. Это дало повод некоторым исследователям выделять всех этих палеозойских ежей в особый подкласс, которому было дано специальное латинское название; всех же остальных ежей объединяли во второй подкласс, тоже получивший особое латинское название.

Действительно, почти все «новые» ежи (огромное большинство не древнее триаса) имеют двадцать меридиональных рядов пластинок короны, по два ряда в каждом амбулякральном поле и в каждом межамбулякральном, в то время как у палеозойских форм рядов пластинок либо больше, либо меньше двадцати.

Однако такое подразделение ежей, как показали дальнейшие исследования, искусственно.

Под названием «древние» ежи объединяются различные по происхождению и по эволюционной истории группы; некоторые из них стоят ближе к мезозойским правильным ежам, чем к какой-либо группе остальных палеозойских ежей. Значит, целесообразнее было бы делить правильных ежей как-то иначе. Мы сначала рассмотрим некоторые из важнейших групп палеозойских ежей, а в дальнейшем познакомимся с морскими ежами мезозойской и кайнозойской эр.

У некоторых древних палеозойских ежей пластинки межамбулякральных полей имеют неправильные очертания, и в их расположении нет определенного порядка. Этим они напоминают цистоидей, которые, повидимому, являются предками морских ежей.

Рассмотрим один из древнейших родов морских ежей—*Bothriocidaris* (рис. 139) из нижнего силура. Панцырь этого ежа шаровидный. Корона его делится на пять амбулякральных и пять межамбулякральных полей, как это мы видели и у описанного в предыдущем разделе ежа. В каждом амбулякральном поле имеется два меридиональных ряда пластинок, но в межамбулякральном—только один ряд пластинок. Пластинки во всех полях почти шестиугольные; при этом пластинки амбулякральных полей значительно шире (т. е. более растянуты

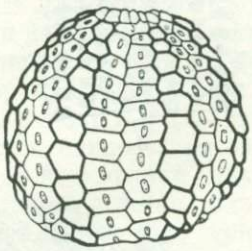


Рис. 139. *Bothriocidaris*. Нижний силур. Из Суинертона.

в меридиональном направлении), чем у других морских ежей. На каждой амбулякральной пластинке имеется по паре пор, расположенных одна над другой, в то время как у других ежей поры лежат на одной горизонтальной линии. Кроме того, амбулякральные пластинки несут маленькие бугорки, к которым прикреплялись иглы.

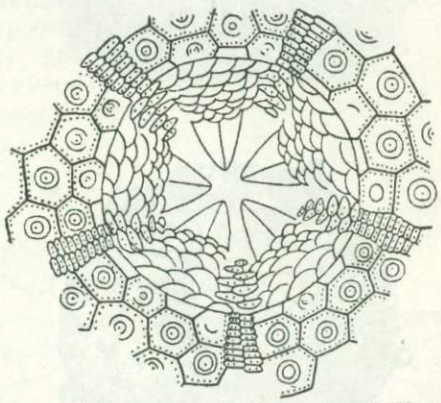


Рис. 140. *Archaeocidaris Wortheni*. Нижнекаменноугольные отложения Северной Америки. Амбулякральные и межамбулякральные пластинки, продолжаясь на околоротовое поле, неплотно черепичато налегают друг на друга. Из Яковлева.

Представители рода *Archaeocidaris* жили в каменноугольном и пермском периодах (рис. 140). Панцырь их имеет узкие амбулякральные поля, состоящие из двух рядов узких, вытянутых в широтном направлении, пластинок. В межамбулякральных полях по четыре меридиональных ряда пластинок. Посредине каждой межамбулякральной пластинки имеется крупный бугорок, к которому прикрепляется большая игла. Панцырь не лишен некоторой подвижности, так как пластинки несколько черепичато налегают друг на друга.

Сравнивая амбулякральные пластинки *Bothriocidaris* и *Archaeocidaris*, мы видим, что у последнего они гораздо более вытянуты в широтном направлении, чем у первого, вследствие чего число пластинок каждого меридионального ряда у *Archaeocidaris* гораздо больше, чем у *Bothriocidaris*; а так как каждая амбулякральная пластинка и у того и у другого имеет пару амбулякральных пор, через которые проходят амбулякральные ножки, то можно сказать, что *Archaeocidaris* обладал относительно бóльшим количеством ножек. Поэтому тип амбулякральных пластинок *Archaeocidaris* можно признать более совершенным, чем тип амбулякральных пластинок *Bothriocidaris*.

Новые ежи. Ежи кайнозоя и мезозоя, иногда объединяемые в группу «новых» ежей, имеют всегда по два ряда пластинок в каждом амбулякральном и в каждом межамбулякральном поле; следовательно, корона такого ежа состоит всегда из двадцати меридиональных рядов пластинок.

Другой общей особенностью этих ежей, отличающей их от многих «древних», является неподвижное соединение пластинок, вследствие которого корона является жесткой коробкой, все части которой лишены гибкости или подвижности: пластинки здесь не находят черепичато друг на друга, а примыкают друг к другу своими боковыми гранями, перпендикулярными к поверхности панцыря.

Жесткая, крепкая коробка открывала возможность более активной работы игол, более сильных движений мускулов. Некоторые исследователи считают, что упрочение межамбулякральных полей связано с дальнейшим приспособлением к хищническому образу жизни на скалистом или вообще твердом дне. И действительно, если древние ежи нередко встречаются в глинистых отложениях, то пермские, триасовые и юрские правильные ежи, примыкающие к роду *Cidaris*, встречаются в известковых осадках вместе с богатой фауной моллюсков, часто в рифовой фации.

Правильные ежи. Правильными ежами, как мы уже знаем, называются те «новые» ежи, которые обнаруживают пятилучевую симметрию панцыря. Изучение правильных ежей мы начнем с рассмотрения строения ежей, группирующихся вокруг рода *Cidaris*. Эта группа правильных ежей является наиболее примитивной по своей организации и в то же время — это древнейшая группа правильных ежей, имеющая представителей уже в палеозое.

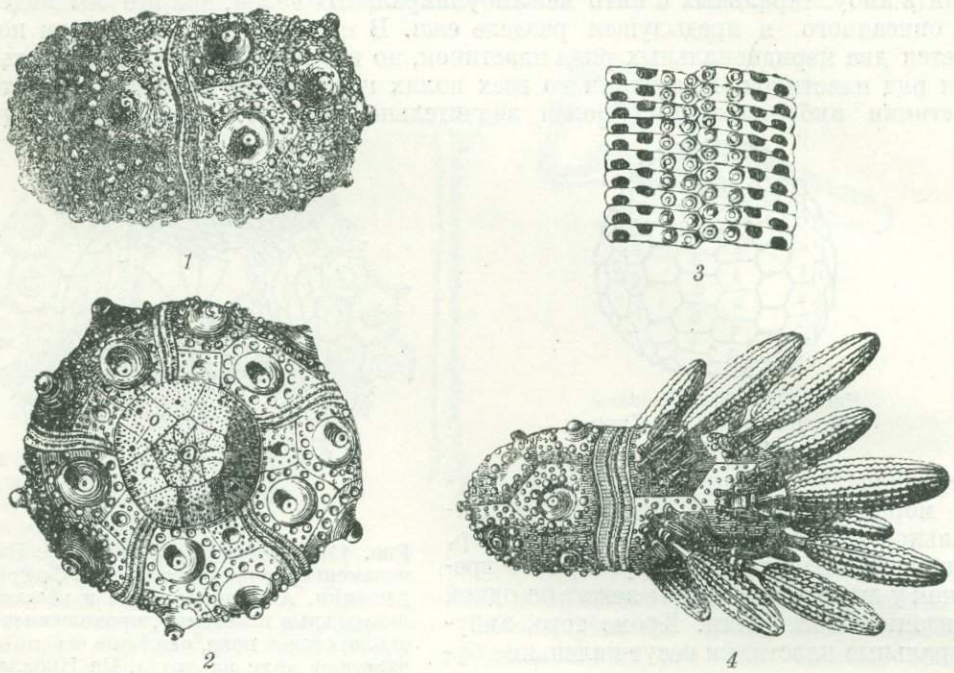



Рис. 141. *Cidaris coronata*. Верхняя юра.

*1* — вид сбоку; *2* — вид с тыльной стороны (сверху); *3* — амбулякральные пластинки; значительно увеличено; *4* — частичная реставрация, с иглами. По Циттелю.

Познакомимся со строением панцыря *Cidaris* (триас — ныне). Панцырь несколько приплюснутый у полюсов (рис. 141). Ротовое поле большое, округлое. Здесь на тонкой перепонке имеется двадцать лучисто расходящихся рядов пластинок, которые налегают одна на другую, как черепица. Анальное поле большое. В каждом амбулякральном поле и в каждом межамбулякральном — по два ряда пластинок. Амбулякральные поля состоят из двух меридиональных рядов пластинок и обычно несколько извилисто тянутся от вершинного щитка до ротового поля. Каждый ряд состоит из низеньких, вытянутых в широтном направлении пластинок. Пластинки имеют по одной паре пор. Эти поры расположены ближе к тому краю пластинки, который прилегает к соседнему межамбулякральному полю (рис. 141[3]). Межамбулякральные поля гораздо шире амбулякральных и состоят из небольшого числа очень крупных пластинок. На каждой пластинке межамбулякрального поля обычно имеется один большой бугорок, к которому

прикрепляется крупная игла; вместе с тем имеются и меньшие иглы. Иглы бывают различной формы: цилиндрические, веретенообразные и т. д. Они усажены шипами или бугорочками.

Род *Salenia* (юра — ныне, преимущественно мел) характеризуется очень большим вершинным щитком, где в анальном поле имеется одна большая пластинка, соприкасающаяся со всеми половыми пластинками (рис. 142). Анальное поле сдвинуто в сторону глазной пластинки I, которая соприкасается с анальным полем, в то время как все остальные глазные пластинки разобщены с ним. Швы между пластинками вершинного щитка в некоторых точках расширяются и образуют маленькие ямки. Амбулякральные пластинки неравные, они имеют по две поры, как и у цидариса; иногда эти пластинки срастаются по две, образуя сложные пластинки.

Какие изменения претерпевает панцырь у более сложно организованных правильных ежей? Во-первых, надо отметить заметное развитие у них бугорков на амбулякральных полях, где эти бугорки достигают в конце концов такого же развития, как и на межамбулякральных полях; во-вторых, происходит развитие так называемых с л о ж н ы х амбулякральных пластинок. Сложные пластинки образуются в результате слияния двух или нескольких простых. Так, две простые пластинки, слившись, могут образовать одну двойную (рис. 143, верхний). П р о с т а я пластинка имеет одну пару пор, а с л о ж н а я — столько пар, сколько простых пластинок слилось при образовании этой сложной пластинки. Итак, сложная пластинка может иметь две, три, четыре, шесть, восемь, десять и более пар пор. В некоторых случаях на поверхности сложной пластинки сохраняются бороздки, представляющие собой границы простых пластинок, вошедших в состав данной сложной. Некоторые из таких простых пластинок не доходят до срединной линии, разделяющей меридиональные ряды одного и того же амбулякрального поля, т. е. укорочены в широтном направлении. Такие укороченные простые пластинки называются п о л у п л а с т и н к а м и.

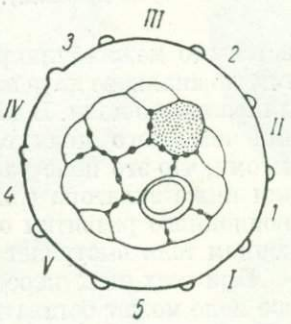



Рис. 142. *Salenia petalifera*. Верхний мел. × 1, 5. По М. Дэвису.

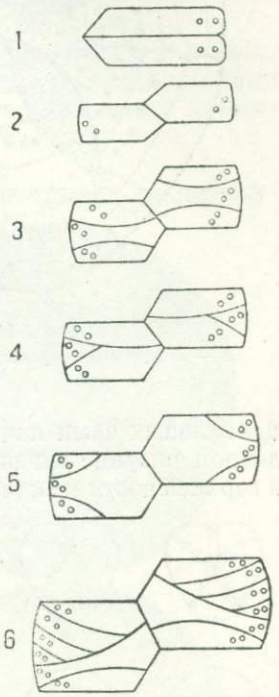



Рис. 143. Сложные (*1*, *3*, *4*, *5*, *6*) и простые (*2*) пластинки правильных морских ежей. По Берри.

Некоторые типы сложных амбулякральных пластинок изображены на схематическом рис. 143.

Устройство сложных пластинок, характер и расположение простых пластинок, их составляющих, имеют большое значение для систематического подразделения правильных морских ежей.

Н е п р а в и л ь н ы е е ж и. Неправильными называют ежей, у которых панцырь утратил пятилучевую симметрию и приобрел двустороннюю симметрию (рис. 144). Неправильные ежи появляются в юрском периоде и продолжают существовать доныне.

Уже у некоторых правильных ежей наблюдается нарушение пятилучевой симметрии; но это нарушение замечается лишь в вершинном щитке (в расположении анального отверстия, глазных табличек) и не отражается на строении короны.

Нарушение пятилучевой симметрии начинается тем, что анальное поле выходит из своего центрального положения и передвигается по плоскости симметрии назад, в пределы межамбулякрального поля 5. Среди ископаемых морских ежей можно проследить различные стадии нарушения пятилучевой симметрии и перехода к определенной двусторонней симметрии панцыря. В начале этого эволюцион-

ного процесса анальное отверстие выходит за пределы вершинного щитка и располагается непосредственно позади вершинного щитка (рис. 145[3]), в заднем межамбулякральном поле. В связи с этим задняя половая пластинка, которою у

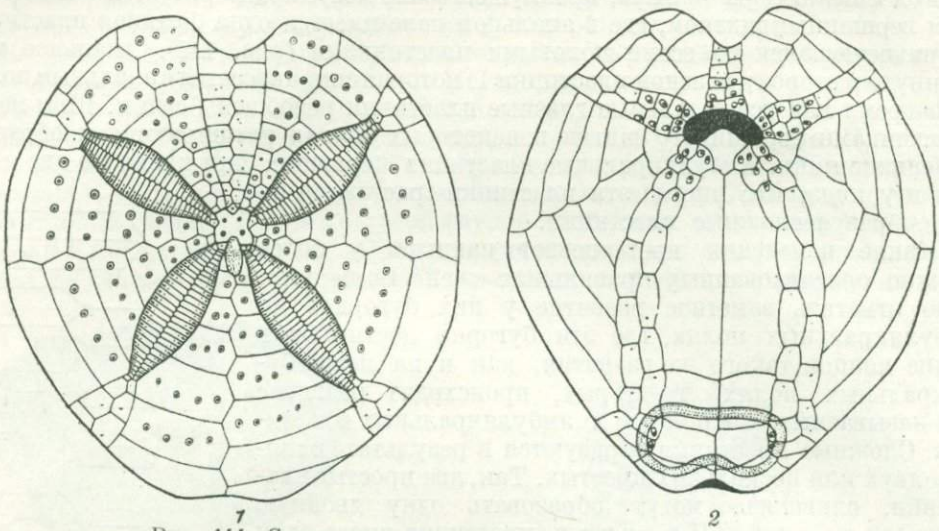



Рис. 144. Схема строения неправильного морского ежа.
*1* — с тыльной стороны; *2* — с ротовой; близ заднего конца заметна бисквитовидная фасциола. По Дьяконову.

правильных ежей начинается это межамбулякральное поле, исчезает. На приведенном рисунке мы видим, что анальное поле вытянулось кзади и расположилось в верхней части межамбулякрального поля. В дальнейшем этот процесс передвижения анального поля с анальным отверстием приводит к тому, что это поле располагается на экваторе панцыря или ниже экватора (рис. 145[6]). На данной стадии эволюционного развития отличие между передним и задним концом тела выступает уже вполне резко.

При всех этих передвижениях анального поля ротовое поле может оставаться на прежнем месте — в центре нижней поверхности панцыря (рис. 145[6]). Но в других случаях ротовое поле тоже начинает перемещаться в той же плоскости, только в обратную сторону — кпереди (рис. 145[8]), в связи с чем перемещается и нижний конец переднего амбулякрального поля.

Иглы, покрывающие поверхность панцыря у неправильных ежей, в отличие от правильных ежей, сравнительно тонки и не представляют того разнообразия размеров, которое можно наблюдать у правильных ежей. Своеобразное развитие получают амбулякральные ножки. На верхней поверхности у многих неправильных ежей они приспособляются для функции дыхания. При этом промежуток, разделяющий поры каждой пары, расширяется; поры эти оказываются соединенными бороздкой, или внешняя пара удлиняется, становясь щелевидной; верхние, ближайшие к вершинному щитку, части амбулякральных полей обособляются от нижних и приобретают л е п е с т к о в и д н у ю, или, как говорят, п е т а л о и д н у ю форму (ср. рис. 144[1]). На нижней поверхности амбулякральные ножки проявляют тенденцию к исчезновению, и функцию передвижения выполняют только иглы.

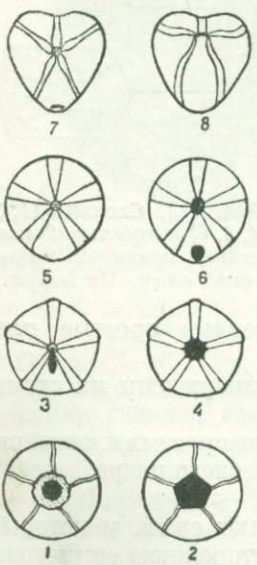



Рис. 145. Правильные и неправильные ежи. Слева — вид сверху, справа — вид снизу. По Суиннертону, с изменениями.
*1* и *2* — правильный еж; *3* и *4* — *Pygaster*; *5* и *6* — *Conulus*; *7* и *8* — *Micraster*.

Неправильных ежей можно разделить на две группы. Первую группу составляют так называемые ч е л ю с т н ы е н е п р а в и л ь н ы е е ж и. У них,

как и у правильных, рот занимает центральное положение на нижней поверхности, имеется челюстной аппарат (аристотелев фонарь), иногда рудиментарный. Все амбулякральные поля развиты одинаково. Панцырь имеет двустороннюю симметрию, но еще не исчезли некоторые признаки пятилучевой симметрии.

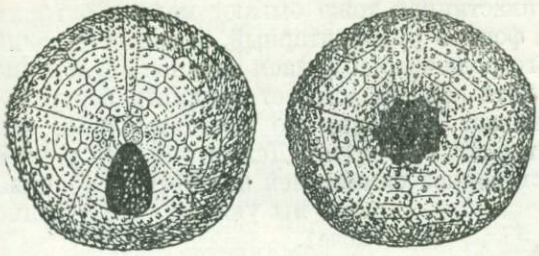


Рис. 146. *Pygaster umbrella*. Верхняя юра (оксфордский ярус).
Слева—вид с тыльной стороны; справа—вид с ротовой стороны. По Штромеру.

Вторую группу составляют б е с ч е л ю с т н ы е н е п р а в и л ь н ы е е ж и. Рот у них передвинулся кпереди, челюстей нет. Переднее амбулякральное поле часто отличается от остальных.

Теперь познакомимся с некоторыми родами, представляющими различные этапы развития двусторонней симметрии.

Начнем с челюстных неправильных ежей.

Род *Pygaster* (юра и мел). У представителей этого рода панцырь с приплюснутой, несколько вогнутой ротовой (нижней) стороной (рис. 146). Непосредственно кзади от вершинного щитка мы видим на рисунке большое черное пятно — отверстие, соответствующее очень большому анальному полю. Вершинный щиток содержит пять глазных пластинок и только четыре половых; пятая, задняя половая пластинка исчезла в связи с перемещением анального поля назад. Ротовое поле большое, десятиугольное. Имеется челюстной аппарат.

Род *Conulus* (рис. 147) встречается в меловых отложениях. Панцырь высокий, более или менее конический. Основание панцыря уплощенное. Если смотреть на панцырь снизу, то сразу бросается в глаза двусторонняя симметрия его, выражающаяся, в частности, в яйцевидной форме нижней стороны. Ротовое отверстие находится в центре ротовой стороны; анальное помещается тоже на нижней стороне, близ заднего конца панцыря, почти на границе между верхней и нижней стороной панцыря.

В отличие от знакомых нам правильных ежей, на наружной поверхности нет крупных бугорков; поэтому она кажется даже гладкой, но в действительности она

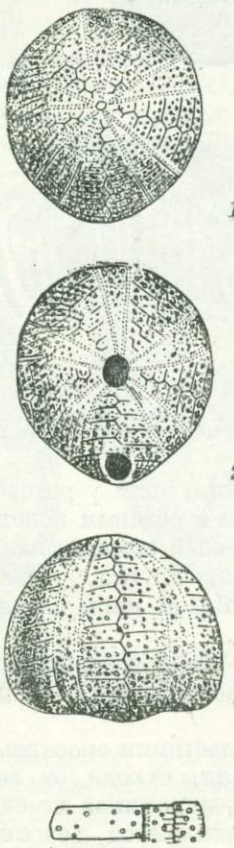



Рис. 147. *Conulus subrotundus*.
*1*—сверху; *2* — снизу; *3*—сбоку; верхний мел. × 2/3; *4* — пластинки короны, увеличено. По д'Орбиньи.

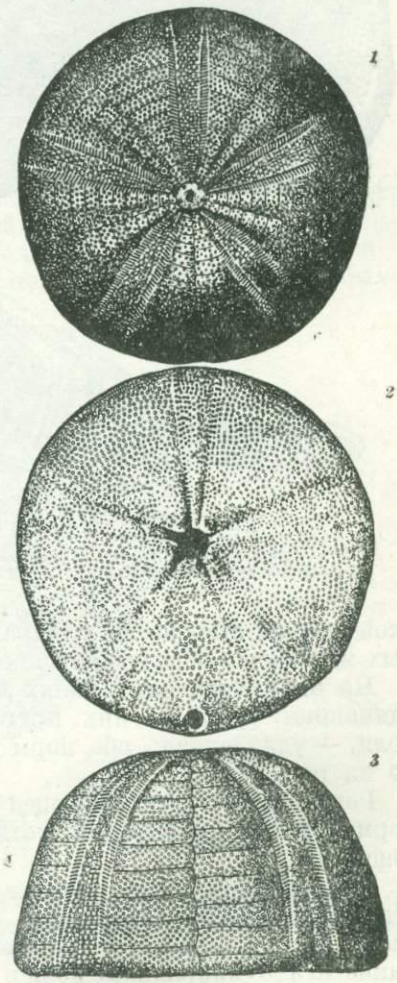
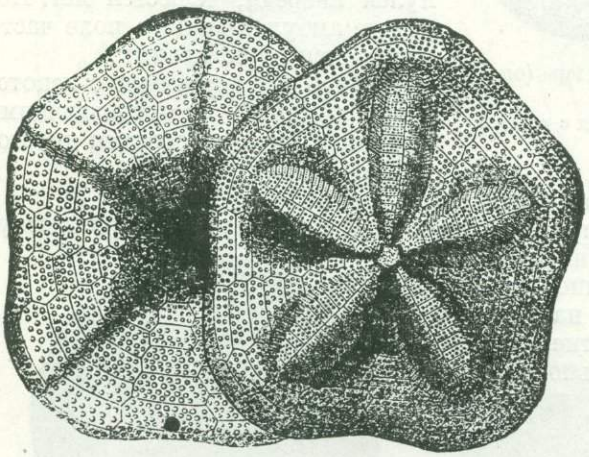



Рис. 148. *Conoclypeus burlensis*. Палеоцен (Мангышлак). Немного уменьшено.
*1* — сверху; *2* — снизу; *3* — сзади. Из Циттеля.

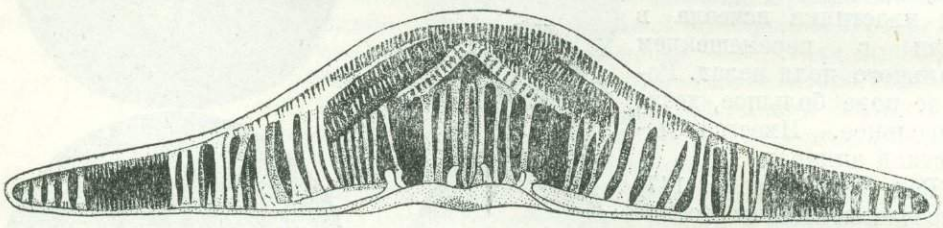
покрыта мелкими бугорками, к которым прикреплялись мелкие тонкие иглы (рис. 147[4]), и, кроме того, совсем крошечными бугорками (зернышками). Межамбулякральные поля широкие, амбулякральные — узкие. Они состоят из простых и сложных пластинок; на этих пластинках тоже бывают мелкие бугорки и крошечные зернышки. Аристотелев фонарь рудиментарный, и соответственно этому ротовое поле мало. Итак, у этого рода мы наблюдаем сильное отклонение в сторону двусторонней симметрии, хотя рот продолжает занимать центральное положение. Кроме того, заслуживает внимания то обстоятельство, что челюстной аппарат здесь в рудиментарном состоянии. Дело в том, что у ежей с еще более резко выраженной двусторонней симметрией аристотелев фонарь, как мы увидим, совершенно исчез.

Род *Conoclypeus* (верхний мел — эоцен). У представителей этого рода (рис. 148) мы видим почти то же расположение анального и ротового полей, как у предыдущего рода: первое находится на ротовой (нижней) стороне панцыря, у заднего конца его, а второе — в центре нижней стороны. Панцырь большой, толстостенный, с плоской нижней стороной.

Анальное поле меньше, чем у предыдущего рода. На плоской нижней стороне амбулякральные поля у ротового поля лежат в углубленных желобках, образующих вместе с ротовым полем розетку.



*1*



*2*

Рис. 149. *Clypeaster*.

*1* — *Clypeaster grandiflorus*; миоцен. × 1/3; *2* — вертикальный разрез через панцырь *Clypeaster*. Заметны «ушки», столбики и иглы внутреннего скелета. По Циттелю (*1*) и Дьяконову (*2*).

На амбулякральных полях верхней стороны панцыря поры каждой пары не одинаковы: одна из них круглая, другая, лежащая ближе к краю этого поля, — удлиненная; обе поры каждой пары соединены бороздкой (это видно на рис. 148[1]).

Род *Clypeaster* (верхней эоцен — ныне) содержит крупнейшие из кайнозойских форм класса морских ежей, хотя некоторые представители этого рода невелики (рис. 149).

В вершинном щитке половые пластинки срослись в одну пластинку с пятью отверстиями. Амбулякральные поля, отходя от вершинного щитка, сначала расширяются, а затем суживаются, напоминая по своей форме лепестки цветка. Такие-то амбулякральные поля и называются лепестковидными (петалоидными).

Нижняя сторона плоская. Ротовое поле находится посредине нижней стороны; от него в области амбулякральных полей отходят к периферии пять радиальных прямых бороздок. Анальное отверстие маленькое; оно находится на нижней стороне у ее края. Имеется мощный аристотелев фонарь. Внутри панцыря сильно

развиты известковые столбики (рис. 149[2]). Сюда относятся обитатели мелководной полосы теплых морей.

Представители рода *Scutella* (средний эоцен — ныне) имеют очень уплощенный дисковидный панцырь (рис. 150). Верхние части амбулякральных полей лепестковидны. Ротовое поле посредине нижней стороны; от него в области амбулякральных полей отходят в радиальном направлении бороздки, которые ветвятся. Анальное поле на нижней стороне, близ ее края. Сильно развит внутренний скелет, представленный радиальными перегородками.

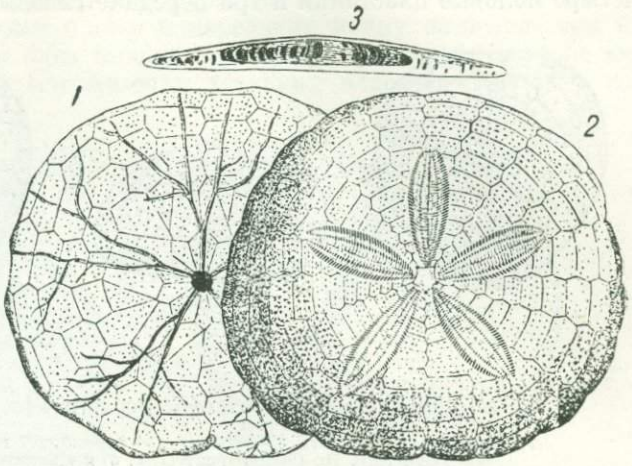



Рис. 150. *Scutella subrotundata*. Миоцен.
*1* — снизу; *2* — сверху; *3* — в поперечном разрезе. Ест. вел. По Циттелю.

Перейдем теперь к рассмотрению некоторых бесчелюстных неправильных ежей.

Представители рода *Echinocorys* часто встречаются в верхнемеловых отложениях. Панцырь (рис. 151), как мы видим, по внешнему облику несколько напоминает только что описанный род *Conoclypeus*, но достаточно взглянуть на нижнюю сторону, чтобы заметить резкое отличие: рот здесь находится не в центре нижней стороны, а у переднего конца последней. Панцырь высокий, с плоской овальной нижней стороной. Амбулякральные поля постепенно расширяются от верхушки к нижней стороне. Амбулякральные поры крошечные: располагаясь

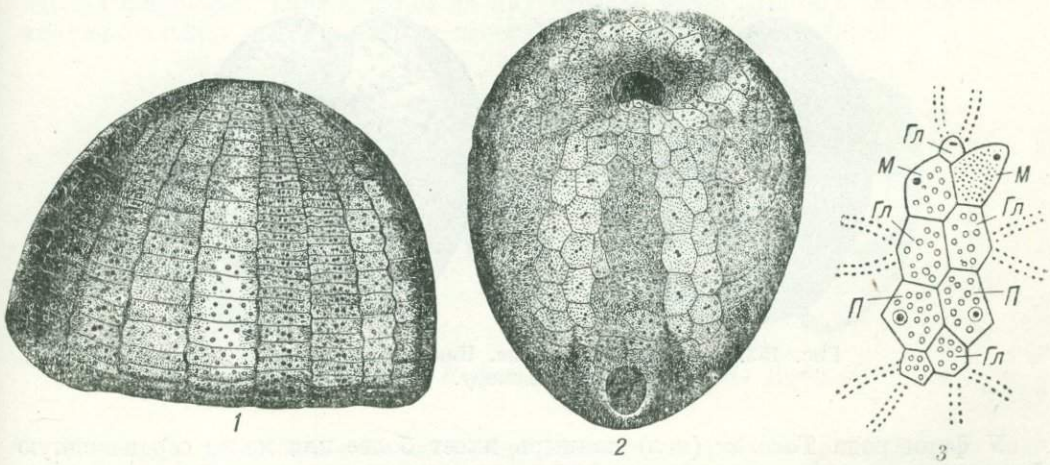



Рис. 151. *Echinocorys*.
*1* — *Echinocorys scutatus*, верхний мел (маастрихтский ярус), сверху; *2* — то же, снизу, ×1/2; *3* — вершинный щиток *Echinocorys*. По Гольдфуссу (*1* и *2*) и Циттелю (*3*).

по одной паре на каждой пластинке, они образуют прямые ряды, идущие от вершинного щитка к нижней поверхности. Ротовое поле находится близ переднего конца панцыря, имеет форму, близкую к полукругу или бобовидную, и является двугубым, т. е. имеет переднюю и заднюю «губы». Наружная поверхность покрыта мелкими бугорками. Вершинный щиток удлиненный. Четыре имеющиеся в нем половые пластинки разделены на две пары помещенными между ними глазными пластинками (рис. 151[3]).

Род *Collyrites* (средняя юра — мел) имеет овальный панцырь с уплощенной нижней стороной (рис. 152). Ротовое поле округлое; оно находится недалеко от

переднего конца нижней стороны панцыря. Анальное поле овальное; находится оно у заднего конца верхней стороны. Для этого рода особенно характерно строение вершинного щитка: он сильно вытянут в длину, и пластинки, его составляющие, разделены на две группы — переднюю и заднюю. В переднюю группу входят четыре половые пластинки и три передние глазные; от этой группы отходят три

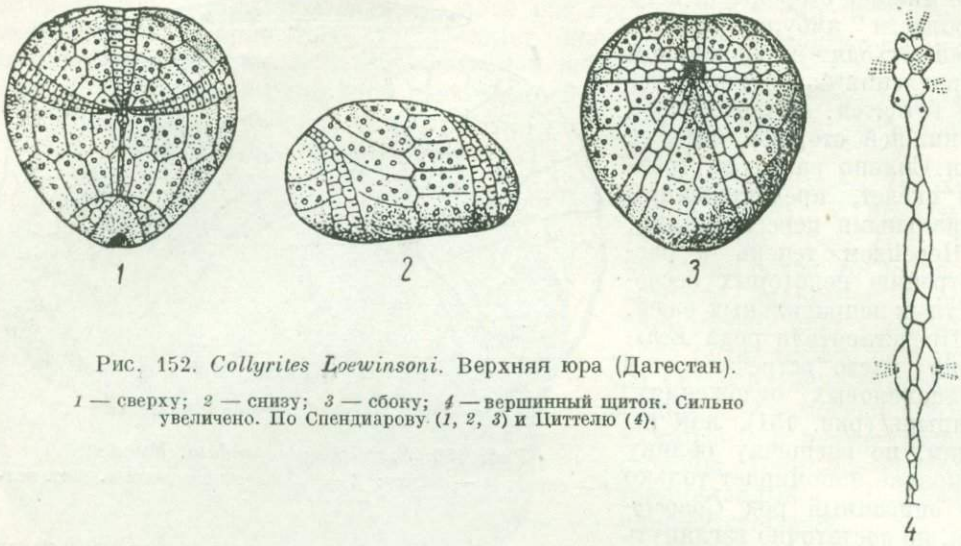



Рис. 152. *Collyrites Loewinsoni*. Верхняя юра (Дагестан).

*1* — сверху; *2* — снизу; *3* — сбоку; *4* — вершинный щиток. Сильно увеличено. По Спендиарову (*1, 2, 3*) и Циттелю (*4*).

передних амбулякральных поля. В заднюю группу входят две задние глазные пластинки; от задней группы отходят два задних амбулякральных поля. Передняя и задняя группы соединяются полоской из многочисленных мелких пластинок.

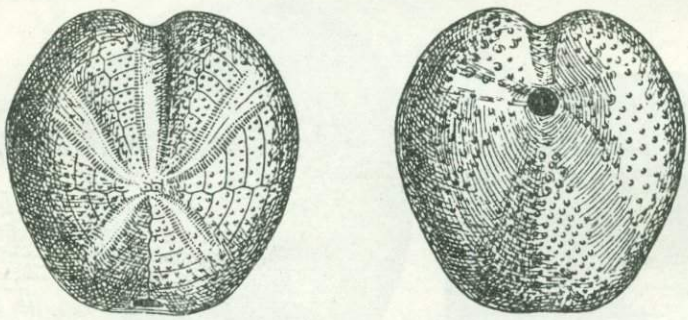


Рис. 153. *Toxaster complanatus*. Нижний мел (неоком). По Штромеру.

У форм рода *Toxaster* (мел) панцырь имеет более или менее сердцевидную форму в связи с тем, что переднее амбулякральное поле находится в довольно широкой ложбинке (рис. 153). Следующие два амбулякральных поля несколько длиннее двух задних. Верхние части амбулякральных полей не отчетливо отделены от нижних, и поэтому их правильнее назвать не лепестковидными (петалоидными), а «почти лепестковидными» (субпеталоидными). Ротовое поле, перемещенное вперед, несколько вытянуто в поперечном направлении. Анальное отверстие помещается на уплощенной задней стороне панцыря.

Представители рода *Micraster* встречаются в меловых отложениях, реже в палеогене до эоцена (рис. 154). Панцырь имеет сердцевидную форму, так как переднее амбулякральное поле сильно вдавлено, что обусловливает образование выемки в передней части контура. Остальные четыре амбулякральных поля лежат тоже в ложбинках, которые, однако, сглаживаются, не доходя до контура верхней стороны. Заднее межамбулякральное поле приподнято в тупой гребень.

называемый килем, который тянется от вершинного щитка до задней стороны. Задняя сторона падает перпендикулярно по отношению к нижней стороне панцыря. Близ верхнего края этой задней стороны находится анальное поле. Ротовое поле двугубое, обращенное кпереди, а не книзу, как у рассмотренных нами выше форм; нижняя губа выдается вперед в виде скребка.

Вершинный щиток расположен ближе к переднему концу панцыря, чем к заднему. Амбулякральные поля близ вершинного щитка вдавлены и состоят из сильно вытянутых в широтном направлении узеньких пластинок, каждая из

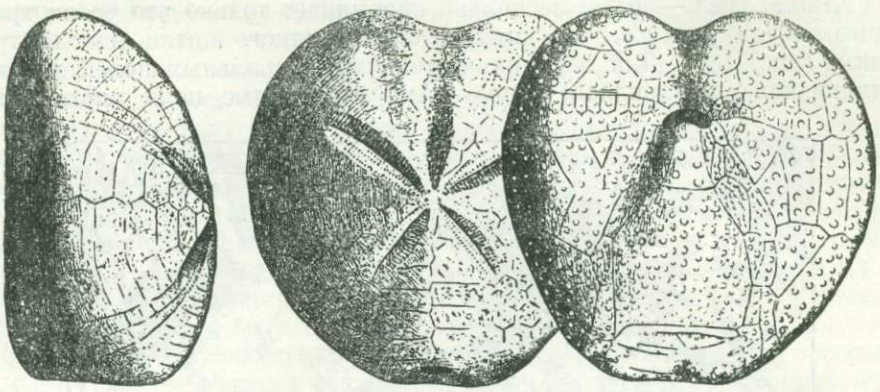


Рис. 154. *Micraster cor-testudinarium*. Верхний мел. Ест. вел. По Циттелю.

которых несет по паре пор. Затем на некотором расстоянии от щитка, не доходя до краев верхней поверхности панцыря, амбулякральные поля как бы обрываются, вернее — характер их сразу меняется: они уже не вдавлены, их пластинки делаются широкими, парные поры на них гораздо менее заметны. Верхние части амбулякральных полей — «почти лепестковидные» (субпеталоидные).

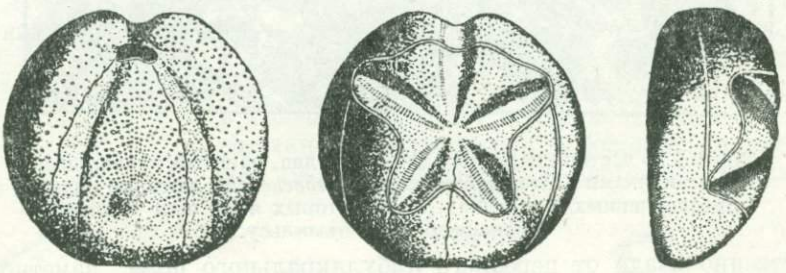


Рис. 155. *Linthia Herberti*. Эоцен. × 3/4. По Дэмсу.

Переходя на нижнюю поверхность, передние три амбулякральных поля доходят до рта, задние же два амбулякральных поля прослеживаются на нижней поверхности не совсем ясно.

Амбулякральные ножки верхних, почти лепестковидных частей амбулякральных полей могли функционировать, повидимому, лишь как жабры. Межамбулякральные поля верхней стороны очень широки. Все пластинки панцыря, кроме пластинок почти лепестковидных частей амбулякральных полей, покрыты мелкими бугорками и еще более мелкими зернышками. Крупных бугорков нет. На нижней стороне бугорки и зернышки многочисленнее и крупнее, чем на верхней. Особенно много бугорков на заднем межамбулякральном поле нижней стороны. К этим бугоркам прикреплялись иглы, которые, очевидно, приспособились для передвижения, заменив в этом отношении амбулякральные ножки. В связи с этим пластинки заднего межамбулякрального поля более прочно соединяются между собой, образуя единый щит.

У основания задней стороны панцыря, на перегибе от задней стороны к нижней, имеется эллипсовидное или слегка бисквитовидное узенькое кольцо, которое на первый взгляд кажется гладким, но под лупой оказывается покрытым чрезвычайно тонкими бугорочками. Это так называемая ф а с ц и о л а. По ее положению под анальным отверстием она называется с у б а н а л ь н о й фасциолой (рис.154[2]). Фасциолы бывают и у некоторых других неправильных ежей (см. рис. 144), представляя собой изогнутые полоски, усаженные тесно скученными и очень мелкими бугорками, к которым прикрепляются нежные иголочки (эти последние отпадают обычно вскоре после смерти животного).

Род *Linthia* (мел — ныне) несколько напоминает только что рассмотренный. Переднее амбулякральное поле, начиная от вершинного щитка, идет в глубокой ложбинке (рис. 155). Для верхних частей амбулякральных полей характерна лепестковидная (петалоидная) форма. Амбулякральные поля пары, лежащей

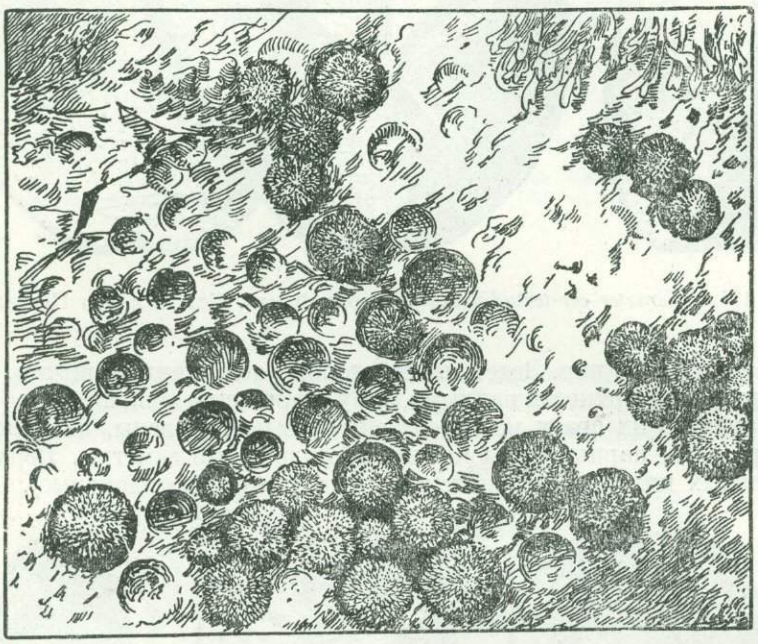


Рис. 156. Участок скалистого морского дна, занятый правильными морскими ежами (*Strongylocentrotus droebachensis*), которые сидят в просверленных ими ямках. Из некоторых ямок ежи удалены. Уменьшено. По Фьюкльсу.

непосредственно кзади от переднего амбулякрального поля, заметно длиннее, чем амбулякральные поля задней пары. Одна фасциола окружает ту часть верхней стороны, на которой лежат лепестковидные амбулякральные поля, другая фасциола проходит несколько ниже.

О б р а з ж и з н и м о р с к и х е ж е й. Различные морские ежи живут в разных областях морского дна. Ежи, живущие в воде полосы прибоя, обладают толстостенным панцырем и часто имеют большие, толстые иглы. Наоборот, морские ежи, живущие в иле, характеризуются очень тонкостенным панцырем и покрыты многочисленными, но тонкими иглами.

Типом наиболее примитивных «новых» морских ежей, обладающих пятилучевой симметрией, может считаться род *Cidaris*. Животные, относящиеся к этой группе, обычно сидят в углублениях твердого дна, покидая их на время для поисков добычи (рис. 156). Формы, группирующиеся вокруг рода *Cidaris*, являются обитателями скалистого дна и ведут хищнический образ жизни. Сильное движение воды полосы прибоя ограничивает возможность передвижения этих ежей и заставляет их вырабатывать приспособления к защите от прибоя. Но некоторые из этих более примитивных ежей оставили скалистое дно и тем самым перешли к более подвижному образу жизни. Этот уход из области подводных скал и рифов и за-

висящий от него постепенный переход к более подвижному образу жизни вызвали ряд последовательных изменений в организации тела, ведущих к выработке более или менее совершенной двусторонней симметрии. Анальное отверстие покидает свое центральное положение на верхней поверхности и передвигается назад. У некоторых ежей оно переходит на нижнюю сторону, и в таком случае останавливается близ заднего конца тела.

В таком положении анальное отверстие достаточно удалилось от мадрепоровой пластинки, для того чтобы возможность загрязнения последней экскрементами была сведена к минимуму даже в условиях относительно спокойной воды. С другой стороны, оно остановилось на значительном расстоянии от рта, что необходимо для предотвращения опасности загрязнения рта продуктами распада.

Так устроены ежи, перешедшие от жизни на скалах к жизни на песчаном дне и ставшие неправильными. Наконец, некоторые ежи, тоже относящиеся к неправильным, перешли к роющему образу жизни, переселившись на илистое дно, где они зарываются в ил и пожирают большие количества ила, переваривая содержащиеся в последнем питательные вещества. Вполне понятно, что ежи, ведущие такой образ жизни, не нуждаются в мощном челюстном аппарате, каким обладают типичные правильные ежи. Поэтому известные нам илоядные ежи, живущие или жившие на илистом дне, утратили челюсти и зубы, и ротовое отверстие их более приспособлено к загребанию ила. Знакомый нам *Micraster* может служить хорошим примером таких бесчелюстных ежей. Соответственно этому способу принятия пищи, передвинувшееся кпереди ротовое отверстие становится нередко двугубым, с выступающей вперед лопатовидной или скребковидной нижней «губой».

У многих бесчелюстных неправильных форм амбулякральные ножки амбулякральных полей I, II, IV и V специализируются на функции дыхания, а ножки поля III направляют пищу ко рту. Среди современных ежей этой же группы имеются глубоководные формы, встреченные на абиссальных глубинах (2000 *м*).

Морские ежи нередко хорошо сохраняются благодаря прочности своего скелета. Большинство их представляет собой надежные руководящие формы.

## Класс Asterozoa (морские звезды)

Класс *Asterozoa* (морские звезды) также относится к свободным, неприкрепленным иглокожим. Мы несколько познакомились со строением морской звезды в начале главы. Морские звезды известны в осадках всех систем от кембрия и продолжают существовать в нынешних морях с нормальной соленостью. Иногда остатки их встречаются в больших количествах, но для геолога они имеют в настоящее время гораздо

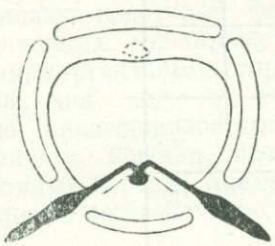


Рис. 157. Схематический поперечный разрез луча змеехвостки. Видны четыре пластинки: верхняя, нижняя и две боковые. Амбулякральная система зачернена. Лучевой канал — над нижней пластинкой. Посредине видна большая скелетная пластинка, напоминающая позвонок. По Суинертону.

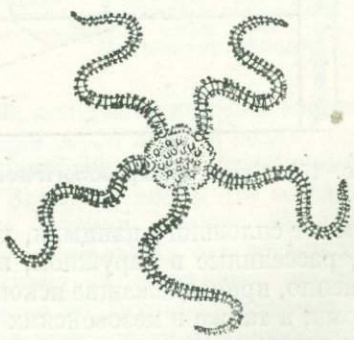


Рис. 158. *Ophiopholis aculeata*, ныне живущая. Вид сверху. По Шаймеру.

меньшее значение, чем морские ежи. Тело их состоит из центральной части (срединного кружка) и лучей.

У настоящих морских звезд (составляющих подкласс *Asteroidea*) лучи нерезко обособлены от центральной части, более или менее клиновидны

в плане, часто очень коротки; на нижней своей стороне несут открытые амбулякральные бороздки (рис. 103, 101). Древнейшие формы известны из среднего кембрия.

У так называемых змеехвосток (подкласс *Ophiuroidea*) лучи четко отграничены от срединнего круга. Лучи цилиндрические, змеевидные (способны змеевидно извиваться); амбулякральная бороздка у них закрыта снаружи нижними скелетными пластинками (рис. 157 и 158). Вдоль оси каждого луча идет ряд больших срединных скелетных пластинок, которые сочленяются одна с другой, подобно позвонкам позвоночного животного. Древнейшие из известных форм найдены в нижнем силуре.

## Класс Holothuroidea (голотурии)

К подтипу *Eleutherozoa* принадлежит еще один класс иглокожих — класс голотурий, или морских огурцов (*Holothuroidea*). У этих животных тело червеобраз-

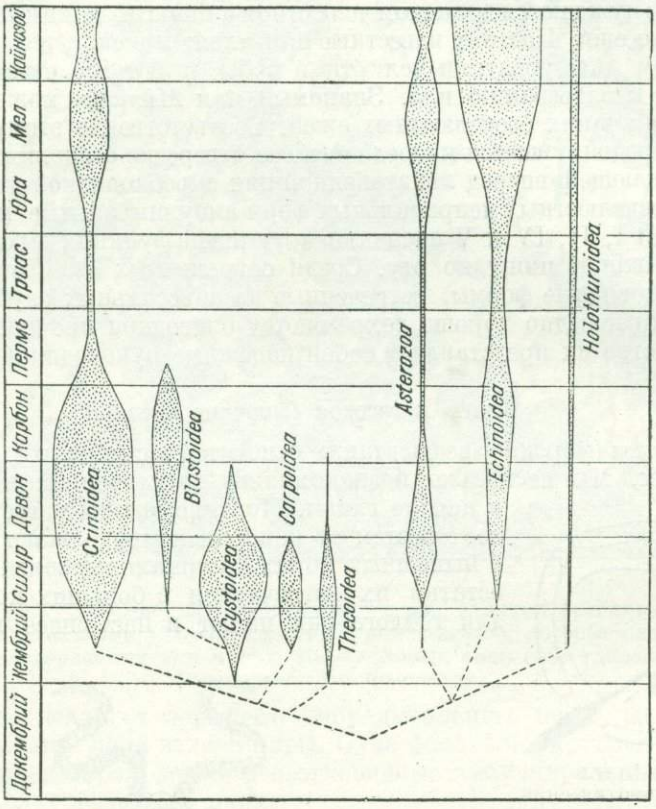



Рис. 159. Схема геохронологического распределения иглокожих.

ное. Они не имеют сплошного панцыря, хотя обычно имеются крошечные известковые тельца, рассеянные в наружном, кожистом слое тела. Такие известковые тельца, несомненно, принадлежащие ископаемым голотуриям, иногда встречаются в карбоне, перми, а также в мезозойских и кайнозойских отложениях. К голотуриям относили также отпечатки целых животных, найденные в среднем кембрии и в верхней юре. Однако многие из этих ископаемых остатков оказались принадлежащими другим животным. Стратиграфическое значение голотурий пока остается ничтожным.

На рис. 159 представлена схема филогении и геохронологического распределения иглокожих.

ГЛАВА IX

# МШАНКИ

Тип *Bryozoa* (мшанки) содержит только один класс животных, который прежде было принято объединять в один тип с классом плеченогих (см. гл. X), хотя искусственность такого объединения едва ли подлежит сомнению. Мы будем рассматривать мшанок и плеченогих как самостоятельные типы. Познакомившись с теми и другими, читатель убедится в том, что для объединения их в один тип нет достаточных оснований.

Мшанки—прикрепленные бентонные, почти всегда колониальные животные (за крайне малочисленными исключениями). Живут они преимущественно в морской воде. Общая форма колоний обычно непостоянна и неправильна: они напоминают то небольшие наземные растения, как мох (отсюда их название), то образуют корку на различных предметах, то представляют собой неправильные шаровидные тела и т. д. Колонии их нередко напоминают некоторые формы коралловых полипов, но мшанки организованы гораздо выше, чем какие бы то ни было кишечнополостные; в частности, мшанки, подобно целомным червям, имеют совершенно явственную полость тела.

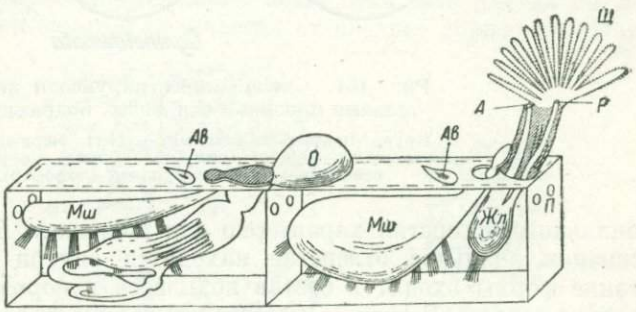



Рис. 160. Схема строения представителя губоротых мшанок.

*Щ* — шупальца; *А* — анальное отверстие; *Р* — ротовое отверстие; *Ав* — авикулярия («птичья головка»); *О* — камера для яиц; *Мш* — компенсационный мешок; *Жл* — желудок; *П* — поры. По Басслеру из Берри.

Колония состоит из маленьких особей, каждая из которых заключена в особую ячейку (роговую или известковую). Длина особи лишь в редких случаях превосходит 3 *мм*. Схема строения мшанок наиболее распространенного в настоящее время отряда изображена на рис. 160. Здесь мы видим две соседние ячейки. Из отверстия, которое имеется в стенке ячейки, может высовываться часть мягкого тела особи с ротовым отверстием, анальным отверстием и щупальцами, которые расположены на особой кольцевидной подставке, образуя своеобразный венчик. У некоторых мшанок имеется подвижная крышечка, закрывающая отверстие (устье) ячейки. Пищеварительный канал петлеобразно изогнут. На рис. 160 мы видим у особи, изображенной справа, рот, пищевод, имеющий форму длинной трубки, желудок и кишку, которая оканчивается анальным отверстием. Анальное отверстие здесь находится вне венчика шупалец. У других мшанок оно помещается внутри этого венчика; впрочем, мшанки с таким положением анального отверстия лишены скелетных образований, способных сохраняться в ископаемом состоянии, и образуют группу, дающую мало материалов для палеонтолога. Щупальца полые, они находятся в сообщении с полостью тела и служат

для дыхания; они покрыты ресничками, движение которых вызывает ток воды, приносящей ко рту пищевые частицы.

Вылупившаяся из яйца личинка мшанки похожа на личинку некоторых червей. Она построена довольно сложно, и в частности, имеет чувствительные и нервные клетки и нервные волокна, желудок, кишку и другие органы, причем значение некоторых из них остается пока неясным. Проплавав некоторое время, личинка прикрепляется к какому-нибудь предмету, например, к раковине, к камню или к водоросли. Из такой личинки, после значительных изменений внутри нее, которые связаны с распадом и уничтожением многих органов, развивается первая прикрепленная особь. Из этой особи путем почкования образуется колония: ячейки особей колонии сообщаются между собой через поры в стенках, их разделяющих. Эти поры показаны на рис. 160.

Мшанки гермафродиты: каждая особь имеет и мужские и женские половые органы. Оплодотворенные яйца у многих мшанок поступают в особую ячейку, или камеру (ovicella), где они созревают.

Весь класс делится на два подкласса. У мшанок, схема строения которых дана на рис. 160, рот помещается внутри кольца, на котором расположены щупальца, но анальное отверстие находится вне этого кольца. Такое положение

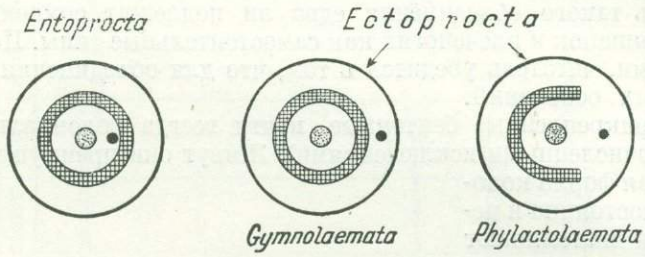



Рис. 161. Схема, иллюстрирующая некоторые отличительные признаки основных подразделений *Bryozoa*.

Круг, покрытый точками, — рот; черный круг — анальное отверстие; кольцо (или полукольцо), покрытое клетками, — основание венчика щупалец (лофофор). По Шроку.

анального отверстия характерно для подкласса *Ectoprocta* (рис. 161). У других мшанок анальное отверстие находится внутри кольца, несущего щупальца; такие формы входят в состав подкласса *Entoprocta*. Из этих двух подклассов только первый, *Ectoprocta*, известен не только по современным, но и по ископаемым представителям, а потому здесь мы будем рассматривать мшанок именно этого подкласса. *Ectoprocta* делятся на два надотряда.

Один из них, *Phylactolaemata*, содержит лишь пресноводные формы, у которых кольцо, на котором помещаются щупальца, является неполным, т. е. имеет форму полумесяца или подковы (рис. 161). Формы эти не имеют твердого скелета; палеонтологические данные об этом надотряде чрезвычайно скудны и касаются лишь некоторых форм из четвертичных отложений.

Другой надотряд, *Gymnolaemata*, характеризуется тем, что у его представителей кольцо, несущее щупальца, является полным. Почти все формы этого надотряда — морские животные. Они имеют известковый или известково-роговой скелет. Именно к этому надотряду относятся все, за чрезвычайно ничтожными исключениями, ископаемые мшанки, а также большинство современных форм.

Этот надотряд, содержащий всех мшанок, имеющих известковые и скелетные элементы, делится на несколько отрядов. В основу классификации положены такие признаки, как форма ячеек, присутствие или отсутствие уже упомянутых ячеек для оплодотворенных яиц (овицелл), крышечек, закрывающих устья ячеек, а также особых образований, которые, являясь изменившимися ячейками мшанок, имеют большое сходство с птичьей головой, и поэтому называются авикуляриями (avis — по-латыни — птица). Такая «птичья головка» (рис. 162) состоит из двух частей; меньшая соответствует крышечке нормальной ячейки. Этот щипцеобразный орган, обладающий мощной мускулатурой, то закрываясь, то открываясь, захватывает приближающиеся к колонии мелкие

организмы. Кроме того, у некоторых форм имеются особые бичевидные придатки (в и б р а к у л ы), которые, быстро колеблясь, вероятно, освобождают поверхность колонии от падающих на нее частиц осадка и от мелких организмов, которые, попадая на мшанок и прикрепляясь к ним, могут затруднить функции дыхания и питания.

Мы рассмотрим в самых общих чертах наиболее важные с геологической точки зрения отряды.

К отряду к р у г л о р о т ы х м ш а н о к (*Cyclostomata*) относятся формы с простыми трубчатыми известковыми ячейками; устье у каждой ячейки — конечное (на самом конце ячейки), не суженное, т. е. диаметр устья равен диаметру поперечного сечения ячейки. Крышечки нет (рис. 163). Часто имеются ячейки для яиц. Эта группа появляется в нижнем силуре и продолжает существовать в современных морях.

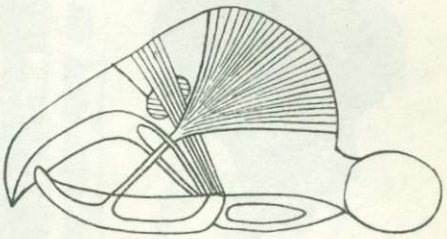


Рис. 162. «Птичья головка», сильно увеличенная.

Другой отряд (*Trepostomata*) представляет собой палеозойскую группу, существовавшую от нижнего силура до перми, но особенно обильно представленную в силуре. Колонии (рис. 164) состоят из длинных призматических или цилиндрических ячеек, каждая из которых имеет устье у своего конца. Внутри ячейки имеются многочисленные поперечные перегородки, или днища, то более или менее правильные, то изогнутые и неправильные. Более юная (или, как иногда выражаются, «незрелая») часть ячеек заметно отличается от позднее образовавшейся

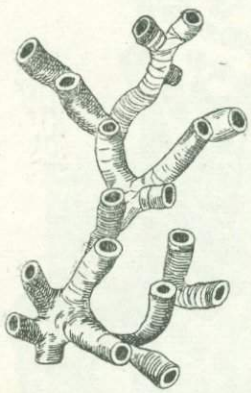


Рис. 163. Часть колоний одного из представителей круглоротых мшанок (*Stomatopora dichotoma*, юра). Увеличено. По Циттелю.

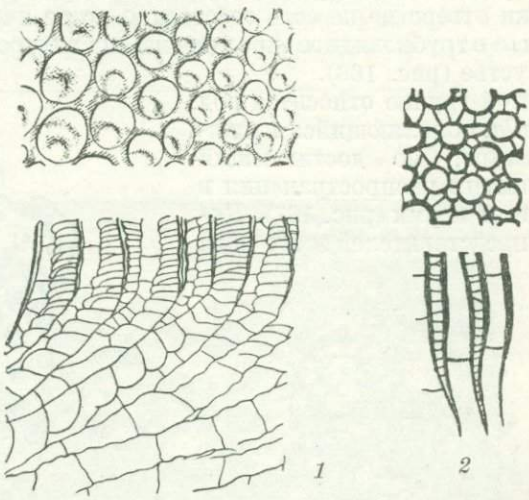


Рис. 164. Морфология нижнесилурийских *Trepostomata*.

*1* — *Hallopora*, × 20; *2* — *Homotrypa*, × 15. Вверху — поперечный разрез, внизу — продольный. По Берри.

«зрелой» части. В незрелой части ячейки имеют тонкую стенку, а поперечные перегородки в них расположены на значительном расстоянии одна от другой; ячейка является призматической и имеет многоугольное поперечное сечение. В зрелой части ячейки становятся значительно более толстостенными, поперечные перегородки помещаются много ближе одна к другой; ячейка имеет призматическую или цилиндрическую форму с многоугольным или круглым поперечным сечением. В области зрелой части между отдельными ячейками остаются узкие призматические пространства, которые у многих форм бывают заняты тонкими ячейками. В этих последних днища обычно расположены более часто, чем в остальной

ных ячейках «зрелой» части (рис. 164[2]). Массивные колонии некоторых форм несут на своей поверхности более или менее правильно расположенные бугорочки или ребрышки (рис. 165).

Эта группа появляется в нижнем силуре и продолжает существовать в современных морях.

Отряд скрыторотых мшанок (*Cryptostomata*), также палеозойская группа (нижний силур — пермь) содержит многие важные формы. Характер-

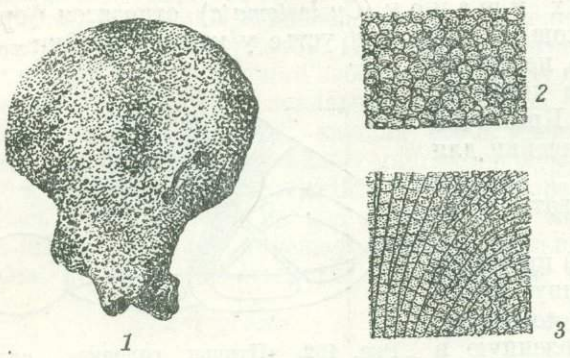



Рис. 165. Один из представителей *Trepostomata* (*Monticulipora molesta*).

*1* — общий вид колонии; × 2/5; *2* — тангенциальный разрез; сильно увеличено; *3* — поперечный разрез; сильно увеличено. По Шроку.

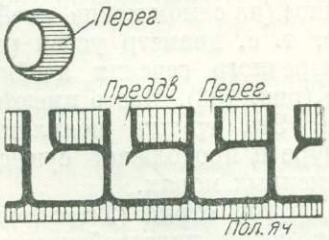



Рис. 166. Схематический продольный разрез нескольких ячеек представителя скрытороты мшанок. *Преддв.* — преддверие; *Перег.* — неполная перегородка; *Пол. яч.* — полость ячейки. По Шульга-Нестеренко.

ной чертой этой группы является толстый известковистый слой, отлагающийся вокруг устья и на наружной открытой стороне ячейки. Вследствие этого видимое снаружи отверстие не есть собственно устье ячейки и ведет не в самую полость ячейки, а в трубковидное «преддверие», на внутреннем конце которого и находится самое устье (рис. 166).

К этой группе относится род *Fenestella*, появляющийся в нижнем силуре, но достигающий наибольшего распространения в карбоне и перми (рис. 167). Колонии представителей этого рода

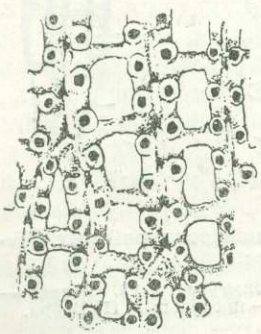


Рис. 167. *Fenestella cribrosa*. Верхний силур. Увеличено. По Басслеру.

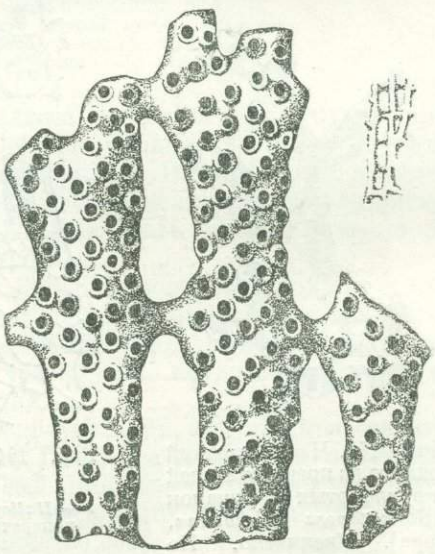
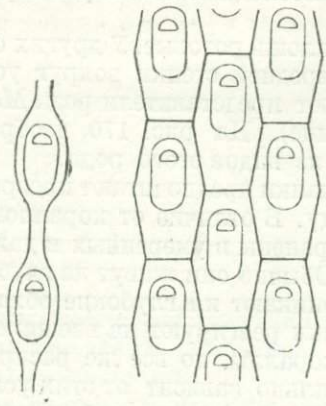


Рис. 168. *Polypora simulatrix*, × *12*; верхний рисунок увеличен в $1^1/_2$ раза. Из Циттеля-Рябинина.

имеют воронковидную или вееровидную форму и состоят из прутьев, соединенных друг с другом поперечными перемычками. Отверстия ячеек круглы; они открываются всегда на одной стороне колонии, причем в каждом из прутьев имеется по два ряда отверстий. Посредине, между этими рядами проходит продольный гребень, плоский или бугорчатый. Остатки представителей этого рода и близких к нему форм иногда образуют значительные скопления известняков и даже рифы.

Род *Polypora* (силур — пермь) близок к только что описанному роду, но прутья (рис. 168) имеют более чем по два ряда ячеек, и нет срединного гребня, характерного для фенестеллы.

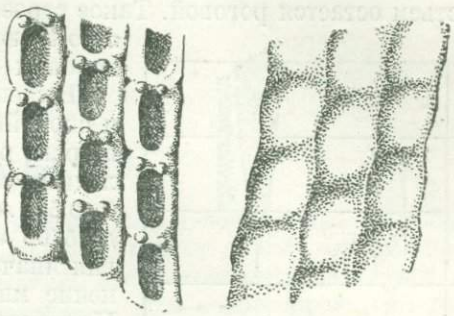
К отряду губоротых мшанок (*Cheilostomata*), первые представители которых известны из юры, относится большинство кайнозойских и нынешних мшанок.



*1* *2*

Рис. 169. Губоротые мшанки.

*1* — однорядная колония; *2* — многорядная колония. По Суиннертону.



*1* *2*

Рис. 170. *Membranipora lapidosa*. Верхний миоцен.

*1* — вид колонии с передней стороны; *2* — вид с задней стороны. По Феофановой.

Специализация строения мшанок здесь достигает максимума. У этих мшанок ячейки либо овальны (у однорядных колоний, рис. 169[1]), либо четырехугольны, или шестиугольны (у многорядных колоний, рис. 169[2]), и тогда ячейки соседних рядов

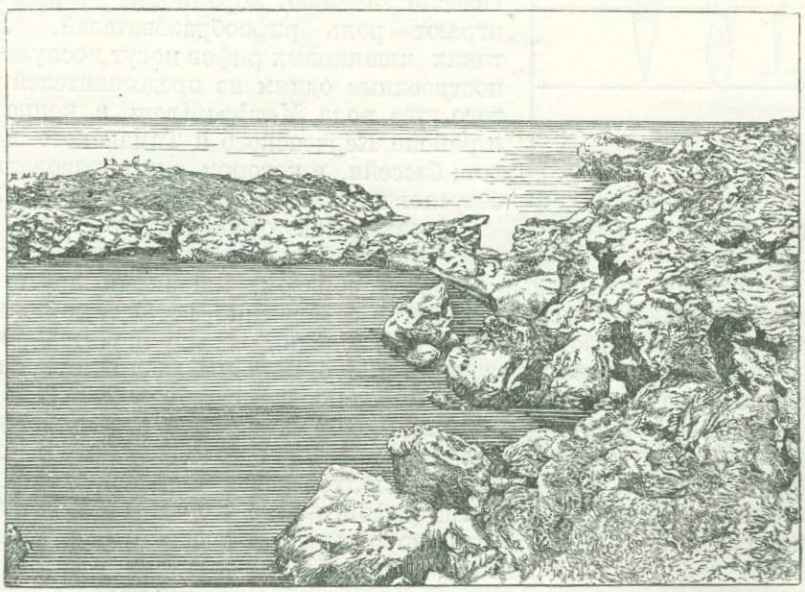


Рис. 171. Мшанковый мембранипоровый рифовый известняк верхнемиоценового возраста. Керченский полуостров, берег Азовского моря. По фотографии Н. Андрусова.

тесно прилегают друг к другу наподобие торцовой мостовой. Устье маленькое; его диаметр меньше диаметра поперечного сечения ячейки. Оно закрывается подвижной роговой крышечкой. Обычно имеются камеры для оплодотворенных яиц (овицеллы). Часто присутствуют «птичьи головки» (рис. 162) и бичевидные

придатки (вибракулы); ни те, ни другие, правда, сами не сохраняются в ископаемом состоянии, но о них свидетельствуют иногда заметные следы их прикрепления к стенкам обычных ячеек.

Строение важнейших органов мшанок этой группы показано на рис. 160. Здесь, между прочим, виден так называемый компенсационный мешок. Этот мешок снабжен мускулами; при сокращении последних мешок расширяется, и мягкое тело выступает наружу через устье.

У одних представителей этой группы ячейки сплошь роговые. У других стенки ячеек известковые, и только некоторая часть передней стенки вокруг устья и под устьем остается роговой. Такое строение имеют представители рода *Membranipora* (юра — ныне). На рис. 170 изображена колония одного из видов этого рода.

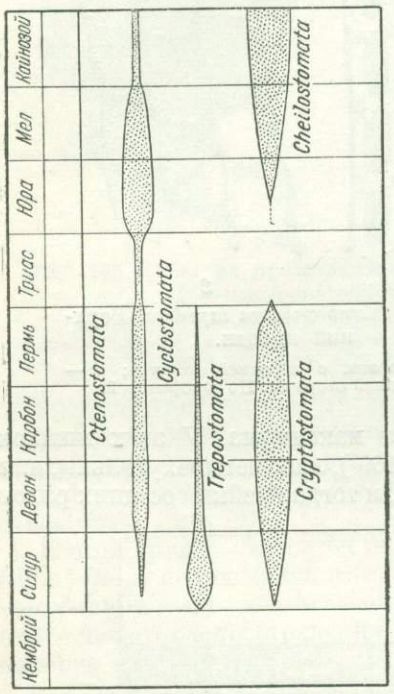



Рис. 172. Схема геохронологического распределения мшанок.

Нынешние мшанки предпочитают прозрачную и спокойную воду. В отличие от кораллов, они широко распространены в умеренных и даже холодных морях. Обычно они живут на глубине от 0 до 500 *м*, но проникают и в глубокие области — до 5700 *м*. Мшанки реагируют на внешние условия иначе, чем кораллы, но все же распространение мшанок сильно зависит от этих условий. Площади, покрытые песком, неблагоприятны для развития мшанок, так как для прикрепления мшанкам нужны более крупные и менее подвижные предметы, чем песчинки.

Мшанки, имеющие известковый скелет, встречаются и в морях с пониженной соленостью (например, в Черном море), и этим существенно отличаются от кораллов. В солоноватоводных бассейнах типа Черного моря они нередко биологически заменяют коралловые полипы и иногда играют роль рифообразователей. Примером таких мшанковых рифов могут послужить рифы, построенные одним из представителей упомянутого уже рода *Membranipora* в конце миоцена в районе Керченского и Таманского полуостровов; бассейн, в котором они образовались, был, безусловно, солоноватоводный (рис. 171).

Характерной особенностью этих миоценовых мшанковых рифов является то обстоятельство, что они построены, главным образом, мшанками; другие организмы, выделяющие известь, играли при этом совершенно ничтожную роль. Что же касается коралловых рифов, то в их образовании весьма значительное участие принимают наряду с кораллами и другие организмы (например, известковые водоросли, которые при этом нередко выделяют извести больше, чем коралловые полипы). Подобно коралловым рифам, мембранипоровые рифы являются мелководными образованиями. Одним из важнейших условий образования мшанковых рифов Керченского и Таманского полуостровов являлась спокойная вода. Об этом свидетельствует бедность этих рифов обломочными известняками. О том же говорит тот факт, что породы, включающие мшанковые рифы, представляют собой тонкозернистые, глинистые образования.

Мшанки принимали также видное участие в образовании палеозойских и мезозойских рифов.

Схема геохронологического распределения мшанок дана на рис. 172.

ГЛАВА X

# ПЛЕЧЕНОГИЕ

Тип *Brachiopoda* (плеченогие) представляет собой совершенно обособленную группу животных, достаточно резко отграниченную от других типов животных.

Мы уже отметили, что эта группа нередко рассматривается как класс, входящий в состав одного типа («молюскообразных» или «червеобразных») вместе с описанными выше мшанками (стр. 127).

Все плеченогие — одиночные животные (колониальных форм совершенно нет). Мягкое тело защищено двустворчатой раковиной, створки которой всегда неодинаковы (рис. 173). Все животные этого типа живут исключительно в морях

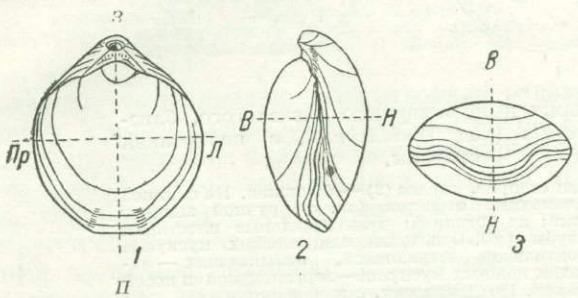



Рис. 173. *Terebratula*.

*1* — со стороны спинной створки; *2* — сбоку; *3* — спереди (со стороны переднего или лобного края); *П—З* — длина; *Пр — Л* — ширина; *В—Н* — толщина. Из Томсона.

Рис. 174. Схема плеченого, прикрепленного с помощью ножки. По Суиннертону.

и ведут бентонный образ жизни. Почти все они относятся к сидячему бентосу. Они обычно прикреплены ко дну или какому-либо подводному предмету с помощью так называемой ножки, которая в виде черешка отходит от заднего конца тела животного (рис. 174). Ножка представляет собой хрящеватый цилиндр, снаружи покрытый роговой оболочкой.

Рассмотрим общую форму раковины одного из представителей брюхоногих (рис. 173). Это животное принадлежит к роду *Terebratula*.

Мы видим, что раковина этого плеченого состоит из двух створок неодинаковой величины. Каждая створка совершенно симметрична, и через раковину можно провести плоскость симметрии, которая пройдет по линии *П-З*. В одной из створок мы видим круглое отверстие. Через это отверстие проходила ножка, с помощью которой животное прикреплялось ко дну. Створка с этим отверстием есть брюшная створка. Другая створка называется спинной. Как мы видим на рис. 173, брюшная створка несколько больше спинной, и часть брюшной, несущая отверстие для ножки, возвышается над спинной в виде некоторого выступа, который называется макушкой, или носиком. Спинная створка тоже имеет макушку, но здесь последняя менее высока и не имеет отверстия. Тот край ра-

ковины, у которого расположены макушки, называется з а д н и м, а противоположный край — п е р е д н и м (лобным). Эти названия, как мы скоро увидим, связаны с расположением внутренних органов животного, а также с положением ротового отверстия. Длина раковины измеряется от переднего конца до заднего (рис. 173[1]), ширина же ее измеряется по линии, перпендикулярной к линии длины и соединяющей крайние точки боковых краев раковины (рис. 173[1]). Толщина измеряется по линии *B—H*, которая проходит от поверхности одной створки к поверхности другой — там, где эти поверхности наиболее отдалены одна от другой (рис. 173[2]).

Следует отметить, что раковины плеченогих обычно изображаются так, что макушка обращена кверху, а передний край — книзу.

У рассматриваемого нами ископаемого длина больше ширины, но бывают случаи, когда ширина раковины больше длины.

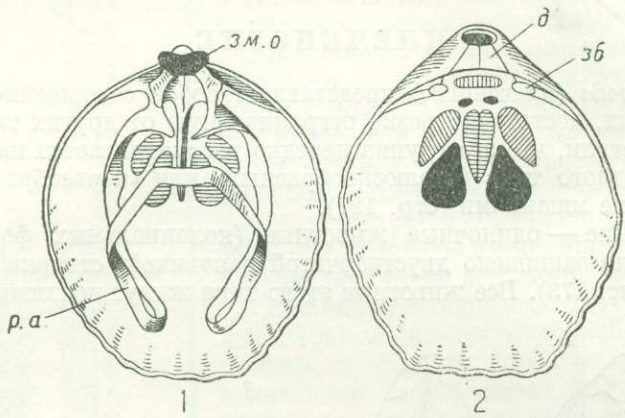



Рис. 175. Створки ныне живущего плеченогого, близкого к *Terebratula* (род *Waldheimia*), с внутренней стороны.

Слева (*1*)—спинная створка, справа (*2*) — брюшная. На спинной створке видны: замочный отросток (*зм. о*); ручной аппарат (*р. а*), петлевидный; на брюшной: дельтидиальные пластинки (*д*) и замочные зубы (*зб*). Отпечатки замыкающих мускулов показаны горизонтальной штриховкой, отмыкающих — зачернены, а отпечатки ножных мускулов—вертикальной и косой штриховкой. По Дэвидсону, с изменениями.

Наружная поверхность раковины у рассматриваемой формы почти гладкая, вернее, она покрыта л и н и я м и, или с т р у й к а м и, н а р а с т а н и я, которые отражают постепенный рост раковины; каждая линия соответствует краям раковины в тот или иной момент роста животного. Некоторые из этих линий выражены резче остальных и соответствуют более или менее заметным перерывам в нарастании.

Если мы обратим внимание на ту часть раковины, где находится круглое отверстие для ножки, то мы увидим, что непосредственно впереди от этого отверстия лежит пара маленьких пластинок (или книзу от него, если мы будем рассматривать раковину ориентированной так, как ее обычно изображают, — макушкой кверху, а передним краем книзу). Это так называемые д е л ь т и д и а л ь н ы е п л а с т и н к и (рис. 175[2]). Часть поверхности брюшной створки, лежащая по обе стороны от дельтидиальных пластинок, более или менее обособлена от остальной наружной поверхности и имеет вид полулунной, удлиненной, узкой площадки; это так называемая а р е я (area). Эта арея слабо выражена у рассматриваемого здесь рода; очень отчетливо она развита, например, у рода *Spirifer* (см. рис. 206).

Заметим себе, что выемка заднего края брюшной створки, занятая дельтидиальными пластинками, называется д е л ь т и р и у м о м. Дельтириум имеет треугольную форму.

Таковы видимые снаружи части раковины нашей теребратулы. Если бы мы раскрыли раковину и рассмотрели бы ее с внутренней стороны, то заметили бы

здесь особые, довольно сложные скелетные образования, очень важные для классификации плеченогих. Эти элементы известкового скелета изображены на рис. 175, но мы рассмотрим их после того, как ознакомимся с основными чертами строения тела у плеченогих вообще.

На рис. 176 дан схематический разрез через тело плеченогого, проведенный по плоскости симметрии. Внутренняя сторона брюшной и спинной створок выстлана мягкой перепонкой, которая называется м а н т и е й; мантия состоит из

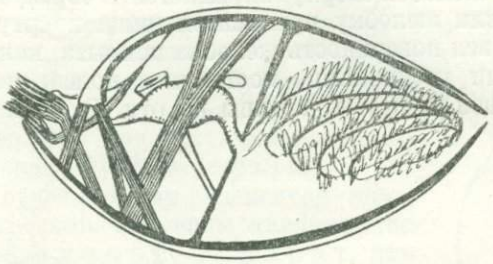


Рис. 176. Схематический разрез плеченогого (по плоскости симметрии).

Передний край — справа, а задний, с ножкой, — слева. Выстилающая раковину изнутри мантия зачернена так же, как и перегородка, отделяющая переднюю, мантийную полость от задней полости, содержащей внутренние органы. В мантийной полости имеются спирально свернутые руки. Рот находится посредине указанной перегородки; он ведет в слепо оканчивающийся пищеварительный канал. Выше рта изображено эллиптической формы сердце. Находящийся за желудком воронковидный орган— одна из почек. Мускулы (ножные и отмыкающие и замыкающие раковину) заштрихованы продольно. По Берри.

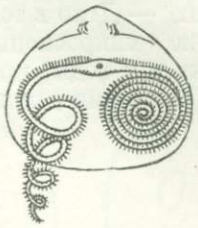


Рис. 177. Спинная створка *Rhynchonella* изнутри. Посредине — рот; по обе стороны от него—руки, из которых одна свернута, а другая раскручена и выступает за край раковины. По Берри.

двух лопастей, соответственно двум створкам раковины, которые она выстилает. Внутренине органы расположены во в н у т р е н н о с т н о й, или в и с ц е р а л ь н о й, полости, т. е. в задней части пространства, заключенного между створками, за особой мягкой перегородкой, которая отходит от внутренней поверхности мантии; эта перегородка отделяет, в виде занавеса, полость, в которой помещаются внутренности, от расположенной кпереди м а н т и й н о й п о л о с т и. В средней части этой перегородки мы видим рот, который ведет в изогнутый пищеварительный канал с расширенным средним отделом — желудком. На нашем рисунке пищеварительный канал оканчивается слепо, т. е. анального отверстия здесь нет. Впрочем, у многих плеченогих имеется анальное отверстие. Над желудком мы видим сердце, изображенное в виде маленького эллипса. По обе стороны от желудка имеется по одной почке. Почка имеет вид воронки, широкий конец которой открывается во внутренностную полость тела, а тонкий — в мантийную полость, несколько ниже ротового отверстия.

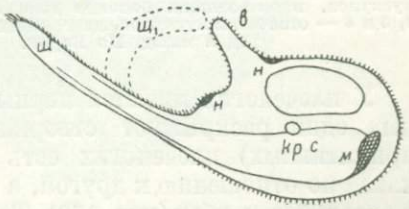



Рис. 178. Поперечный разрез руки плеченогого, сильно увеличено.

*ш* — щупальце; *ш*$_1$ — положение щупальца при замыкании желобка; *в* — выступ руки, противолежащий щупальцу; *н*—нервы; *кр. с*—кровеносный сосуд; *м*—мускул. По Берри.

В мантийной полости у всех плеченогих имеются два спирально свернутых кожистых бахромчатых выроста — так называемые р у к и. Эти руки начинаются по правую и по левую сторону от ротового отверстия, как это показано на рис. 177. Руки служат как для дыхания, так и для собирания пищи. Дело в том, что плеченогие питаются микроскопическими организмами, преимущественно крошечными водорослями. Питаясь столь мелкими частицами, плеченогие нуждаются в приспособлении, позволяющем постоянно поддерживать ток воды, поступающей в мантийную полость, а также, конечно, и обратный ток для вывода воды, переработанной организмом. Эти функции и выполняются руками. На рис. 177 мы видим схему рук представителя рода *Rhynchonella*.

Одна из рук изображена свернутой спирально, а другая вытянута и высовывается из раковины. Верхний край руки покрыт длинными, тесно сидящими щупальцами. На рис. 178 дан схематический и сильно увеличенный поперечный разрез руки плеченого. Мы видим здесь в верхней части длинное щупальце (слева на рисунке) и противолежащий ему сравнительно короткий выступ (*в*) руки. Между щупальцем и выступом имеется желобок. Щупальца могут перегибаться (как это показано на рисунке пунктирной линией), так что своими концами они касаются выступов *в*; при этом желобок сверху закрывается, и образуется своего рода трубка. По этой трубке или желобку приносится пища ко рту. Как это происходит? — Дело в том, что вся поверхность желобка покрыта, как это видно на рисунке, микроскопическими ресничками, постоянное колебание которых производит ток воды, приносящей пищевые частицы ко рту. Руки служат в то же время органами дыхания.

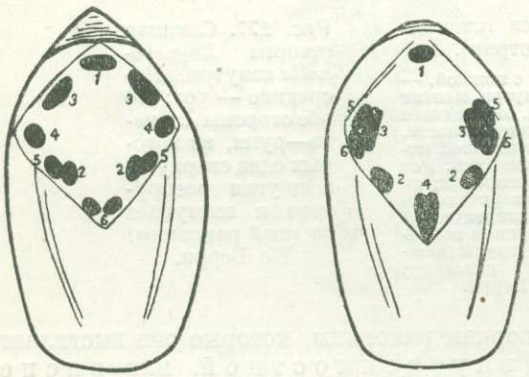


Рис. 179. Отпечатки мускулов на внутренней стороне створок *Lingula*. Слева — брюшная створка; справа — спинная створка.

*1* — отпечатки мускулов, раскрывающих створки; *2*—отпечатки мускулов, закрывающих створки; *3*—отпечатки мускулов, производящих боковые движения створок; *4, 5* и *6* — отпечатки мускулов, двигающих створки вперед и назад. По Берри.

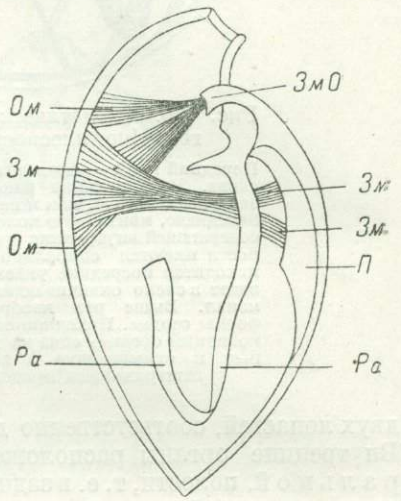



Рис. 180. Мускулы, служащие для замыкания и отмыкания раковины замкового плеченого.

*Ом* — отмыкающие мускулы; *Зм* — замыкающие мускулы; *ЗмО* — замочный отросток; *П* — перегородка; *Ра* — ручной аппарат. По Элерту.

У плеченогих имеются парные и непарные мускулы (рис. 179 и 180), из которых одни раскрывают створки, другие закрывают их. У некоторых (более примитивных) плеченогих есть мускулы, двигающие одну створку вперед и назад по отношению к другой, а также мускулы, двигающие каждую из створок в отдельности вбок (рис. 179). Таким образом, у таких плеченогих створки могут перемещаться одна по отношению к другой вперед и назад, вправо и влево. На рис. 187[3] мы видим изображение раковины, иллюстрирующее такое боковое передвижение створок.

Не для всех плеченогих возможны подобные движения. Они возможны у тех плеченогих, которые не имеют з а м к а, и невозможны у тех, створки которых сочленяются с помощью замка, т. е. з у б о в одной створки и соответствующих этим зубам я м о к другой створки. Зубы и ямки расположены на так называемой замочной пластинке.

Рассмотрим устройство замка. Он обычно состоит в брюшной створке из двух выступов, называемых зубами (рис. 175). В спинной створке этим зубам соответствуют две зубные ямки, расположенные по обе стороны от отверстия для ножек. Зубы брюшной створки входят в зубные ямки спинной. Зубы обычно так плотно входят в зубные ямки, что возможность движения створок значительно ограничивается, и створки нельзя разъединить, не поломав зубов или краев зубных ямок. Вполне естественно, что у замковых плеченогих движения створок огра-

ничиваются открыванием и закрыванием; взаимные перемещения створок вбок или в передне-заднем направлении могут происходить лишь у беззамковых.

У некоторых плеченогих зубы брюшной створки поддерживаются более или менее вертикальными зубными пластинками, которые и делят подмакушечную полость на среднюю и две боковые части (рис. 181[1]). Между зубными ямками в спинной створке наблюдается шишковидный выступ, так называемый замочной отросток, к которому прикрепляются мускулы-отмыкатели раковины (рис. 180, а также рис. 175[1]).

Бывают внутри створок еще другие пластинки, идущие в передне-заднем направлении или косвенно. Они называются перегородками. Наиболее важное значение имеет, как мы увидим, срединная перегородка, которая начинается под макушкой и направляется к переднему краю (стр. 146).

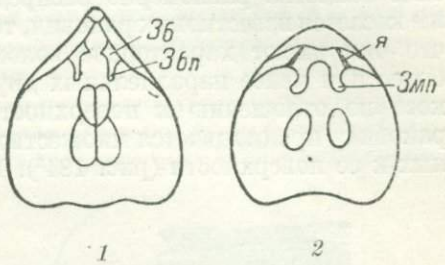



Рис. 181. Створки *Rhynchonella* изнутри.

*1* — брюшная; *2* — спинная; *Зб*—зубы; *Збп*—зубные пластинки; *я* — зубные ямки; *Змп*—ручные крючки. По М. Дэвису.

Очень существенным элементом внутреннего строения раковины является так называемый ручной аппарат, или аппарат ручных поддержек, существующий, впрочем, не у всех плеченогих. Это — скелетные известковые образования, прикрепленные к внутренней стороне спинной створки; они поддерживают руки, с устройством которых мы уже познакомились.

Непосредственно впереди зубных ямок на внутренней стороне спинной створки у многих плеченогих имеется пара коротких, плоских, согнутых, известковых выростов. Это ручной аппарат в его наиболее простой форме. Эти выросты обыкновенно называют crura (единственное число — crus). Мы их назовем здесь по-русски ручными крючками. Вполне понятно, что эти короткие крючки могут поддерживать руки лишь у самого основания последних, близ рта (рис. 181[2]). У других плеченогих ручной аппарат получает более сложное развитие. Он может иметь форму известковой ленты, образующей петлю (рис. 175). В иных

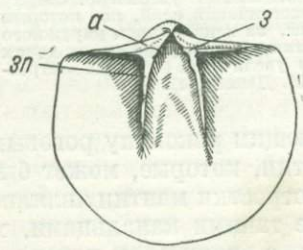



Рис. 182. Схема замка брюшной створки.

*а* — арея; *з* — зубы; *зп* — зубные пластинки. По Козловскому и Штрейсу.

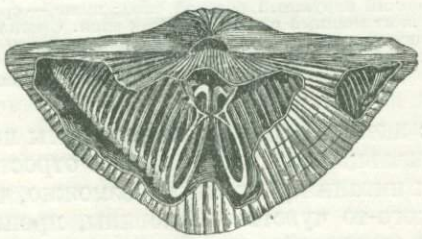


Рис. 183. Раковина *Spirifer*. Спинная створка взломана, и поэтому видны конические спирали известкового ручного аппарата. По Дэвидсону.

случаях ручной аппарат, начинаясь ручными крючками, далее образует две длинные, симметрично расположенные спиральные ленты (рис. 183).

Такова в общих чертах морфология раковины плеченогих.

По химическому составу раковины можно различать две группы плеченогих. У представителей первой группы раковины бывают известково-роговые и состоят преимущественно из рогового вещества и фосфорнокислой извести. Формы, составляющие вторую группу, имеют известковые раковины, состоящие, главным образом, из углекислой извести.

По анализам раковин нынешних плеченогих известково-роговые раковины содержат 25—40 частей органического вещества на 100 частей неорганического вещества; при этом из неорганических составных частей на долю фосфорнокис-

лого кальция приходится 75—92%. Анализ же известковых раковин обнаружил лишь 1—3,5 части органического вещества на 100 частей неорганического; углекислый кальций составляет здесь 88,5—98,5% всех неорганических веществ, в то время как фосфорнокислый кальций присутствует в виде следов или в количестве менее 1%. Эти анализы показывают, что две группы плеченогих существенно отличаются друг от друга в физиологическом отношении по характеру химических реакций, происходящих при построении скелета. Как мы увидим далее, известково-роговые раковины развиваются у относительно примитивных плеченогих, лишенных замка. Роговое вещество и фосфорнокислая известь образуют в одних случаях чередующиеся друг с другом слои (рис. 184[1]); в других случаях неорганические вещества равномерно распределены в общей массе рогового материала. Что же касается известковых раковин, то микроскопическое исследование их показало, что они имеют характерное волокнистое строение, зависящее от присутствия более или менее параллельных друг другу тонких известковых призм, стоящих косо по отношению к поверхности раковины. При этом у многих плеченогих раковина пронизывается множеством канальцев, более или менее перпендикулярных к ее поверхности (рис. 184[2]). Наружные отверстия этих канальцев не сооб-

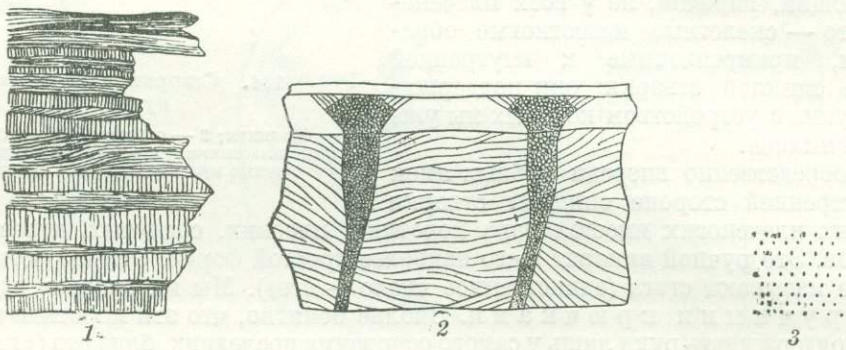



Рис. 184. Микроскопическое строение раковин плеченогих.

*1* — поперечный разрез створки *Lingula anatina*, показывающий чередующиеся слои рогового вещества и минерального (вертикальная штриховка); *2*—поперечный разрез стенки раковины замкового плеченогого (*Magellania*); сильно увеличено. Сверху тонкий наружный роговой слой; ниже — средний, пластинчатый слой, под которым лежит мощный призматический слой. Стенка раковины, за исключением наружного рогового слоя, пересекается поперечными канальцами (на рисунке — два таких канальца), *3* — поверхность теребратулы при сильном увеличении («точечное» строение). По Дэвидсону (*1*), Кингу (*2*) и М. Дэвису (*3*).

щаются с внешней средой: они закрыты покрывающим раковину роговым слоем. В эти канальцы проникали тонкие отростки мантии, которые, может быть, служили для питания раковины. Возможно, что эти отростки мантии являлись органами какого-то чувства. Раковины, пронизанные такими канальцами, характеризуются «точечной» наружной поверхностью, т. е. наружная поверхность их при рассматривании под лупой кажется покрытой правильно расположенными точками (рис. 184[3]). У других плеченогих подобные канальцы отсутствуют.

Плеченогие, как мы уже знаем, — морские животные, почти всегда неподвижно прикрепленные ко дну. Мы знакомы с их приспособлением к такому образу жизни в отношении питания. «Сидячие» морские животные могут получать обильную пищу обычно лишь в виде мельчайших пищевых частиц, преимущественно в виде микроскопических планктонных водорослей. Мы уже знаем, как плеченогие собирают эти пищевые частицы с помощью своих рук.

Другое очень важное приспособление плеченогих к сидячему образу жизни мы видим в устройстве их раковины. Прежде всего прикрепленному животному весьма полезен прочный наружный скелет — панцырь — для защиты от врагов, от которых оно не может спастись бегством. Эта защита у плеченогих осуществляется очень целесообразно устроенной раковиной, которая обычно плотно и прочно закрывается, особенно у форм, имеющих замок.

Нетрудно понять, что плеченогие при их прикрепленном образе жизни и свойственном им способе питания не нуждаются во многих органах, которые

необходимы для других животных: так, им не нужны органы хватания, не нужны челюсти для разгрызания добычи, бесполезны органы плавания, а также органы таких чувств, как зрение и слух, столь необходимые для нектонных животных, которым эти органы помогают спасаться бегством от хищников и отыскивать добычу.

Ныне живущих видов известно несколько сотен; большинство из них близко к *Terebratula*; существует немного десятков видов, близких к упомянутой уже нами *Rhynchonella*, а также небольшое число форм, относимых к группе *Strophomenacea* (стр. 142). Наконец, имеется несколько десятков ныне живущих видов из беззамковых плеченогих.

Как размножаются плеченогие? Они не размножаются бесполым путем; единственный способ размножения у них — половой. Иногда в одной и той же особи развиваются и женские и мужские половые клетки: однако более многочисленны в нынешней фауне раздельнополые виды.

Из яйца выходит микроскопическая личинка, покрытая колеблющимися ресничками. Очень скоро личинка прикрепляется и начинает выделять створки раковины. Только благодаря существованию стадии свободно плавающей личинки плеченогие имеют возможность распространения за пределами участков дна, заселенных их родителями. Но плавают личинки сравнительно недолго и прикрепляются часто на небольшом расстоянии от материнской особи; поэтому-то виды плеченогих встречаются обычно большими «стадами», густо заселяющими отдельные участки.

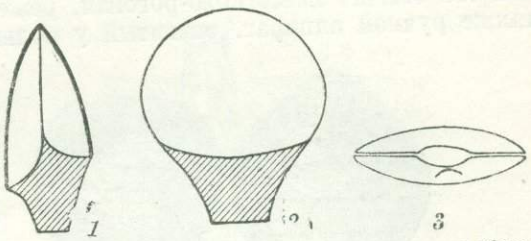


Рис. 185. Схема строения одного из наиболее примитивных плеченогих (*Rustella*) из нижнего кембрия.

*1* — вид сбоку; слева — брюшная створка, справа — спинная; ножка заштрихована; *2* — вид со спинной стороны; *3* — задний край. По Берри.

Прикрепившаяся личинка выделяет две тоненькие роговые створки первичной раковинки, которая имеет вид тонкой пленки. Эта первичная раковинка (или протегулум) имеет ту же общую форму, как и взрослые раковины некоторых самых примитивных и древних форм (рис. 185). Это сходство, очевидно, является подтверждением биогенетического закона, который был уже пояснен на нескольких примерах в предыдущих главах. Первичная раковинка у взрослых раковин не сохраняется, но у молодых особей даже в ископаемом состоянии нередко бывают заметны следы ее на раковине. После образования первичной раковинки дальнейшее нарастание происходит по краям последней, кнаружи от нее, концентрически; при этом образуются тонкие линии нарастания. Расположение этих линий нарастания показывает, что раковина у большинства плеченогих быстрее всего нарастает на переднем своем краю, а на заднем краю она почти не растет. Линии нарастания концентрическими кольцами окружают макушку. По мере роста раковины нередко изменяется форма ее, изменяется и характер поверхности: например, появляются гребни или ребра, которые в дальнейшем могут изменяться или совсем исчезать. Все эти стадии сохраняются на раковине. Таким образом, линии нарастания позволяют проследить историю развития особи и выяснить, насколько эта история повторяет историю развития вида.

Надо, однако, иметь в виду, что раковина не во всех своих частях может увеличиваться нарастанием концентрических полос. Взгляните, например, на петлеобразный ручной аппарат некоторых плеченогих (рис. 175). Ясно, что раз образовавшаяся петля не может нарастать таким способом и сохранять форму петли. По мере роста раковины должно повторяться неоднократно рассасывание и выделение петли. Таким образом, петля взрослого плеченогого не дает представления об истории роста петли. Для изучения последовательных стадий роста этой последней необходимо иметь раковины особей одного и того же вида различных возрастов — молодых и взрослых.

Все животные типа плеченогих настолько близки друг к другу по строению тела, что удобнее всего считать их принадлежащими к одному и тому же классу,

который, таким образом, оказывается единственным классом данного типа. Мы уже говорили о том, что плеченогих можно разделить по присутствию и отсутствию замка на две большие группы. Соответственно этому класс плеченогих издавна делился на два подкласса: подкласс б е з з а м к о в ы х, *Inarticulata*, и подкласс з а м к о в ы х, *Articulata*.

Мы уже знаем важнейшие признаки, по которым отличаются друг от друга эти два подкласса плеченогих. Первый из этих признаков — химический состав и микроскопическое строение раковины (у беззамковых раковина чаще всего известково-роговая с высоким содержанием фосфорнокислой извести, а у замковых — известковая, состоящая, главным образом, из углекислой извести). Второй признак — присутствие у замковых замка с двумя симметрично расположенными зубами в брюшной створке и с двумя соответствующими им зубными ямками в левой створке (у беззамковых замка нет, и створки, помимо открывания и закрывания, могут производить некоторые движения одна по отношению к другой, по плоскости, разделяющей створки).

**Подкласс Inarticulata (беззамковые).** К этому подклассу относятся многие древнейшие и наиболее примитивные формы плеченогих. Раковина у представителей его обычно известково-роговая, реже известковая. Замка нет. Отсутствует также ручной аппарат, развитый у большинства замковых.

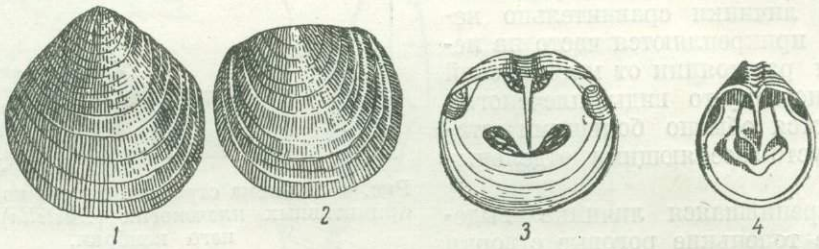



Рис. 186. *Obolus Apollinis*. Нижний силур. Увеличено.

*1* — наружный вид брюшной створки; *2* — наружный вид спинной створки; *3* и *4* — брюшные створки с внутренней стороны. По М. Павловой (*1* и *2*) и Яковлеву (*3* и *4*).

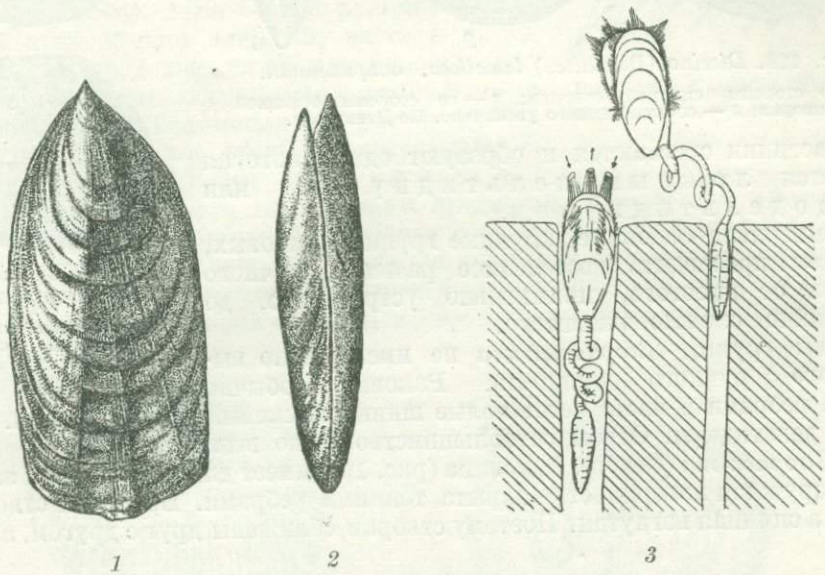
У наиболее примитивных форм этого подкласса ножка проходит между задними краями створок, где раковина образует некоторое зияние (рис. 185 и 186). Настоящего дельтириума, т. е. выемки заднего края, служащего для прохождения ножки, брюшная створка еще не имеет.

Одним из древних родов является род *Obolus* (средний кембрий — нижний силур). Круглая или овальная известково-роговая раковина (рис. 186) гладка. Обе створки имеют арею, которая более значительна на брюшной створке. Арея лежит в плоскости, разделяющей створки. Посредине ареи брюшной створки имеется желобок для ножки, идущей от замочного края к макушке. Судя по положению ареи («вертикальной») и ножки, можно думать, что при жизни раковина занимала обычно вертикальное положение (по отношению к поверхности дна или того подводного предмета, где животное жило).

У представителей рода *Lingula*, в широком смысле слова (силур — ныне), известково-роговая раковина значительно длиннее (рис. 187). Удлиненные тонкостенные створки ее почти одинаковы, брюшная лишь немного длиннее спинной (рис. 187[2]). Сильно редуцированная арея вертикальна; соответственно этому ныне живущие лингулы обычно занимают вертикальное положение в илу, куда они зарываются своей ножкой. По образу жизни лингулы отличаются от остальных плеченогих: они ведут не прикрепленный, а «свободный» роющий образ жизни, в связи с которым раковина стала почти равностворчатой. Нога у них превратилась из органа прикрепления в роющий орган. На рис. 187[3] изображены две особи, из которых одна передней своей частью немного выдается над поверхностью дна из своей вертикальной норки. Створки немного приоткрыты. Мантия со щетинками, которые имеются на краю ее, образует как бы три трубки, или желобовидные складки, из которых средняя служит для удаления воды из мантийной полости, а две боковые — для введения туда воды. «Вводные» желобки

лежат как раз против рук, к которым они и направляют свежую воду. Руки просвечивают сквозь тонкую стенку створок. Раковина другой особи изображена вне норки, в которой помещается нога. Положение створок этой особи показывает, что каждая створка может несколько поворачиваться относительно другой в плоскости их смыкания.

Род *Lingula*, существующий от нижнего силура до нашего времени, представляет пример относительно мало изменяющихся животных. Но никак нельзя думать, что он совершенно не изменился за все время своего существования. Консервативность общей формы раковины в данном случае объясняется, повидимому, тем, что лингулы вели и ведут почти один и тот же образ жизни, для которого раковина их очень хорошо приспособлена. Далее мы увидим, что некоторые двустворчатые моллюски, зарывающиеся в осадках дна и занимающие там верти-



*1* *2* *3*

Рис. 187. *Lingula*.

*1* — *Lingula unguis*, современная, брюшная створка; *2* — то же, раковина сбоку, увел.; *3* — ныне живущая *Lingula*; стрелками показаны направления токов воды. По Дэвидсону (*1* и *2*) и Берри (*3*).

кальное положение (*Solen*, *Dreissensiomya*, см. стр. 174 и 184), тоже имеют длинную раковину, которая при этом обычно также тонкостенна, так как животное, скрытое в осадках, относительно мало нуждается в панцыре для защиты от врагов.

От примитивных форм подкласса развивались те беззамковые, у которых имеется отверстие для ножки, находящееся, однако, не на заднем краю брюшной створки (как дельтириум у замковых), а на некотором расстоянии от этого края, ближе к макушке.

У рода *Schizotreta* (силур) и у близкого к нему ныне живущего рода *Discina* (рис. 188) макушка брюшной створки занимает почти центральное положение. Щелевидное отверстие для ножки тянется от макушки к заднему краю раковины, до которого оно, однако, не доходит. У *Discina* ножка перпендикулярна к плоскости смыкания створок.

Род *Crania* (нижний силур — ныне). Представители этого рода имеют уже известковую раковину (рис. 189 и 190). Ножки у них нет, и раковина прирастает к посторонним предметам своей брюшной створкой. На внутренней стороне каждой из створок края створок образуют плоскую широкую кайму. Две пары больших отпечатков мускулов резко очерчены и расположены так, что внутренняя сторона каждой створки несколько напоминает человеческий череп. Брюшная створка у краний прирастает к посторонним предметам либо почти всей своей наружной стороной, либо лишь макушкой, как видно на нашем рисунке.

**Подкласс Articulata (замковые).** Представители этого подкласса характеризуются более или менее совершенным развитием замкового аппарата. Раковина у них всегда известковая. Присутствует дельтириум, который более или менее

закрывается известковыми пластинками. У одних, более примитивных замковых, дельтириум закрывается одной пластинкой, так называемым дельтидиумом, который выделяется ножкой. У остальных же замковых дельтириум суживается или закрывается парой пластинок, которые называются дельтидиальными (рис. 175[2]) и выделяются брюшной лопастью мантии. Иногда дельтидиальные пластинки срастаются и образуют одну, которая называется ложным дельтидиумом, или псевдодельтидиумом.

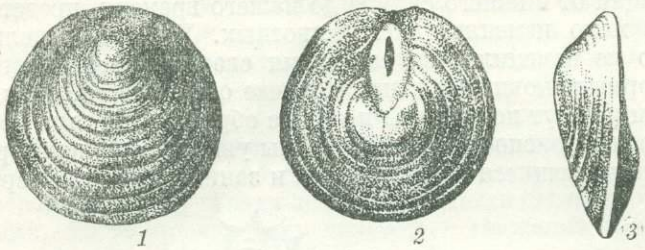


Рис. 188. *Discina* (*Discinisca*) *lamellosa*, современная.

*1* — со стороны спинной створки; *2* — со стороны брюшной створки; *3* — сбоку. Немного увеличено. По Дэвидсону.

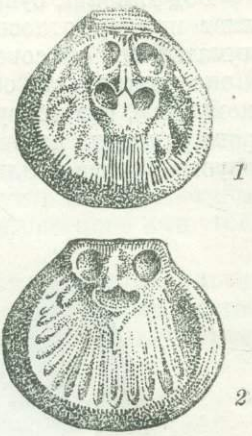


Рис. 189. *Crania parisiensis*. Верхний мел.

*1* — брюшная створка; *2* — спинная створка. Увеличено. По Дэвидсону.

Рассматривая основные, крупные группы замковых, мы можем проследить постепенное развитие ручного аппарата от простого, примитивно устроенного, до чрезвычайно сложно развитого.

Формы группы *Strophomenacea* не имеют ясно выраженного ручного аппарата. Раковина обычно покрыта ребрами и часто несет полые шипы. Замковый край длинный. Обычно имеется дельтидиум. Огромное большинство жило в палеозое.

Род *Strophomena* (силур). Раковина (рис. 191) имеет длинный прямой замочный край. Наружная поверхность покрыта тонкими ребрами. Брюшная створка выпуклая, а спинная вогнутая. Поэтому створки сближены друг с другом, а полость

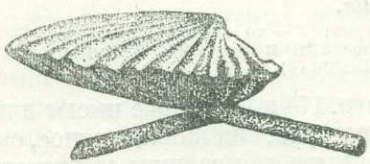


Рис. 190. *Crania egnabergensis*. Верхний мел. Раковина приросла к постороннему предмету лишь макушкой брюшной створки. Увеличено. По Дэвидсону.

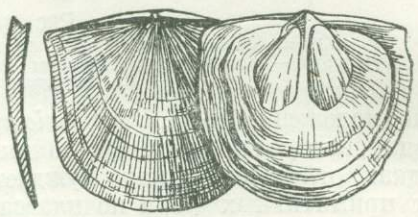


Рис. 191. *Strophomena expansa*. Силур. По Ниверсону.

раковины узка. Обе створки имеют арею. Дельтириум покрыт дельтидиумом. На брюшной створке между двумя большими мускульными отпечатками лежит срединная перегородка.

Род *Chonetes* (силур —пермь). Раковина (рис. 192), вытянутая в ширину, небольшая, полукруглая, вогнуто-выпуклая (брюшная створка выпуклая, спинная

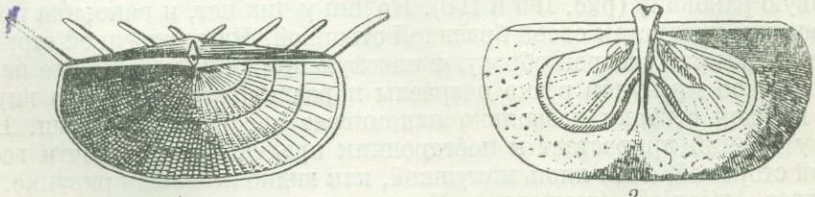


Рис. 192. *Chonetes striatella*. Верхний силур. × $1^1/_2$.

*1* — со стороны спинной створки; *2* — внутренняя сторона спинной створки. По Циттелю.

слабо вогнутая). Замковый край прямой, длинный. Обе створки имеют арею. Имеется дельтидиум. Верхний (собственно, задний) край ареи брюшной створки усажен рядом веерообразно расходящихся полых шипов, которые, повидимому, служили для задерживания раковины на одном месте, как своего рода якорь (рис. 193). Спинная створка с раздвоенным замковым отростком. Брюшная створка имеет два зуба и срединную перегородку. На внутренней стороне спинной створки видны изогнутые пластинки, которые представляют слабо развитый ручной аппарат и ограничивают так называемые «почковидные отпечатки».

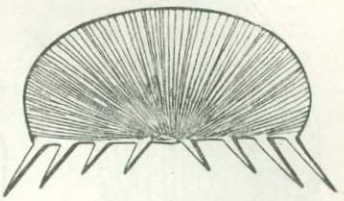


Рис. 193. *Chonetes*. Шипы, повидимому, служили в качестве «якоря». По Берри.

Род *Productus* (редко в верхнем девоне, обычно в карбоне и перми). Брюшная створка выпуклая, спинная либо вогнутая, либо плоская. Макушка большая (рис. 194). Арея обычно рудиментарная. Замочный край обычно длинный, часто с двумя крыловидными продолжениями, или ушками. Наружная поверхность обыкновенно радиально- и концентрически-струйчатая или складчатая. На ней имеются длинные полые шипы (преимущественно на брюшной створке). Эти шипы служили для прикрепления раковины к посторонним предметам, причем они иногда охватывали эти предметы, обрастали их. Замок состоит лишь из замочного отростка спинной створки (рис. 194[2]); зубов обыкновенно нет. Имеется слабо развитый ручной аппарат, представленный изогнутыми пластинками, приросшими к внутренней поверхности спинной створки и ограничивающими «почковидные отпечатки» (рис. 194[5]).

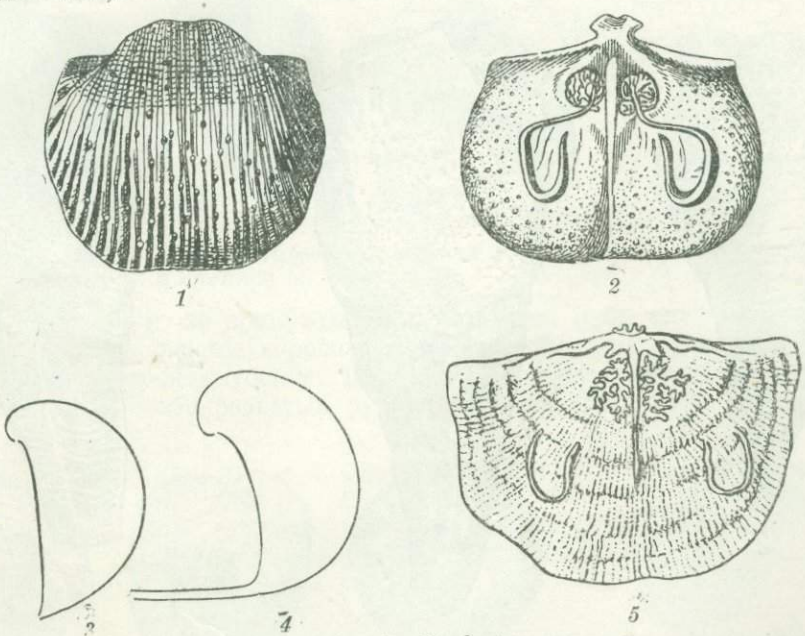


Рис. 194. *Productus*.

*1* — *Productus semireticulatus* (карбон), в естественную величину; *2* — *Productus horridus*, внутренняя сторона спинной створки (пермь); *3* и *4* — схемы разрезов по плоскости симметрии у различных видов; *5* — *Productus cora*, внутренняя сторона спинной створки. По Циттелю (*1* и *2*), П. Шмидту (*3* и *4*) и Иванову (*5*).

Род *Teguliferina* (карбон). Раковина неправильной и непостоянной формы (рис. 195). Макушечная часть сужена. На наружной поверхности преобладает концентрическая скульптура. На брюшной створке имеются полые иглы, рассеянные по ее поверхности. Макушка брюшной створки вытянутая, нередко с площадкой, которой раковина прикреплялась к подводным предметам. С внутренней стороны брюшной створки на ее краю имеются иглообразные выросты. Спинная створка плоская или слабо вогнутая, очень тонкостенная, с узкой, вытянутой

в шейку, задней частью. Имеется замочный отросток, от основания которого идет длинная срединная перегородка.

К *Strophomenacea* относится весьма своеобразный род *Richthofenia* (пермь), у которого брюшная створка прирастала, имея форму высокого, немного согнутого конуса, и была очень похожа на одиночный коралл из отряда четырехлучевых (рис. 196). Спинная створка была развита в виде крышки. Отмеченное сходство со многими одиночными четырехлучевыми кораллами так велико, что некоторые исследователи относили рихтгофению к четырехлучевым кораллам. Но изучение строения раковины не оставляет никаких сомнений в том, что перед нами плеченогое. В нижней, ближайшей к основанию, части брюшной створки имеются поперечные перегородки, которые напоминают днища кораллов. Раковина покрыта снаружи толстым известковым слоем; по удалении этого толстого покровного слоя можно видеть брюшную створку с высокой треугольной ареей и толстым дельтидиумом, а также маленькую спинную створку, имеющую вид крышечки. Полость раковины («ячейка») покрыта губчатым ситовидным известковым образованием с очень крупными порами, через которые внутрь ячейки проникала вода.

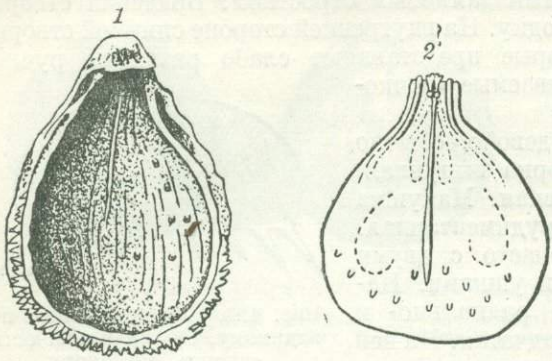



Рис. 195. *Teguliferina rossica*. Средний карбон.

*1* — внутренняя поверхность брюшной створки; *2* — внутренняя поверхность спинной створки. × 2. По А. П. Иванову.

Замечательное сходство рихтгофении с четырехлучевыми кораллами выработалось вследствие приспособления к одинаковым условиям существования: предки рихтгофении,

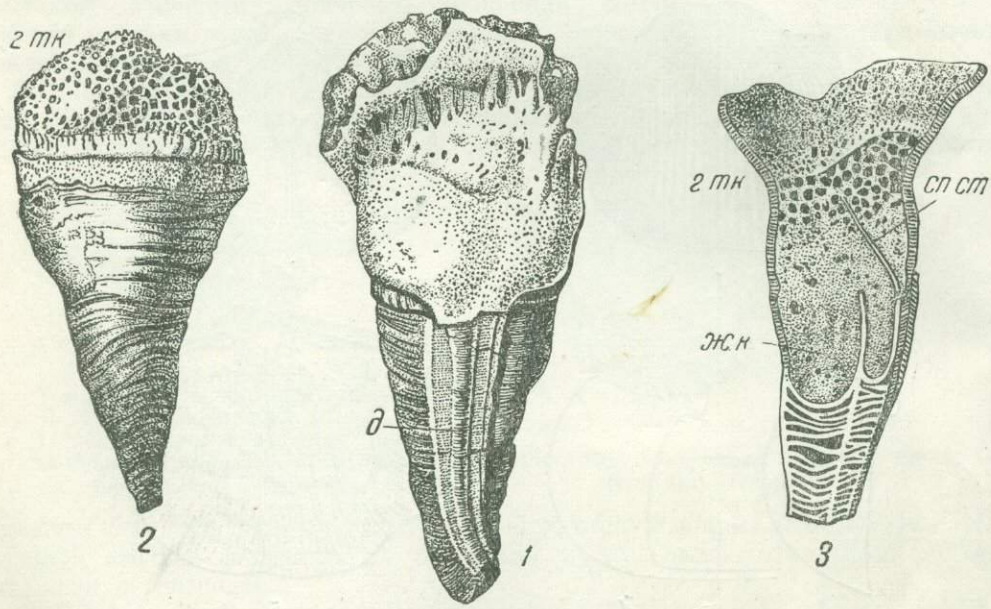



Рис. 196. *Richthofenia communis*. Пермь.

*1* — со стороны дельтидиума брюшной створки; *2* — с противоположной стороны (без покровного известкового слоя, видного на *1*); *3* — продольный разрез по плоскости симметрии; *г. тк.* — губчатая ткань; *д* — дельтидиум; *сп. ст.* — спинная створка; *ж. к.* — жилая камера; По ди Стефано.

«нормальные» плеченогие, совершенно неподвижно прикреплялись ко дну, а для таких животных весьма полезным приспособлением является высокая конусовидная форма брюшной створки, позволяющая животному значительно подняться над дном. Аналогичные приспособления мы уже видели не только у кораллов, но и у других неподвижно прикрепленных животных (например, у губок, имеющих стебель).

Род *Strophalosia* (карбон — пермь). Брюшная створка выпуклая, спинная — вогнутая или плоская (рис. 197). Наружная поверхность густо покрыта множеством полых шипов. Обе створки имеют арею. Арея брюшной створки дости-

гает значительной высоты. Замок состоит из двух зубов в брюшной створке и замочного отростка в спинной. Так как раковина прирастала прямо своей стенкой, особенно часто макушкой, то на раковине оставался след такого прикрепления (рубец).

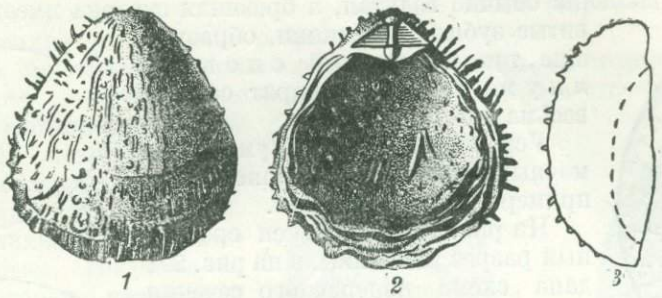



Рис. 197. *Strophalosia Goldfussi*. Верхняя пермь.
*1* — с брюшной стороны; *2* — со спинной стороны; *3* — сбоку.
По Гейницу.

Род *Orthis* (силур — карбон). Раковина (рис. 198) более или менее круглая или овальная; наружная поверхность покрыта радиальными струйками или ребрышками. Створки более или менее выпуклы, но спинная иногда почти плоская или даже вогнутая. Арея хорошо развита в обеих створках. Обычно есть

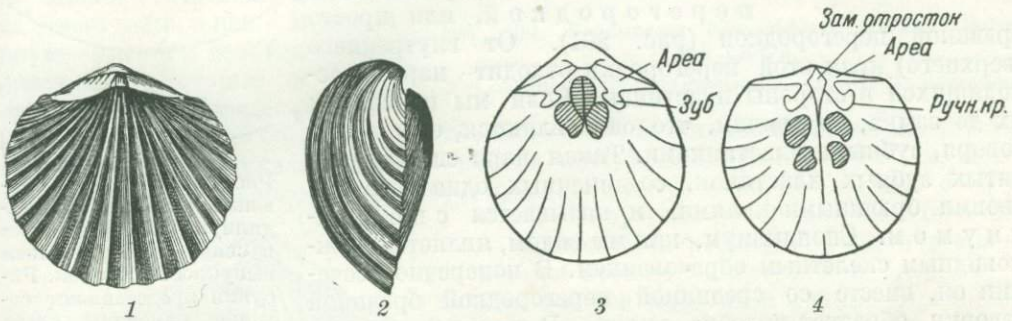



Рис. 198. *Orthis*. *1* и *2* — *Orthis calligramma*, нижний силур; *3* и *4* — внутренняя сторона брюшной (*3*) и спинной (*4*) створок. По М. Павловой и М. Дэвису.

открытый дельтириум, не прикрытый дельтидиумом. Зубы имеют значительную величину и поддерживаются хорошо развитыми зубными пластинками. Зубные ямки спинной створки глубокие. В спинной створке наблюдаются короткие ручные крючки — слабо развитый ручной аппарат. Отсутствие дельтидиума и

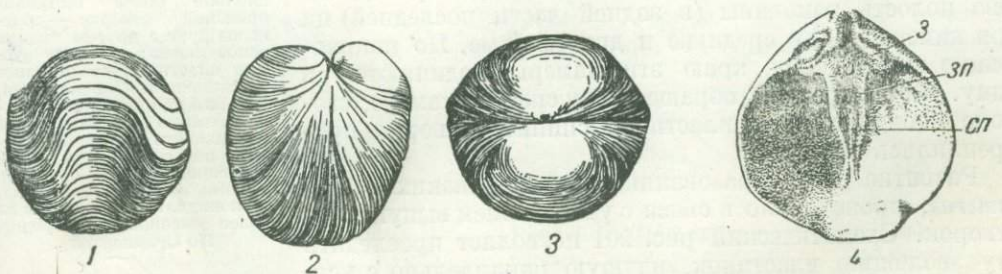



Рис. 199. *Porambonites*. Нижний силур. $\times 1^1/_2$
*1* — *Porambonites aequirostris*, вид спереди; *2* — вид сбоку; *3* — вид сзади; *4* — *Porambonites Schmidtii*, брюшная створка; *з* — зубы, *з. п.* — зубные пластинки; *сп* — срединная перегородка. По Циттелю (*1*, *2*, *3*) и Голлу и Кларку (*4*).

присутствие ручных крючков отличают род *Orthis* и близкие к нему формы от остальных представителей группы *Strophomenacea*.

Род *Porambonites* (нижний силур). Раковина (рис. 199) почти шаровидно вздутая; обе створки сильно выпуклые, мало отличающиеся друг от друга по величине. Поверхность покрыта радиальными рядами крошечных («точечных») ямок.

В брюшной створке вдоль слабо выраженной, низкой срединной перегородки тянутся зубные пластинки. В спинной створке имеется пара аналогичных пластинок.

Группа *Pentameracea* объединяет палеозойские формы, у которых замочный край короток, раковина обычно вздутая, а брюшная створка имеет сильно развитые зубные пластинки, образующие так называемый спондилиум. Ручной аппарат обычно весьма слабо развит.

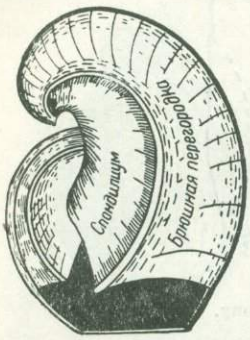



Рис. 200. Схема внутренних пластинок *Pentamerus* в разрезе по плоскости симметрии. По Холлу.

Устройство спондилиума и замочных пластинок мы поясним на примере рода *Pentamerus*.

На рис. 200 изображен срединный разрез раковины, а на рис. 201 дана схема поперечного сечения обеих створок. В брюшной створке мы видим большую срединную пластинку, которая тянется от макушечной области вперед, не доходя, однако, до переднего края створки. Эту пластинку мы назовем срединной брюшной перегородкой, или просто брюшной перегородкой (рис. 201). От внутреннего (верхнего) края этой перегородки отходит пара расходящихся в стороны пластинок. Если мы проследим их до замка, то увидим, что они являются, собственно говоря, зубными пластинками. Такая пара сильно развитых зубных пластинок, соединенных одна с другой своими брюшными краями, и называется спондилиумом. Спондилиум, как мы видим, является ложковидным скелетным образованием. В поперечном сечении он, вместе со срединной перегородкой брюшной створки, образует подобие вилки. В спинной створке имеются аналогичные образования. Вместо срединной перегородки здесь мы видим пару симметрично расположенных перегородочных пластинок. От каждой из этих двух пластинок отходит навстречу соответствующей половинке спондилиума особая пластинка. В общем, спондилиум и пластинки спинной створки делят всю полость раковины (в задней части последней) на три камеры: одну среднюю и две боковые. По направлению к переднему краю эти камеры соединяются в одну. На внутренней, обращенной к средней камере, стороне спондилиума и пластинок спинной створки прикреплялись мускулы.

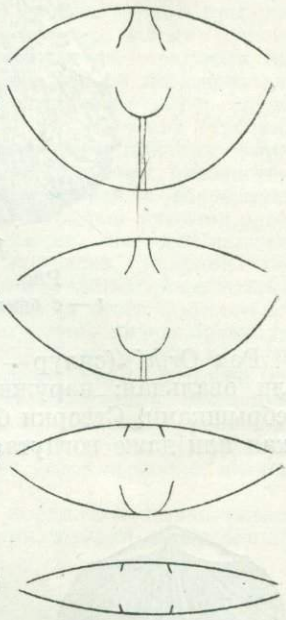



Рис. 201. Схема, поясняющая развитие спонидилиума и перегородки в связи с возрастанием выпуклости створок. Рисунки представляют сечение раковины слева направо, по линии наибольшей ширины. Внизу — брюшная створка; вверху — спинная.

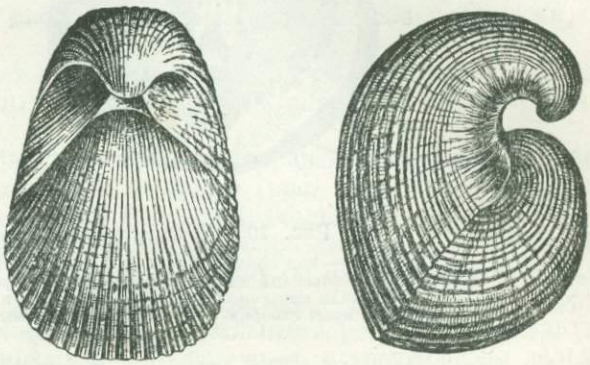
*1* — на довольно плоской еще брюшной створке видны две зубные пластинки; *2* — эти зубные пластинки на несколько более выпуклой брюшной створке — сближены друг с другом своими основаниями; *3* — обе зубные пластинки соединились в ложковидный спондилиум, который не примыкает непосредственно к внутренней поверхности створки, а лежит на особой срединной перегородке; *4* — брюшная створка еще более выпукла, и спонидилиум нахсдится на более высокой перегородке. По Суиннертону.

Развитие этих образований у форм, близких к *Pentamerus*, происходило в связи с увеличением выпуклости створок. Схематический рис. 201 позволяет проследить эту эволюцию пластинок, идущую параллельно с усиливающейся вздутостью раковины. На рис. 201[1] мы видим простые зубные пластинки в брюшной створке. Далее брюшные края этих пластинок соединяются друг с другом (рис. 201[2]), образуя спондилиум, который несет мускульные отпечатки.

Возникшая в то же время срединная перегородка поддерживает спондилиум. На внутренней поверхности спинной створки появляются пластинки, которые, подобно спондилиуму, несут мускульные отпечатки. Иногда каждая из этих пластинок поддерживается особой перегородкой, как мы видим это на рис. 201[4].

Род *Pentamerus* (в широком смысле) встречается в силуре и девоне (рис. 202). Макушки обеих створок сильно загнуты; макушка брюшной створки значительно выдается над спинной; брюшная створка большая и сильно вздутая. Раковина часто достигает значительной величины. Наружная поверхность у типичных пентамерусов гладкая, но у близкого рода *Conchidium* (верхний силур) имеется резко выраженная радиальная ребристость (рис. 202[2]).

Теперь мы приступим к ознакомлению с группами, у которых всегда имеется ручной аппарат, дельтидиум же более или менее закрывается парными дельтидиальными пластинками (а не дельтидиумом), которые выделяются задней частью брюшной лопасти мантии, а не ножкой. Эти дельтидиальные пластинки иногда, впрочем, соединяются в одну, которая называется псевдодельтидиумом.

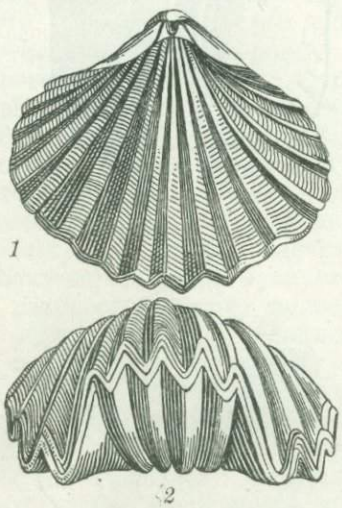


*1* *2*

Рис. 202. *Pentamerus* (*Conchidium*) *Knighti*. Верхний силур.

*1* — со стороны спинной створки; *2* — сбоку. По Дэвидсону.

Группа *Rhynchonellacea* объединяет формы, характеризующиеся присутствием ручных крючков (рис. 181 и 203). Наружная поверхность раковины не бывает точечной: раковина не имеет канальцев. В дельтириуме имеются дельтидиальные пластинки, которые ограничивают отверстия для ножки (рис. 204). Замковый край обычно короткий, изогнутый. На спинной створке обычно бывает срединная выпуклая складка — выступ, иногда называемый с е д л о м, которой на брюшной створке соответствует срединное углубление, называемое с и н у с о м. Наружная поверхность гладкая или с радиальными ребрами. Зубы поддерживаются зубными пластинками (рис. 181). Прежде все виды этой группы причислялись к одному роду *Rhynchonella*. Теперь этот род разделен на ряд родов, но в геологической литературе родовое название *Rhynchonella* обычно употребляется в старом, широком смысле (рис. 203).



*1*

*2*

Рис. 203. *Rhynchonella quadriplicata*. Средняя юра.

*1* — со стороны спинной створки; *2* — со стороны переднего края. По Циттелю.

Группа *Terebratulacea* характеризуется петлеобразным ручным аппаратом. Род *Terebratula* (триас — ныне), с которым мы несколько познакомились в начале этой главы, имеет обычно гладкую раковину с точечной поверхностью (рис. 173 и 184[2]). Круглое отверстие для ножки отодвинуто назад, на самую макушку, и дельтидиальные пластинки не ограничивают его с боков (рис. 175). Род этот понимался прежде в очень широком смысле; к нему относили формы, значительно отличающиеся друг от друга по длине ленты, образующей ручной аппарат, и по другим признакам. В настоящее время из этого рода выделены многочисленные новые роды.

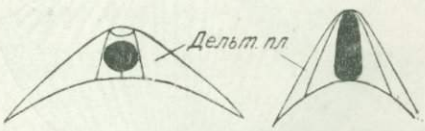



Рис. 204. Дельтидиальные пластинки (*дельт. пл.*) у ринхонелл. Из книги М. Дэвиса.

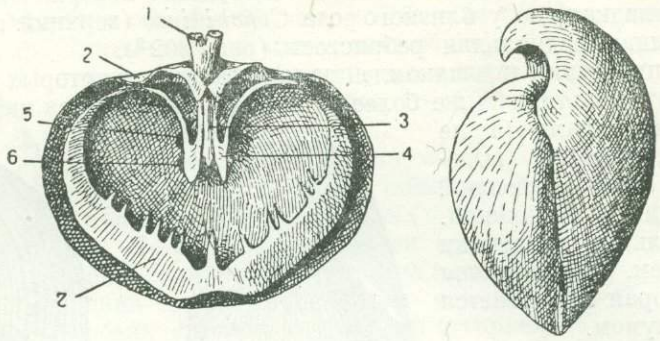



Рис. 205. *Stringocephalus*. Средний девон.

Справа — вид сбоку; Слева — спинная створка изнутри. Видны: разделенный на две ветви замочный отросток *1*, зубная ямка *2*, срединная перегородка *3*, ручной аппарат в виде ленты, сопровождающий края створки *4* и *7*; и отпечатки замыкающих мускулов *5* и *6*. По Абелю.

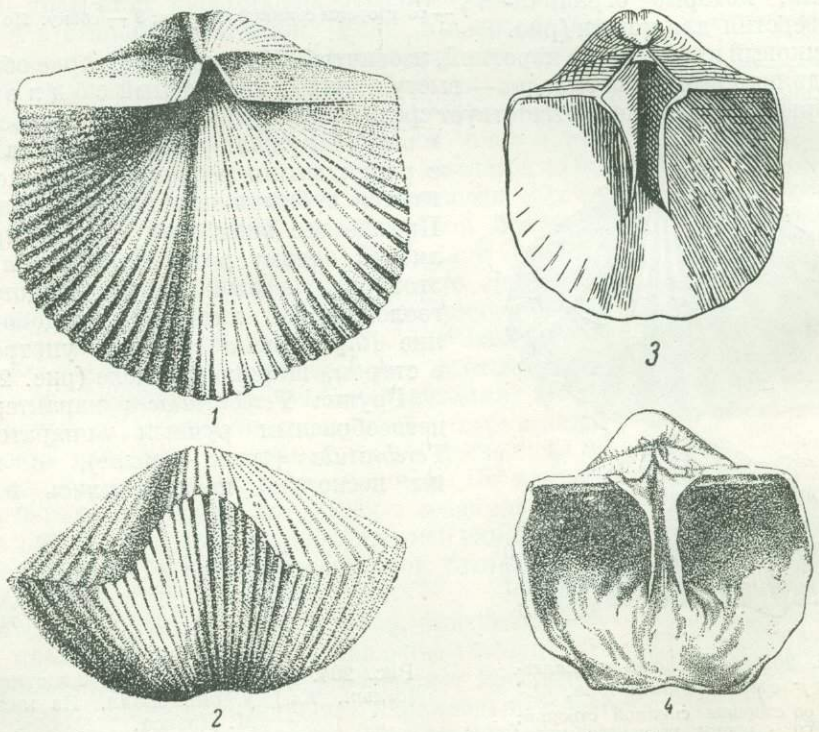



Рис. 206. *Spirifer* (*Choristites*). Средний карбон.

*1* — *Choristites* со стороны спинной створки; *2* — то же, спереди; *3* — внутренняя сторона брюшной створки; *4* — *Choristites Sowerbyi*, внутренняя сторона брюшной створки, где видно, что зубные пластинки пересекают мускульные отпечатки. На фиг. 3 видны зубные пластинки и в верхней (задней) части дельтириума — ложный дельтидиум. По Дэвидсону (*1* и *2*), Циттелю (*3*) и М. Павловой (*4*).

Сильно отличается от теребратул род *Stringocephalus* (девон). Раковина у представителей этого рода гладкая, выпуклая, почти круглого контура (рис. 205). Брюшная створка с большой заостренной и сильно загнутой макушкой. Впереди макушки находится круглое отверстие для ножки, ограниченное спереди слабо развитыми дельтидиальными пластинками. На внутренней стороне брюшной створки имеется высокая срединная перегородка. Спинная створка с очень длинным и раздвоенным на конце замочным отростком. Лента, образующая петлю ручного аппарата, длинная и расширяющаяся по мере приближения к переднему (лобному) концу раковины. Она тянется вдоль края створки почти на всем его протяжении и имеет в своей передней части радиальные, обращенные назад, шиповидные отростки.

Группа *Spiriferacea* объединяет формы, у которых ручной аппарат состоит, главным образом, из двух длинных лент, завернутых спиралью и образующих, таким образом, два конуса.

Род *Spirifer* (в широком смысле) широко распространен в палеозое (верхний силур — пермь). Обе створки раковины выпуклы (рис. 206). Замковый край прямой. Брюшная створка с заостренной макушкой, обычно загнутой наподобие клюва. Очень часто на наружной поверхности брюшной створки идет от макушки вперед срединное углубление, или синус, которому на наружной поверхности спинной створки соответствует срединное возвышение — седло. Обе створки покрыты более или менее многочисленными радиальными ребрами. Под макушкой брюшной створки имеется довольно широкая арея, с треугольным дельтириумом посредине. Дельтириум либо остается открытым, либо зарастает ложным дельтидиумом (псевдодельтидиумом), который образует свод над отверстием для ножки (рис. 206[3]). Замочные зубы поддерживаются зубными пластинками.

Ручной аппарат состоит, главным образом, из двух конических спиралей. Он начинается двумя ручными крючками, которые далее продолжаются в две длинные ленты. Ленты сначала сближаются друг с другом, а затем, начиная спирально заворачиваться, удаляются друг от друга, так что вершины спиральных конусов обращены в противоположные стороны, к соответствующим концам замкового края. Первый оборот одной спирали соединен с первым оборотом другой посредством прерывающейся перемычки, видимой на рис. 183.

Рис. 207. *Uncites gryphus*. Девон. Ест. вел. По Циттелю.

Этот род можно подразделить на целый ряд подродов, из которых подрод *Spirifer* в тесном смысле характеризуется наличием в брюшной створке довольно сильно развитых зубных пластинок, которые значительно расходятся в стороны и охватывают снаружи мускульные отпечатки. У очень широко распространенного подрода *Choristites* (средний карбон — нижняя пермь) длинные зубные пластинки идут почти параллельно друг другу и не охватывают, а пересекают мускульные отпечатки. У некоторых других форм того же рода зубные пластинки не развиты.

Род *Uncites* (девон) характеризуется удлиненной макушечной областью брюшной створки (рис. 207). Макушка загнута в виде клюва. Замковый край короткий, изогнутый. Дельтириум закрыт вогнутыми дельтидиальными пластинками. Конусы спиралей соединены перемычкой.

Род *Atrypa* (силур — девон) характеризуется совершенно иным положением спиральных конусов: они направлены вершинами к спинной створке, а основаниями — к брюшной (рис. 208). В связи с этим брюшная створка менее выпукла, чем спинная. Наружная поверхность створок обычно несет радиальные ребра. Замочный край изогнутый.

У рода *Athyris* (девон — триас) спиральные конусы, как у спириферов, направлены своими основаниями к плоскости симметрии, а вершинами — в противоположные стороны (рис. 209), но средняя часть ручного аппарата, соединяющая эти спирали, построена очень сложно, как это можно видеть на рис. 209[3], и сильно отличается от простой и неполной перемычки, соединяющей спираль-

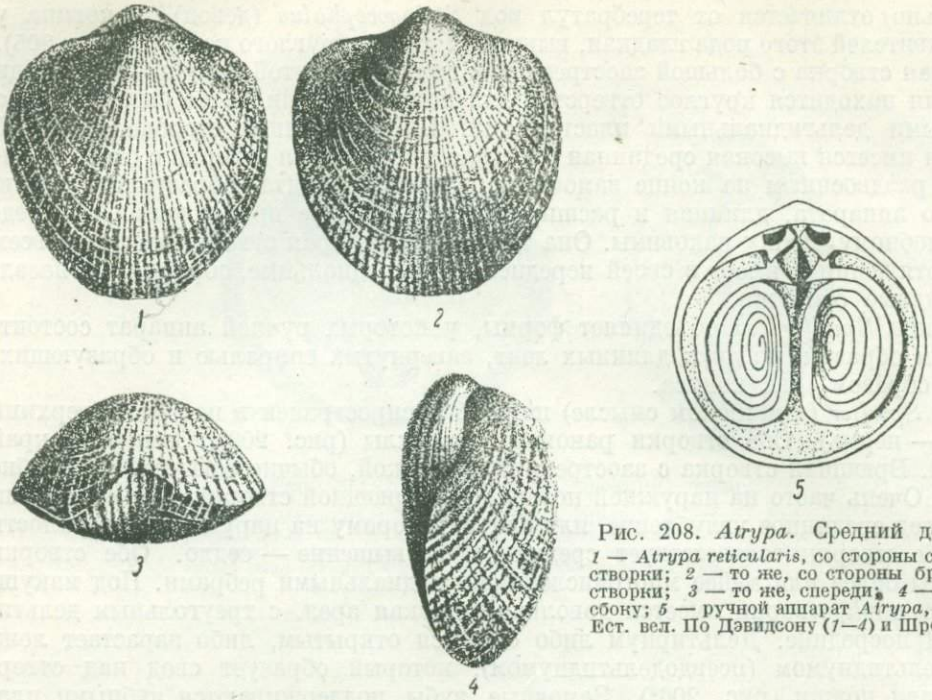


Рис. 208. *Atrypa*. Средний девон.
*1* — *Atrypa reticularis*, со стороны спинной створки; *2* — то же, со стороны брюшной створки; *3* — то же, спереди; *4* — то же, сбоку; *5* — ручной аппарат *Atrypa*, схема. Ест. вел. По Дэвидсону (*1—4*) и Шроку (*5*).

ные конусы у *Spirifer*. Макушка с круглым отверстием для ножки. Наружная поверхность, в противоположность спириферам, несет лишь концентрические струйки нарастания. Замковый край изогнутый, арея не развита. Нетрудно заметить, что по наружному облику раковины формы этого рода напоминают теребратул (рис. 173).

Образ жизни плеченогих. Плеченогие, как мы знаем, являются морскими «сидячими» бентонными животными. Ко дну или к каким-либо по-

Рис. 209. *Athyris concentrica*. Средний девон.
*1* — со стороны спинной створки; *2* — с брюшной стороны; *3* — ручной аппарат. Ест. вел. По Бейлю (*1* и *2*) и Дэвидсону (*3*).

сторонним предметам они прикрепляются, как правило, с помощью ножки. Ножка прикреплена к створкам посредством мускулов, находящихся внутри раковины. С помощью этих ножных мускулов раковина может несколько менять свое положение. Следовательно, в таком, типичном для плеченогих, случае о полной неподвижности раковины и тела говорить нельзя. Плеченогие, обладавшие большой и массивной раковиной, жили преимущественно в мелкой воде и на твердом дне. Мутная вода, быстро отлагающая ил, не может быть благоприятной

средой для животных, прикрепленных с помощью ножки. Соответственно этому ископаемые плеченогие редки в чисто глинистых отложениях. Они предпочитали селиться в неглубоких областях моря, занятых известковым илом или мелким песком. Однако некоторые плеченогие приспособлялись к другим областям морского дна. Зону прибоя они обычно избегали.

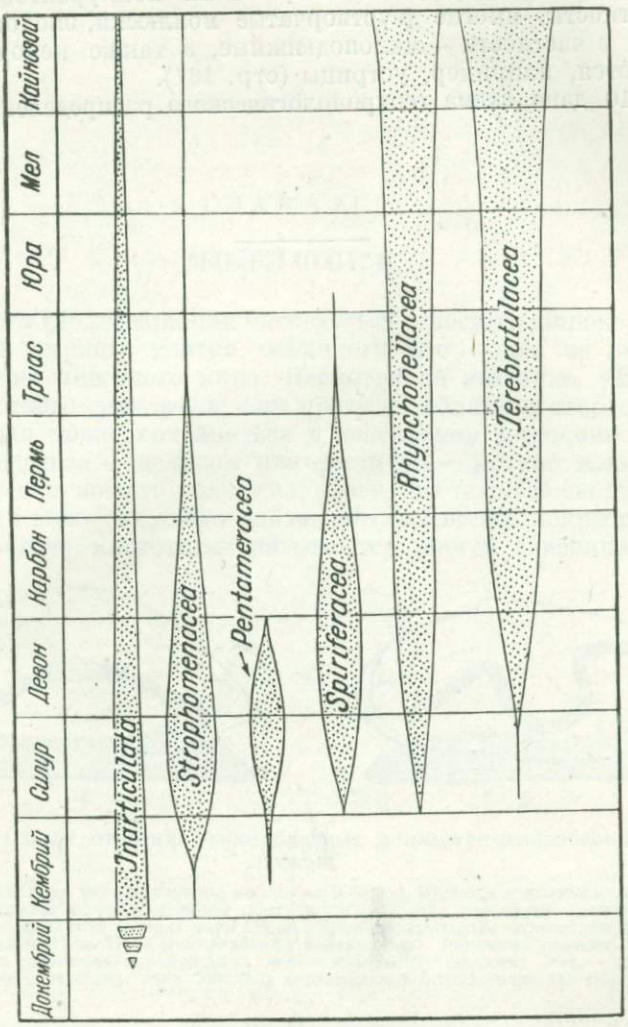



Рис. 210. Геохронологическое распределение плеченогих.

Из современных плеченогих большинство видов приурочено к глубинам от 60 до 200 *м*. Многие виды живут в более мелкой воде и притом в большом количестве особей; лишь немногие виды населяют области дна, спускающиеся глубже 200 *м*. Большинство живет в более или менее теплых морях.

Но среди животных этого класса мы видели и таких, которые совершенно неподвижно прикрепляются ко дну или к подводным предметам либо при помощи шипов, либо прирастая к этим предметам поверхностью раковины или частью этой поверхности. Таковы крании, продуктусы, тегулиферины, строфалозии и некоторые другие формы. Крайнюю ступень приспособления к неподвижности среди плеченогих мы видим у кораллообразной рихтгофении.

Другие плеченогие перешли к подвижному бентонному образу жизни. К таким плеченогим относится прежде всего знакомая нам лингула. Возможно, что подобный образ жизни вел и оболус. У лингулы ножка сделалась мускулистым органом, которым животное пробуравливает вертикальные труб-

кообразные норки. В отличие от огромного большинства плеченогих, лингула способна существовать в загрязненной или в сильно опресненной воде.

Заметим, что плеченогие гораздо обильнее и разнообразнее представлены в палеозое, чем в мезозое и кайнозое. Их, повидимому, постепенно вытесняли более совершенные бентонные животные, жившие в одинаковых с ними условиях в одной и той же среде. К числу таких конкурентов принадлежали, по всей вероятности, многие двустворчатые моллюски, экологически близкие к плеченогим, в частности — малоподвижные, а также неподвижные формы, какими являются, например, устрицы (стр. 167).

На рис. 210 дана схема геохронологического распределения плеченогих.

ГЛАВА XI

# МОЛЛЮСКИ

К типу *Mollusca* (моллюски, или мягкотелые) относятся широко известные животные, например устрицы, улитки, осьминоги. Это — одна из важнейших для палеонтолога групп животного мира. Несмотря на название, указывающее на мягкое тело животного, моллюски, как правило, обладают твердой известковой раковиной, которая может сохраняться в ископаемом состоянии. В этой раковине может помещаться — целиком или частично — мягкое тело животного.

Каждый, кто видел живого моллюска, знает, что тело его снаружи слизистое: железистые клетки кожи выделяют слизь, которая всегда покрывает тело живого моллюска. Поэтому мягкотелые называются иногда слизняками.

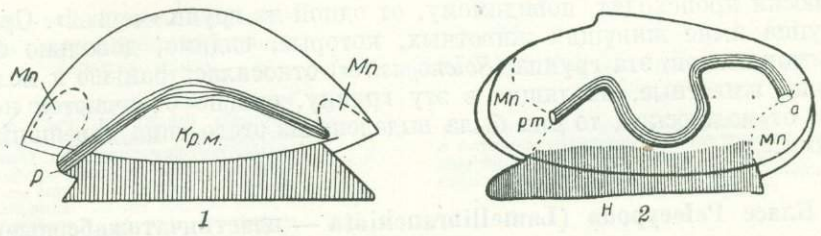



Рис. 211. Схемы строения червеобразных и пластинчатожаберных моллюсков.

*1* — схема строения червеобразного моллюска (*Chiton*). Впереди и позади пунктирной линией выделены части мантийной полости (*Мп*). Слабо изогнутый пищеварительный канал начинается (слева) ртом (*р*) и кончается анальным отверстием (справа). *Кр. м* — край мантии. Нога заштрихована вертикально. Раковина удалена. *2* — схема строения пластинчатожаберного. *Мп* — мантийная полость; *Рт* — рот; *а* — анальное отверстие; нога показана вертикальной штриховкой. По Берри.

Большое разнообразие представляют моллюски по строению своего мягкого тела и раковины. Однако все это разнообразие может быть выведено из одного, исходного типа строения, — типа, характеризующегося двусторонне-симметричным телом, которое имеет рот на одном конце и анальное отверстие на другом. К этому типу строения довольно близко подходит класс червеобразных моллюсков (*Amphineura*), представитель которого схематически изображен в продольном разрезе на рис. 211[1]. На нижней, брюшной стороне тела мы видим широкую ногу, которая у червеобразных моллюсков служит для ползания по морскому дну (у других моллюсков, как мы увидим, нога может нести иные функции). Пищеварительная трубка состоит из трех отделов: переднего (рот, глотка, пищевод), среднего, расширенного (желудок), и заднего (кишки). В глотке есть мускулистый язык, который несет «терку» (radula), состоящую из ленты, покрытой рядами крошечных хитиновых зубов (ср. рис. 285). Эта «терка» — перетирающий пищу аппарат. Оболочка, покрывающая тело со спинной стороны и свисающая ниже его, называется мантией. Клетки мантии выделяют раковину, покрывающую тело со спинной стороны (у червеобразных эта раковина состоит из нескольких пластинок, черепичато налегающих одна на другую).

Между мантией и помещенной внутри нее частью тела имеется мантийная полость, где находятся жабры.

У разных групп моллюсков строение раковины и мягкого тела претерпевает весьма значительные изменения, сильно отклоняясь от примитивного строения, которое до некоторой степени сохранилось у червеобразных моллюсков.

У пластинчатожаберных, или двустворчатых моллюсков мы обычно наблюдаем двустороннюю симметрию (рис. 211[2]). Однако у них нет ясно выраженной головы и таких органов чувств, как глаза. Раковина у них состоит из двух створок.

У брюхоногих раковина обычно представляет трубку, свернутую в спираль, и эта спираль, называемая улитковидной, является не плоской, а нисходящей (ее можно сравнить со спиральной раковиной таких фораминифер, как роталия).

Так называемые ладьеногие образуют небольшую и наименее важную для нас группу. Раковина у них представляет собою двусторонне-симметричную, длинную согнутую трубку (рис. 326).

У головоногих тело двусторонне-симметричное. Двусторонне-симметричная раковина, когда она имеется, очень часто представляет трубку, свернутую в плоскую спираль.

Все моллюски размножаются половым путем и являются одиночными животными. Одни из них раздельнополы, другие — гермафродиты.

Моллюски живут в самых разнообразных условиях. Подавляющее большинство живет в воде, преимущественно в морской. Из всех классов лишь пластинчатожаберные и брюхоногие содержат группы, приспособившиеся к жизни в пресной воде. Что касается наземных моллюсков, то все они относятся к классу брюхоногих.

Моллюски происходят, повидимому, от одной из групп «червей». Существует одна группа ныне живущих животных, которые, видимо, довольно близки к предкам моллюсков; эта группа (*Solenogastres*) относилась раньше к моллюскам, но так как животные, входящие в эту группу, сильно отличаются по своему строению от моллюсков, то она была выделена из этого типа новейшими исследователями.

## Класс Pelecypoda (Lamellibranchiata — пластинчатожаберные)

К этому классу относятся двустворчатые моллюски; поэтому удобнее всего было бы называть его классом двустворок. Однако для обозначения этого класса обыкновенно пользуются одним из двух латинских названий: *Pelecypoda*, что значит «топороногие», или *Lamellibranchiata*, что значит «пластинчатожаберные». Как мы видим, названия эти связаны с некоторыми признаками мягкого тела, которые, заметим кстати, характерны далеко не для всех животных этого класса.

Среди двустворок очень многие играют роль руководящих ископаемых. Ценной для палеонтолога особенностью двустворок является то обстоятельство, что устройство некоторых частей их раковины (особенно устройство так называемого замка) обычно позволяет более или менее легко распознавать таксономические единицы.

В подавляющем большинстве случаев пластинчатожаберные являются двусторонне-симметричными животными (рис. 211[2]). Мягкое тело заключено в раковину, которая состоит из двух обычно одинаковых створок. Плоскость симметрии проходит между створками раковины, и, таким образом, различаются правая и левая створки.

В отличие от других моллюсков, пластинчатожаберные лишены ясно выраженной головы. В ротовой полости у них нет ни челюстей, ни терки: двустворки питаются крошечными пищевыми частицами, содержащимися в воде, и потому не нуждаются в размельчении пищи. Рот помещается на переднем конце тела, анальное отверстие — на противоположном конце. Все внутренности заключены в мантию, которая состоит из двух лопастей — правой и левой (рис. 212)— и выделяет две створки раковины: правую и левую. Нога занимает срединное положение и часто имеет клиновидную или языковидную форму. Она не упло-

щена снизу, не имеет подошвы, которая характерна для ползающих моллюсков; у большинства двустворок нога приспособлена для рытья. Справа и слева от ноги расположены жаберные полости, в которые сверху свисают жабры; жабра часто состоит из двух рядов тонких нитей или представляет собой две пластинки (отсюда и название *Lamellibranchiata* — пластинчатожаберные).

Большинство пластинчатожаберных — раздельнополые животные, но в различных группах их имеются гермафродиты. Из оплодотворенных яиц развиваются личинки, которые некоторое время свободно плавают.

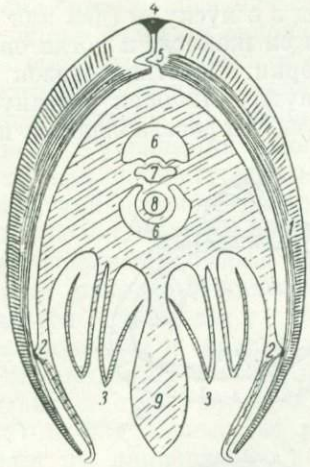



Рис. 212. Поперечный разрез пластинчатожаберного (сверху вниз).

*1* — створки раковины; видны три слоя: наружный (тонкий, роговой), средний (призматический) и внутренний (перламутровый). Вверху видна эластическая связка *4* и замок *5*. Внутри раковины видны мягкое тело, в частности: вверху околосердечная полость *6*, сердце *7*, пищеварительный канал *8*, а внизу — нога *9* и жабры *3*. Следует заметить место прикрепления мантии к раковине *2*, где расположена мантийная линия, а также — в самой нижней части рисунка — отогнутый кнаружи край мантии, который отлагает призматический и роговой слои; внутренний же перламутровый слой отлагается всей поверхностью мантии. По Берри.

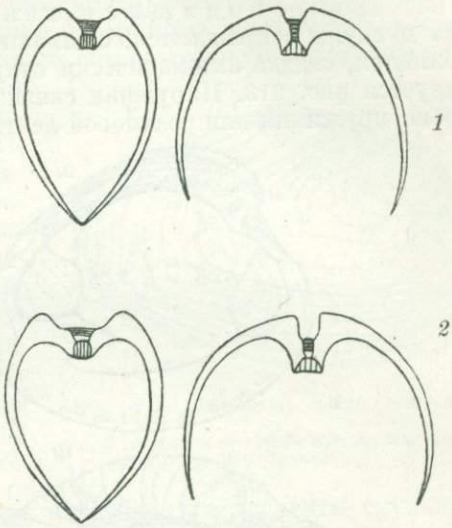



Рис. 213. Схемы связок пластинчатожаберных.

*1* — схема для пояснения функции связки, в которой наружная и внутренняя части еще не обособились друг от друга; *2* — схема для пояснения функции связки наружной и связки внутренней.

Раковина появляется у свободно плавающей личинки пластинчатожаберного на спинной ее стороне в виде пленочки, которая далее развивается в две известковые створки, соединенные связкой. Каждая створка состоит обычно из трех слоев. Наружный слой — роговой — не содержит извести; он защищает нижележащие известковые слои от разъедающего, растворяющего действия воды и содержащейся в ней углекислоты. На схематическом рис. 212 этот слой зачернен. Ниже лежит известковый слой, состоящий из призмочек. Этот призматический слой выделяется краями мантии по мере нарастания раковины по периферии последней. Третий, внутренний слой может быт назван пластинчатым, так как он состоит из тонких пластинок. Этот слой, в противоположность призматическому, выделяется всей поверхностью мантии. Он бывает либо фарфоровидным, либо, если он блестит и иридирует, перламутровым. На внутренней поверхности раковины повторно отлагаются все новые и новые прослоечки этого пластинчатого слоя; поэтому в позднее образовавшихся частях раковины он тоньше, чем в частях ее, возникших ранее. Следовательно, если у животного истирается раковина, и образуется дыра в той или иной части, то поврежденная часть не может быть восстановлена полностью: поверхность мантии может выделить в поврежденном участке лишь внутренний, пластинчатый, слой, но не призматический.

Для исследования и описания раковина обычно ориентируется так, чтобы макушка ее, т. е. та часть, от которой начался рост раковины, была обраще-

на кверху, а противолежащий макушке край раковины — книзу. При таком положении раковины различают: 1) верхний, или спинной, край, расположенный кверху; 2) нижний, или брюшной, край, противолежащий верхнему и расположенный книзу; 3) передний, соответствующий ротовой области тела, и 4) задний, соответствующий анальной области.

Створки раковины соединены друг с другом в верхней части связкой. Связка может быть наружной, видимой с верхней стороны раковины даже при замкнутых створках, и внутренней, сверху невидимой или почти невидимой. Связка открывает створки. Для замыкания же створок служат так называемые сводящие или замыкающие мускулы (два или один): когда мускулы сокращаются, сжимаются, створки смыкаются, а когда они расслабляются, связка автоматически открывает створки. Действие связок иллюстрируется рис. 213. Наружная связка при замкнутых створках растянута наподобие пружинки или резиновой ленты; когда мускулы расслабляются, наруж-

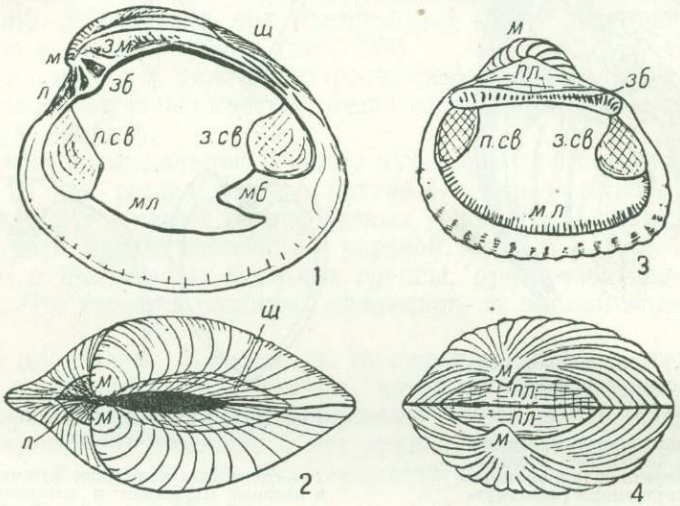



Рис. 214. Основные элементы морфологии раковины у пластинчатожаберных.

*1* и *2* — *Venus*; *3* и *4* — *Arca*; *М* — макушка, *зм* — замок; *зб* — зубы; *л*—лунка; *щ* — щиток; *п. св* — передний сводящий мускул; *з. св* — задний сводящий мускул; *мл* — мантийная линия; *мб* — мантийная бухта; *пл* — связочная площадка. По Берри.

ная связка сокращается, и створки раскрываются. Внутренняя же связка при замкнутых створках сжата; а когда мускулы расслабляются, внутренняя связка, подобно кусочку резины, расширяется и раздвигает створки, расталкивает их в противоположные стороны.

На внутренней поверхности каждой створки мы видим места, к которым прикрепляются замыкающие мускулы; это так называемые отпечатки сводящих, или замыкающих мускулов. У одних пластинчатожаберных имеется два сводящих мускула: передний и задний (рис. 214); у других существует лишь один сводящий мускул (рис. 232). Замыкая свои створки, животное защищает себя от нападений хищников; раковина служит ему прежде всего убежищем. На внутренней стороне каждой створки мы видим узкую, более или менее углубленную, полоску — место прикрепления мантии к данной створке раковины (рис. 212 и 214). Это так называемая мантийная линия. Она тянется более или менее параллельно краям створки (нижнему, переднему и заднему). Верхний край каждой створки обычно утолщен и с внутренней стороны несет особые выступы (отростки), которые называются зубами (рис. 212[5]). Зубы одной створки входят в ямки другой створки. Зубы и зубные ямки образуют зубной аппарат или замок. Зубной аппарат имеет направляющее значение при закрывании раковины; он делает невозможными боковые смещения одной створки по отношению к другой и обеспечивает точное и полное замыкание раковины вдоль всех ее краев.

Наружная поверхность раковины покрыта концентрическими линиями, или кольцами нарастания (рис. 215). Иногда некоторые из этих колец бывают выражены резче большинства и указывают на более или менее длительный перерыв в нарастании раковины (такие более грубые концентрические кольца иногда называются концентрическими уступами). В отношении некоторых форм было установлено, что на наружной поверхности существуют кольца, возникновение которых имеет сезонный характер. В таких случаях по кольцам можно определить возраст (число лет) рассматриваемой особи.

Кроме этих концентрических линий или колец, которые хорошо заметны и на гладких снаружи раковинах, наружная поверхность может иметь разнообразные выступы, отростки и гребни, которые обычно объединяются под названием «украшений» или «скульптуры», хотя подобные выступы и гребни служат отнюдь не для украшения раковины. С разными типами скульптуры мы познакомимся ближе при рассмотрении отдельных родов двустворок. Более или менее удлиненные «украшения», которые тянутся по поверхности раковины наподобие гребней, называются ребрами. Ребра бывают концентрические и радиальные. Концентрические ребра идут более или менее параллельно линиям нарастания раковины (рис. 270). Радиальные же расходятся от макушки по направлению к краям раковины (рис. 259).

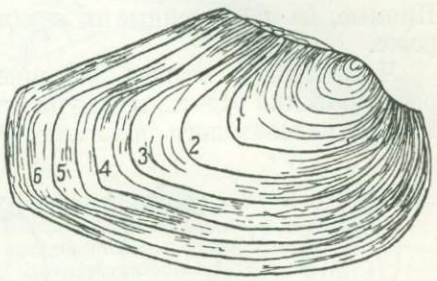



Рис. 215. *Anodonta*. Ныне живущая.
*1, 2, 5, 4, 5* и *6* — годичные кольца роста. По Францу.

Какое значение могут иметь эти ребра и вообще все элементы скульптуры раковины? Попытаемся рассмотреть с биологической точки зрения различные типы «украшений».

Древнейшие первобытные двустворки были малы и имели тонкостенные, гладкие раковины. В дальнейшем филогенетическое развитие вело не только к усложнению организации тела, но и к увеличению его размеров. Требовалось увеличение прочности раковины. У одних двустворок это достигалось простым и равномерным утолщением стенок раковины. Но это решение никак нельзя считать совершенным, так как оно требовало значительного расхода материала и вело к увеличению тяжести раковины. Другие формы достигали повышения прочности несколько иным путем и более успешно: увеличением кривизны створок. Третьи, наконец, осуществляли то же самое выработкой многочисленных радиальных складок створки. К числу таких двустворок относятся, например, *Pecten* и *Cardium*: они имеют радиальные ребра, расходящиеся от макушки к краям раковины (рис. 236 и 259). У них на нижнем краю раковины ребра заканчиваются зубцами, причем зубцы одной створки чередуются с зубцами другой, так что зубцы одной входят в соответствующие им выемки другой. Это способствует прочному замыканию раковины. Однако основное назначение этих ребер заключается, повидимому, в увеличении прочности стенок раковины. Этим, впрочем, не ограничивается значение ребристости раковины двустворок. Так, многие формы, живущие на мягком, илистом дне, имеют длинные шипы, которые противодействуют погружению животного в ил (некоторые виды рода *Cardium*).

Многие формы, у которых на наружной поверхности раковины, вдоль ее краев, имеются значительные выросты или шипы, менее страдают от хищных брюхоногих, пробуравливающих створки моллюсков. И действительно, стоит, например, взглянуть на раковину *Chama* (рис. 258), чтобы убедиться, что маленьким хищникам морей довольно трудно атаковать животное, защищенное такой раковиной. Кроме того, острые и резкие шипы естественно защищают пластинчатожаберных и от более крупных врагов, которые пожирают моллюсков (например от рыб).

У некоторых пластинчатожаберных на наружной поверхности более или менее разко выделяются участки, непосредственно граничащие с верхним краем створки впереди и позади макушки. Такой участок, лежащий впереди макушки

и более или менее резко отграниченный от остальной наружной поверхности, носит название л у н к и (рис. 214[2]). Соответствующий лунке обособленный участок позади макушки называется щ и т к о м. Лунка и щиток обыкновенно отличаются от остальной наружной поверхности по характеру «украшений», и у ребристых форм они нередко лишены скульптуры.

Существенное значение для распознавания групп двустворок имеет положение макушки. Если макушка приблизительно одинаково удалена от переднего и от заднего конца створки, то раковина называется р а в н о с т о р о н н е й (рис. 231). Но большинство пластинчатожаберных имеют н е р а в н о с т о р о н н и е створки, причем макушка обычно бывает ближе к переднему концу, чем к заднему (рис. 228), хотя наблюдаются и обратные случаи (рис. 226).

Макушки обычно наклонены либо кпереди (рис. 214[1]), либо, реже, кзади. Прямые, не наклоненные ни кзади, ни кпереди, макушки, наблюдаются гораздо реже.

Чрезвычайно важное значение для выяснения истории двустворок и для распознавания отдельных групп этого класса имеет устройство зубного аппарата. Многие палеонтологи полагают, что зубы двустворок развились из радиальных ребер (рис. 216). Когда на гладких, первоначально, раковинах появились ребра, то эти последние обусловили зазубренность краев раковины. У нынешних форм зазубрины сильнее выражены вдоль нижнего края створки и слабее вдоль переднего и заднего краев. Но у некоторых древнейших двустворок такие ребра, повидимому, отходили от макушки и к верхнему краю, где в связи с этим также могли возникнуть зубцы. Эти зубцы должны были способствовать прочному замыканию раковины и предохранять ее от боковых смещений створок в плоскости смыкания этих последних. Далее, в процессе эволюции верхние части ребер, направляющихся от макушек к верхнему краю, могли исчезнуть, а нижние их части, принявшие важную функцию зубного аппарата, могли сохраниться. Так могли развиться замочные зубы у двустворок. Если исходные формы обладали более или менее высокой (вытянутой в верхне-нижнем направлении) раковиной и значительным количеством ребер, то мог развиться замок, состоящий из многочисленных зубов, вертикально или круто поставленных по отношению к верхнему краю (т а к с о д о н т н ы й замок). Если же исходные раковины были, наоборот, более или менее удлиненными в передне-заднем направлении и имели сравнительно малочисленные ребра, то в замке должно было развиться небольшое количество зубов, из которых средние направлены вертикально по отношению к верхнему краю, а крайние — косо, наклонно. К этой последней схеме может быть сведен зубной аппарат весьма многочисленных двустворок, которые имеют короткие с р е д н и е зубы посредине замка и более длинные, параллельные верхнему краю б о к о в ы е зубы.

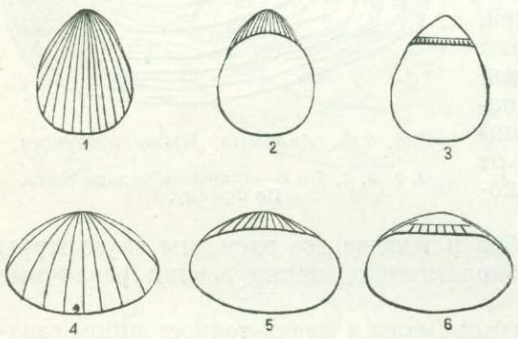



Рис. 216. Схема, поясняющая гипотезу происхождения зубов пластинчатожаберных.

*1 2 и 3* — развитие таксодонтных зубов; *4, 5 и 6* — развитие гетеродонтных зубов. По Берри.

Теперь мы рассмотрим важнейшие типы строения зубного аппарата, или замка.

Т а к с о д о н т н ы й (рядозубый) замок состоит из ряда более или менее одинаковых зубов, чередующихся с ямками, которые служат для помещения зубов противоположной створки. Согласно изложенным выше соображениям об эволюционном развитии замка, этот тип замка является примитивным и может быть выведен из зазубрин верхнего края раковины (рис. 214[3] и 216[3]).

Другим важнейшим типом замка является г е т е р о д о н т н ы й (разнозубый тип). По этому типу построен зубной аппарат множества ныне живущих и ископаемых двустворок. Короткие, более или менее вертикальные с р е д н и е,

или кардинальные, зубы находятся под макушкой. По обе стороны от кардинальных зубов располагаются удлиненные, более или менее параллельные верхнему краю створки, боковые зубы: спереди лежат передние боковые, а сзади — задние. Зубы одной створки входят в зубные ямки другой.

Для обозначения зубов гетеродонтного замка удобно пользоваться системой символов, состоящих из букв и цифр. Все зубы правой створки обозначаются нечетными цифрами, а все зубы левой — четными. Кардинальные зубы обозначаются арабскими цифрами, причем нумерация этих зубов начинается от середины замка. Таким образом, зуб 1 есть центральный кардинальный зуб правой створки. Зубные ямки, служащие для помещения зубов противоположной створки, обозначаются двоеточием. Боковые зубы обозначаются римскими цифрами (нечетными для правой створки, четными для левой), причем перед цифрой, относящейся к переднему боковому зубу, ставится буква *A* (anterior — передний), а перед цифрой, указывающей на задний боковой зуб, ставится буква *P* (posterior — задний). Нумерация боковых зубов идет снизу вверх, так что *AI* есть нижний передний боковой зуб правой створки, а *AIII* — верхний передний боковой зуб правой створки.

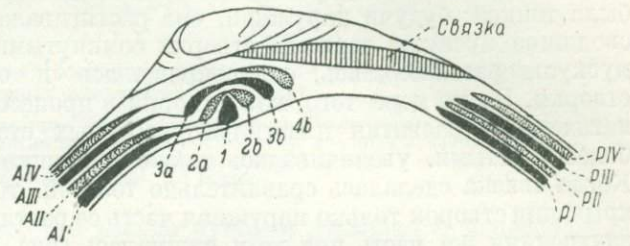



Рис. 217. Схема замка цирреоидного типа. Правая створка. Зубы, происходящие от одних и тех же пластинок, показаны соединенными. Зубы правой створки зачернены; ямки, соответствующие зубам левой створки, покрыты точками. По М. Дэвису.

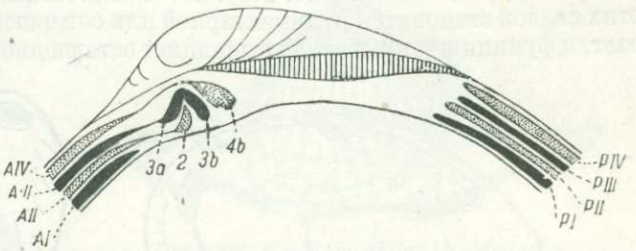



Рис. 218. Схема замка люциноидного типа. Правая створка. Зубы, образовавшиеся от одних и тех же пластинок, показаны соединенными. Зубы правой створки зачернены; ямки, соответствующие зубам левой створки, покрыты точками. По М. Дэвису.

Если два кардинальных зуба представляют по своему происхождению две ветви одного и того же зуба, то они обозначаются одной и той же цифрой, к которой приставляются буквы *a* и *b*, так что 2*a* есть в сущности лишь передняя ветвь, а 2*b* — задняя ветвь одного и того же зуба 2. Действительно, как мы видим на рис. 217, обе ветви зуба 2 охватывают один зуб 1 и в свою очередь охватываются двумя ветвями зуба 3.

Среди гетеродонтных замков различаются замки цирреоидные и замки люциноидные.

Схема цирреоидного замка дана на рис. 217. Формула его такова:

| | | |
|---|---|---|
| *A* I : III : | 3*a* : 1 : 3*b* : | *P* I : III : |
| *A* : II : IV | : 2*a* : 2 : 4 | *P* : II : IV |

Таким образом, здесь посредине замка правой створки находится зуб 1, по обе стороны от которого имеются ямки для зубов 2*a* и 2. В левой створке имеется тоже три кардинальных зуба. Примером может служить замок раковин рода *Corbicula* (рис. 267).

Схематическое изображение люциноидного замка дано на рис. 218. Формула его следующая:

| | | |
|---|---|---|
| *A* I : III : | 3*a* : 3*b* : | *P* I : III : |
| *A* : II : IV | : 2 : 4*b* | *P* : II : IV |

Здесь, как видно по формуле и по рисунку, центральным зубом замка является зуб 2 левой створки, а не зуб 1 правой. Люциноидный замок содержит,

как мы видим, меньшее количество кардинальных зубов, чем циреноидный. В качестве примера люциноидного замка можно взять замок рода *Cardium* (рис. 259).

В зубном аппарате редко присутствуют все зубы, указанные в приведенных выше формулах. Те или иные зубы, особенно боковые, часто недоразвиваются или совершенно отсутствуют.

Существуют и другие типы замка. Мы с ними познакомимся при рассмотрении отдельных групп двустворок.

Связка является весьма существенным элементом строения двустворок. У самых примитивных древних пластинчатожаберных связка, подобно створкам, была тонкой; будучи наружной, она растягивалась, когда сводящие мускулы держали створки сомкнутыми, а когда мускулы расслаблялись, она сокращалась и открывала створки. Но по мере того, как створки в процессе филогенетического развития пластинчатожаберных становились более толстыми, увеличивалась также и толщина связки. Когда связка сделалась сравнительно толстой, то при закрывании створок только наружная часть ее растягивалась, внутренняя же часть при этом сжималась (рис. 213). Эти две части при дальнейшей эволюции обособляются друг от друга. Некоторые двустворки сохраняют обе обособившиеся части, из которых наружная называется наружной связкой, а внутренняя — внутренней связкой (например, род *Mactra*, рис. 275). Но обыкновенно одна из этих связок становится рудиментарной или совершенно исчезает, и функцию открывателя выполняет остающаяся связка.

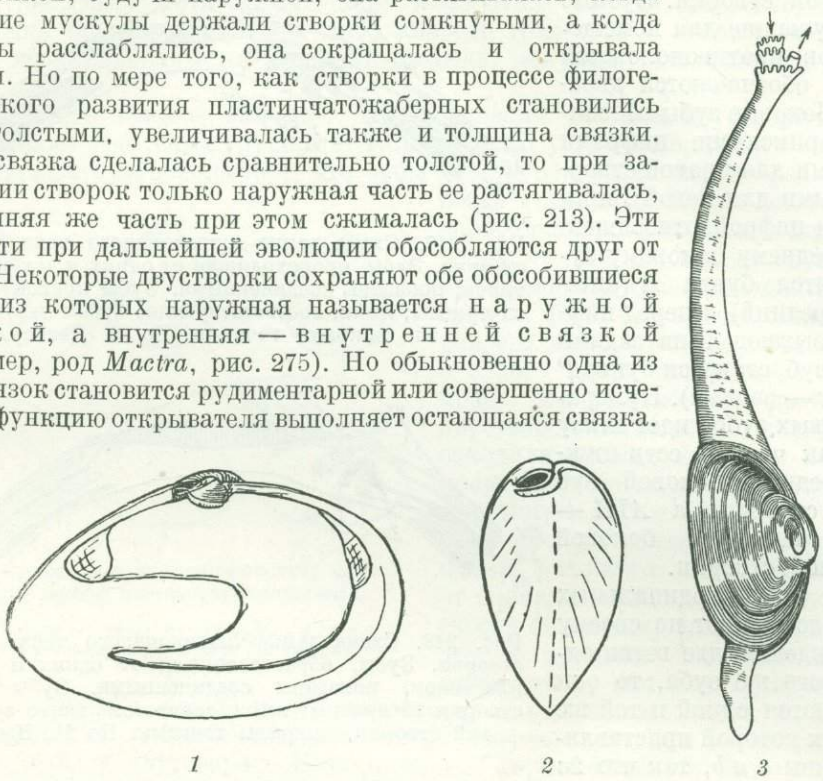


Рис. 219. *Mya arenaria*.

*1* — внутренняя сторона левой створки; *2* — схема поперечного сечения. Видны: связка (зачернена), помещающаяся на особом ложковидном отростке, отпечатки сводящих мускулов, мантийная линия с глубоким синусом; *2* — *Mya arenaria* в ее обычном положении (живет, зарывшись в песок, над поверхностью которого выступают лишь кончики сифонов). По Берри (*1*, *2*) и Мебиусу (*3*).

Связка у некоторых двустворок лежит и впереди и позади макушек. Такая связка может быть названа двусторонней (обычно применяется термин «амфидетная» связка). Пример — связка у рода *Pectunculus* (рис. 231). Если связка лежит позади макушки, то ее можно назвать задней (такую связку обычно называют «опистодетной»). Такая связка наблюдается у большинства двустворок в связи с развитием у них неравносторонности, выражающейся в том, что передняя сторона обычно укорачивается по сравнению с задней. Наружная связка обычно поддерживается вертикальными пластинками верхнего края раковины, которые называются связочными подпорками; связка входит в щель, или бороздку, одной из стенок которой и служит связочная подпорка (рис. 272).

Внутренняя связка обычно представляет маленькую упругую подушечку, которая входит в особые ямки, расположенные на замочных площадках обеих створок. Эти ямки называются ямками для внутренней связки или просто связочными ямками (см., например, *Mactra*, рис. 274 и 275). У некоторых двустворок в одной из створок имеется особый вырост — ложечка, в которой

помещается внутренняя связка и которой в противоположной створке соответствует связочная ямка. Такое устройство мы видим у рода *Mya* (рис. 219), и наблюдается оно обычно тогда, когда створки, в связи с жизнью в норках, тонкостенны.

Для того, чтобы вода вместе с содержащимися в ней пищевыми частицами могла доставляться к жабрам и ко рту, необходим ток воды, направленный снаружи внутрь мантийной полости. Необходим также и ток обратного направления—

Рис. 220. Схема, поясняющая состояние краев мантии и развитие сифона у различных пластинчатожаберных.

*1* — открытая мантия; *2* — задние края двух лопастей мантии соединены в одном месте; *3* — задние края двух лопастей мантии соединены в двух местах; *4* — края лопастей мантии срослись на всем своем протяжении, за исключением места выхода ноги и отверстий двух сифонных трубок. По Берри.

для вывода из тела воды. Ясно, что весьма нужным является приспособление против смешения новых порций воды, вводимой в тело, с водою, выносимой из тела. Это достигается особыми изменениями, которые претерпевают задние края мантийных лопастей. Края противоположных лопастей обычно образуют одну трубку для введения воды и другую трубку для выведения ее из тела. Эти трубки

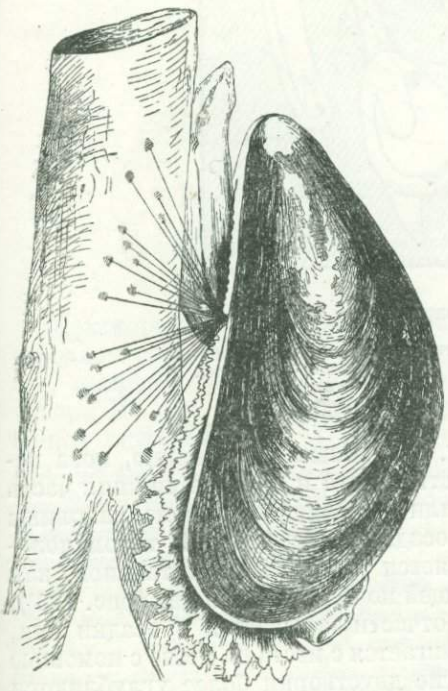


Рис. 221. *Mytilus edulis*, прикрепленный к постороннему предмету с помощью биссуса. Из Брэма.

Рис. 222. *Cardium edule*. По Мебиусу.

называются с и ф о н а м и (рис. 220). На рис. 220 изображены схемы мантии и сифонов у некоторых двустворок. Раковины здесь удалены. На рис. 220[1] мы видим простую и открытую мантию, без сифонов (как у родов *Nucula*, *Arca*, *Pecten*). На рис. 220[2] мы видим уже сформировавшийся верхний сифон, который здесь еще очень короток. Этот сифон служит для удаления воды; ниже его мы не видим нижнего сифона, и отверстие для введения воды остается не замкнутым снизу, где края мантийных лопастей несколько сближены, но еще не срослись. Такое состояние наблюдается у рода *Mytilus* (рис. 221). Сращение мантийных лопастей под отверстием для введения воды приводит к образованию нижнего, вводящего сифона (рис. 220[3]). У двустворок, представляющих эту стадию, имеется два коротких сифона. Эти сифоны могут удлиняться. У рода *Cardium* сифоны еще довольно коротки (рис. 222). Сифоны могут втягиваться в раковину, что бывает необходимо перед смыканием створок. Это втягивание производится мантийными мускулами, которые прикрепляются к каждой створке вдоль мантийной линии, ниже отпечатка заднего сводящего, или замыкающего мускула. У форм, зарывающихся в илистый или песчаный грунт, сифоны сильно удлиняются (например, у рода *Mya*, рис. 219[3]).

Чем больше и длиннее сифоны, тем более мощны мантийные мускулы, которые втягивают сифоны в раковину, и тем длиннее должна быть линия прикрепления этих мускулов к створке. Соответственно этому задняя часть мантийной линии форм, обладающих большими сифонами, образует обычно изгиб — м а н т и й н у ю б у х т у (см., например, рис. 214[1]). Размеры этой мантийной бухты (или, как иначе ее называют, м а н т и й н о г о с и н у с а) указывают, следовательно, на величину сифонов.

Пластинчатожаберные — почти всегда донные животные; большинство медленно передвигается по дну с помощью ноги, которая приспособлена не столько к ползанию (скольжению) по поверхности, сколько к углублению в ил. На рис. 223 представлен ряд пластинчатожаберных, показывающий изменения, которые претерпевают двустворки при переходе от ползания по дну к зарыванию в осадки дна. Первым шагом в этом направлении является приобретение ногой клиновидной или языковидной формы, приспособленной для углубления ноги в

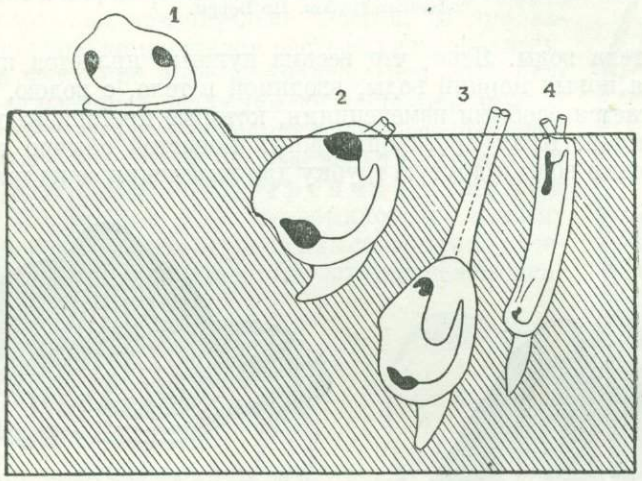



Рис. 223. Схема для пояснения образа жизни двустворок.

*1* — *Arca*, ползающая, и в различной степени зарывающиеся формы: *2* — *Venus*; *3* — *Mya*; *4* — *Ensis* (род, близкий к *Solen*). По Суиннертону и Берри, с изменениями.

ил (у малочисленных среди двустворок форм, способных к ползанию, нога несколько уплощена на нижней своей поверхности). Нога и передне-нижняя часть раковины теперь могут углубляться в песок или ил, задняя же часть раковины вместе с сифонами торчит над поверхностью осадков (рис. 223[2]). В таком положении животного передне-задняя ось его является уже не горизонтальной, как у той двустворки, которая изображена ползающей по поверхности дна (рис. 223[1]), а наклонной. Таким образом, животное лишь отчасти зарывается в осадки дна, и, сохраняя значительную подвижность, передвигается с места на место с помощью своей ноги (пример — *Venus*, рис. 270). Другие двустворки более углубляются в грунт, принимают положение, близкое к вертикальному, выставляя наружу, над поверхностью осадков, только концы своих сифонов. Такие двустворки уже реже переходят с места на место, или даже вовсе не передвигаются (пример — *Mya*, рис. 223[3]). Нижние края их створок тесно примыкают друг к другу, впереди же и сзади створки не соприкасаются друг с другом, а расходятся, образуя так называемые з и я н и я; переднее зияние для выхода ноги и заднее — для выхода сифонов. Находясь в норе, животные не так нуждаются для защиты в полном смыкании створок. Раковина при этом тоже удлиняется. У родов *Solen* и *Ensis* раковина очень длинна, но сифоны коротки (рис. 223[4]). Тонкая, длинная раковина и положение ноги впереди тела позволяют животному очень быстро зарываться в песок при появлении врага. Интересно сравнить с соленами совершенно вымерший род *Dreissensiomya*; удлиненные раковины форм этого рода иногда

встречаются в плиоцене Керченского полуострова в вертикальном положении, причем передний конец их обращен книзу (рис. 249).

Зарывающиеся пластинчатожаберные имеют обычно довольно тонкие створки, так как, погружаясь в осадки дна, эти животные настолько защищены и от врагов и от разрушающего действия прибоя, что не нуждаются в особенно прочной и толстостенной раковине. Такую же тонкостенную раковину имеют формы, живущие в пустотах, просверливаемых ими в твердом, скалистом грунте или в твердых подводных предметах, например фолады (род *Pholas*), у которых раковина снаружи покрыта зазубренными ребрами (рис. 281). Проникнув в какое-нибудь углубление, такая двустворка просверливает себе дорогу вращательными движениями своей раковины. Приспособленная к подобным движениям, раковина имеет, естественно, более или менее цилиндрическую форму.

Многие пластинчатожаберные прикрепляются к различным подводным предметам и ведут «сидячий» образ жизни временно или постоянно. Один из способов прикрепления — прикрепление с помощью так называемого б и с с у с а. На рис. 221 показан *Mytilus*, прикрепленный посредством биссуса — тонких роговых нитей, которые выделяются особой железой, расположенной на нижней стороне ноги.

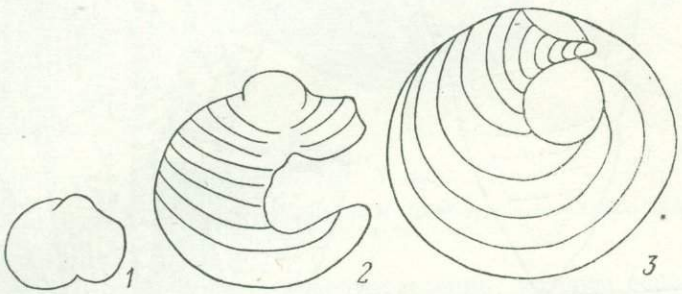



Рис. 224. *Anomia*. Стадии развития правой створки раковины.

*1* — биссус проходил через выемку нижнего края; *2* — глубокая выемка для биссуса видна справа; *3* — выемка для биссуса превратилась в круглое отверстие. По Дакке.

Некоторые двустворки в юности прикрепляются с помощью биссуса, а во взрослом состоянии ведут свободный образ жизни (*Pecten*, рис. 283). Другие, например род *Anomia*, наоборот, прочно прикрепляются биссусом на всю жизнь. На рис. 224 изображена правая створка юной аномии: биссус выступает из-под нижнего края. После того как аномия прикрепляется, раковина, продолжая нарастать, иногда совершенно окружает биссус, который в конце концов оказывается проходящим посредине раковины. Он пропитывается известью, и раковина после этого лежит на правой створке, будучи прочно прикреплена обизвествленным биссусом.

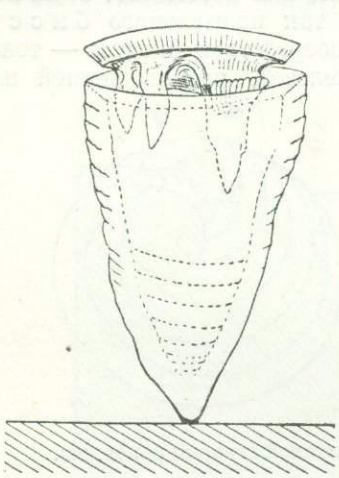
Другой способ прикрепления двустворок заключается в прирастании раковины к твердым предметам или к поверхности дна, с помощью органического вещества — конхиолина — и извести, которая выделяется мантией у ноги. Способность прирастать может вырабатываться у тех пластинчатожаберных, которые лежат обычно на одной створке. При этом верхняя, не приросшая, створка изменяется сравнительно мало, а нижняя, приросшая, претерпевает значительные изменения, иногда настолько большие, что створка эта, потеряв всякое сходство со своими предками, приобретает облик, напоминающий скелетные образования представителей других типов животного мира. Например, так называемые р у д и с т ы, весьма своеобразные двустворки мелового периода (рис. 225), по внешнему виду похожи на некоторых одиночных кораллов. Тут мы имеем хороший пример к о н в е́ р г е н ц и и, т. е. схождения признаков различных групп организмов, вызванного одинаковыми условиями существования.

Для прирастающих форм очень характерно значительное утолщение стенок прикрепленной створки: мы уже знаем, что прикрепленные животные нуждаются для защиты в более прочном панцыре, чем подвижные животные, способные

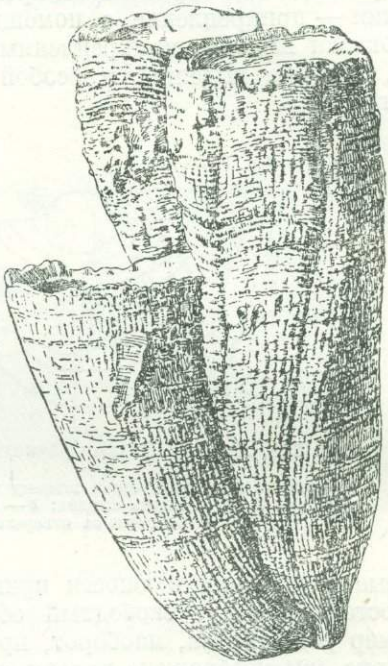
спасаться бегством, зарыванием в ил и т. д.; массивность же не ухудшает положения неподвижного животного.

Не только раковины, прирастающие ко дну или просто лежащие на одной из створок, бывают неравностворчаты (неравностворчатыми называются раковины, у которых створки отличаются одна от другой по величине, выпуклости, скульптуре; см., например, рис. 233 и 258); неравностворчатость наблюдается иногда и у свободных и способных к передвижению пластинчатожаберных (см., например, рис. 279).

Классификация двустворок. До сих пор нет общепринятой классификации пластинчатожаберных, несмотря на то, что они представляют собою один из наиболее полно изученных классов животного мира. Особенно значительные разногласия существуют среди ученых относительно подразделения класса пластинчатожаберных на отряды и отрядов их — на подотряды.



*1*



*2*

Рис. 225. *Hippurites*.

*1* — схема строения; *Hippurites*, прикрепленный заостренным концом; на одной из створок видны «днища» на другой створке, имеющей форму крышки, видны массивные зубы; *2* — *Hippurites radiosus*. Верхний мел, × 1/2. По Берри (*1*) и Геннигу (*2*).

Прежние исследователи делили всех двустворок на одномускульных и двумускульных — по числу сводящих мускулов; двумускульные же делились на неравномускульных и равномускульных. К первым относились формы, у которых передний сводящий мускул, судя по его отпечатку на раковине, заметно меньше заднего сводящего мускула, ко вторым же причислялись двухстворки, у которых передний и задний сводящие мускулы имеют приблизительно одинаковые размеры. Равномускульные далее делились на имеющих цельную мантийную линию и на имеющих мантийную линию с синусом. Следовательно, общая схема подразделения была следующая:

Класс пластинчатожаберных

Одномускульные | Двумускульные

Двумускульные: Неравномускульные | Равномускульные

Равномускульные: Имеющие цельную мантийную линию | Имеющие мантийную линию с синусом

Эта классификация в целом не может быть признана правильной. Прежде всего, неравномускульные стоят ближе к одномускульным, чем к равномускуль-

ным. Далее, хотя присутствие синуса и является важным признаком, но подразделять класс двустворок на основании только этого признака нельзя, так как синус развивался в разнообразных группах двустворок, в том числе и у некоторых из тех родов, которые причисляются к группе, лишенных синуса, а также у неравномускульных.

Зоологи нередко кладут в основание классификации пластинчатожаберных характер жабер. Но и эта классификация является в значительной степени искусственной, так как она объединяет группы, не происходящие от общего предка (например, группу *Trigonia* и группу, *Arca*) и разъединяет группы, явно близко родственные одна другой (например группу *Ostrea* и группу *Pecten*) на основании особенностей лишь одной системы органов — жабер.

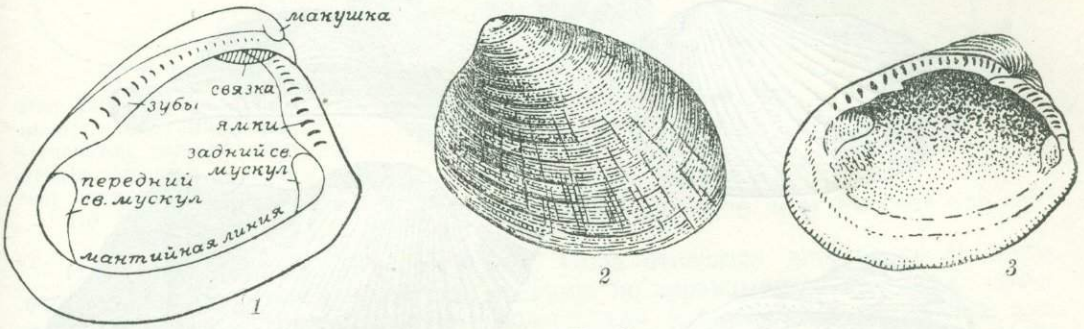



Рис. 226. *Nucula*.

*1* — схема правой створки с внутренней стороны (по М. Дэвису); *2* и *3* — *Nucula placentina*. Неоген. Немного увеличена.

Здесь мы будем придерживаться подразделения, которое основано в значительной степени на особенностях замка. Надо заметить, что, хотя классификация, основанная на строении замка, была впервые выдвинута в палеонтологии, в настоящее время зоологи, изучающие нынешних моллюсков, придают весьма важное значение замку при разделении двустворок на отряды и подотряды.

Отряд *Taxodonta* (рядозубые). Замок таксодонтный, т. е. с более или менее многочисленными зубами, которые расположены в два ряда, идущие вдоль передней и задней частей замочного края. Связка либо внутренняя,

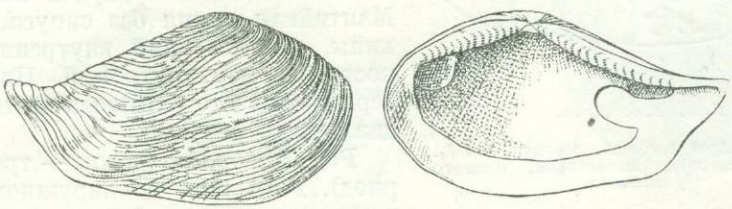


Рис. 227. *Leda pella*. Миоцен, чокракский горизонт. ×3.

лежащая в ямке, расположенной между передним и задним рядами зубов, либо наружная, помещенная между макушкой и замочным краем. Мантийный синус бывает редко. Края створок часто бывают зазубрены.

Род *Nucula* (силур — ныне). Раковина замкнутая, овально-треугольная, очень неравносторонняя: задняя часть раковины гораздо короче передней (рис. 226). Щиток хорошо выраженный. Макушки слабо выдающиеся, несколько завернутые кзади. Наружная поверхность гладкая или украшенная тонкими радиальными или концентрическими ребрышками. Связка внутренняя; ложечка для нее направлена от макушки вперед и вниз. Замок состоит из переднего и заднего рядов маленьких дуговидных зубов, причем в переднем ряду зубов гораздо больше, чем в заднем. Внутренняя поверхность перламутровая. Отпечатки сводящих мускулов почти равные; мантийная линия цельная, отчетливо вдавленная; края створок почти всегда мелко зазубренные.

Род *Leda* (силур — ныне, рис. 227). К этому роду относятся небольшие, вытянутые в длину, сзади клювовидно суженные формы со слабо выдающейся макушкой, которая слегка завернута кзади. Раковина неравносторонняя: передняя часть ее короче задней. Ложечка внутренней связки маленькая, не выдающаяся. Она лежит между передним и задним рядами маленьких зубов. Задний ряд значительно длиннее переднего. Мантийный синус неглубокий.

Род *Arca* (триас — ныне). Раковина обычно вытянутая в длину, неравносторонняя: задняя часть обычно длиннее передней (рис. 228). Связка лежит на наружной площадке, расположенной между макушкой и замочной площадкой. Связочная площадка треугольная, покрытая многочисленными тонкими бороздками, которые образуют тупые углы. Углы эти обращены вершинами вверх, к макушке. Замочный край прямой. Замок состоит из многочисленных зубов, расположенных в один прямой или почти прямой ряд. Близ концов этого ряда зубы передко занимают наклонное положение. Под макушкой зубы сидят тесно и перпендикулярны к замочному краю. Отпечатки сводящих мускулов почти равные. Мантийная линия без синуса. Слой раковины, выстилающий внутреннюю поверхность, не перламутровый. Наружная поверхность часто украшена явственными радиальными ребрами.

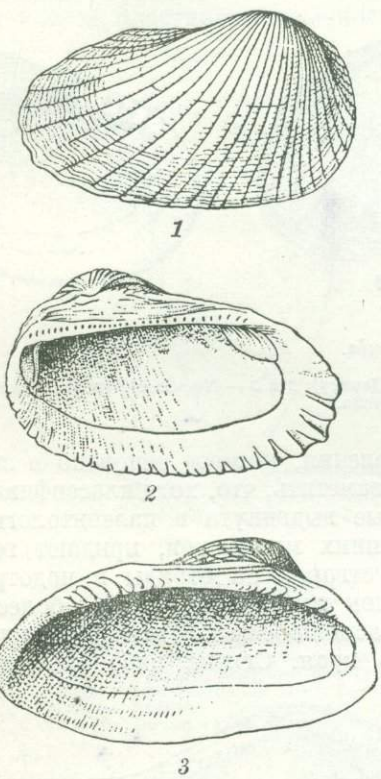



Рис. 228. *Arca*.

*1* и *2* — *Arca turonica*, миоцен, × 1½.
*3* — *Arca barbata*, плейстоцен, немного увеличено.

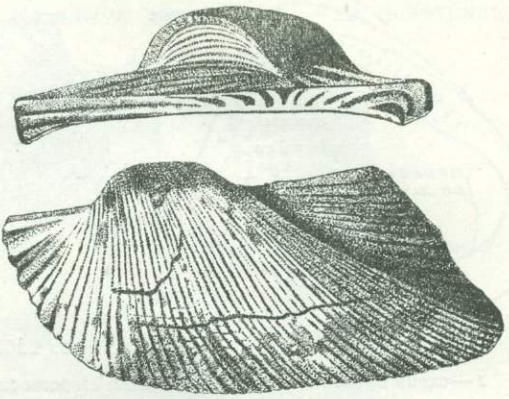


Рис. 229. *Macrodon carinatus*. Мел. По Циттелю.

Род *Macrodon* (девон — третичный период). Раковина, по наружному виду похожая на многие формы только что рассмотренного рода, неравносторонняя, сильно вытянутая в длину (рис. 229). Треугольная связочная площадка очень низкая, с тонкими бороздками. Зубы немногочисленные: их гораздо меньше, чем у предыдущего рода. Под макушкой зубы короткие, поперечные по отношению к замочному краю. Впереди от макушки зубы заметно более длинные и сильно наклоненные. Задние зубы длинны, в виде валиков, параллельных замочному краю.

Род *Cucullaea*, известный от триаса и продолжающий существовать доныне, наиболее распространен в юре и мелу (рис. 230). Этот род очень близок к только что рассмотренному. Раковина имеет трапецоидальную форму. Поверхность почти гладкая, иногда покрытая тонкими радиальными штрихами. Связочная площадка такого же типа, как у *Arca*. Зубы в средней части зубного ряда, под макушкой, короткие и вертикальные, а кпереди и кзади зубы быстро становятся длинными и параллельными замочному краю. Отпечаток заднего сводящего мускула обычно граничит спереди с особым валиком (который на внутренних ядрах сохраняется в виде бороздки).

Род *Pectunculus* (мел — ныне). Раковина почти круглая, равностворчатая, почти равносторонняя, выпуклая, толстостенная, изнутри фарфоровидная (рис. 231). Макушки чуть

повернуты назад. Наружная поверхность с плоскими, но явственными радиальными ребрами. Связка расположена на площадке, лежащей между макушкой и замочной пластинкой и покрытой более или менее многочисленными узенькими угловатыми бороздками, как у представителей рода *Arca*. Замочный край дуговидно изогнутый. Имеются передний и задний ряды коротких, довольно мощных зубов, которые в средней части замочной пластинки у старых особей исчезают вследствие расширения связочной площадки. Крайние передние и задние зубы почти горизонтальны. Отпечатки сводящих мускулов овальные. Свободные края створок с внутренней стороны зазубренные.

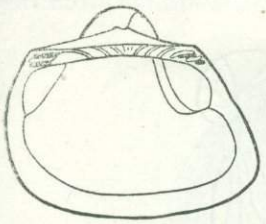
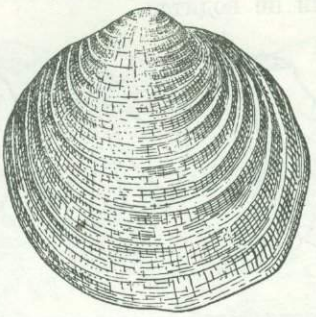


Рис. 230. *Cucullaea concamerata*, ныне живущая. Отпечаток заднего сводящего мускула ограничен спереди валиком. По М. Дэвису.



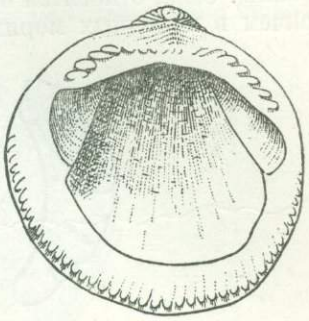


Рис. 231. *Pectunculus glycimeris*, ныне живущий вид.

Отряд *Dysodonta* (беззубые). Сюда относятся двустворки с одним отпечатком сводящего мускула или с двумя, но неравными отпечатками. Зубы либо отсутствуют, либо развиты слабо; только у немногих форм имеется два довольно сильно развитых коротких зуба, между которыми помещается ямка для внутренней связки. Самое название отряда значит «беззубые». Мантийная линия почти всегда цельная, без синуса.

Животные ведут постоянно или временно прикрепленный образ жизни, прикрепляясь либо посредством биссуса, либо прирастанием одной из створок ко дну.

Рис. 232. *Ostrea:*

*1* — *Ostrea ventilabrum*, олигоцен; левая створка; *св. м* — сводящий мускул; *св* — связка; *2* — то же, олигоцен; вид справа; *3* — *Ostrea digitalina*, миоцен. Уменьшено. По Дэвису.

Род *Ostrea* появился, быть может, уже в карбоне, часто встречается с юры и продолжает существовать доныне (рис. 232). Раковина обычно довольно крупная, неправильных очертаний, неравносторонняя: левая створка прикрепленная и выпуклая, больше правой; правая створка плоская или вогнутая. Стенки раковины внутри пластинчатые. Верхний край короткий. Макушка левой створки выдающаяся, часто более или менее завернутая кпереди или кзади. Левая створка скульптированная, с многочисленными неправильными, мало выступающими радиальными ребрами, протягивающимися до края раковины; правая створка часто более или менее гладкая. Связка внутренняя, двусторонняя. Ямка для нее треугольная, иногда сильно вытянутая в верхне-нижнем направлении. Зубов нет. Единственный мускульный отпечаток (соответствующий отпечатку

заднего сводящего мускула других двустворок) лежит почти в центре или ближе к заднему краю раковины. Мантийная линия нечеткая. Настоящего перламутра нет, но внутренняя сторона у некоторых форм местами перламутроподобная. Выемки для биссуса нет. Подобно многим другим пластинчатожаберным, прирастающим к подводным предметам, эти животные характеризуются неправильностью и значительной индивидуальной изменчивостью очертаний и формы раковины. Сюда относятся обыкновенные устрицы. Живут исключительно в морях, причем в холодных морях они не водятся.

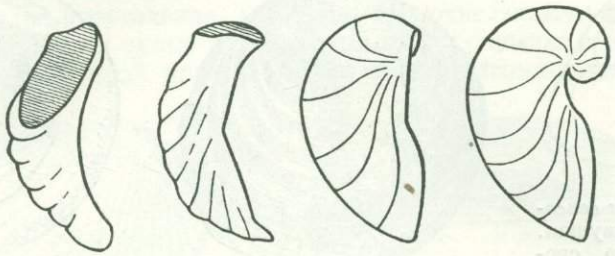


Рис. 233. Эволюция левой створки у представителей *Gryphaea* из нижней юры. Схема показывает постепенное усиление кривизны (слева направо). По Трумену.

Устрицы обычно живут большими массами на небольших участках мелководной полосы моря, образуя нередко так называемые устричные банки. Новые особи прикрепляют свои маленькие раковинки к имеющимся уже раковинам, и таким образом банка может расти вверх; под живыми устрицами могут быть слои раковин отмерших уже устриц. Подобные банки могут расти в тех местах, где не отлагаются осадки. Так как устрицы довольно прочно прирастают к подводным предметам, то в ископаемом состоянии положение их нередко оказывается тем же, какое они занимали на дне моря.

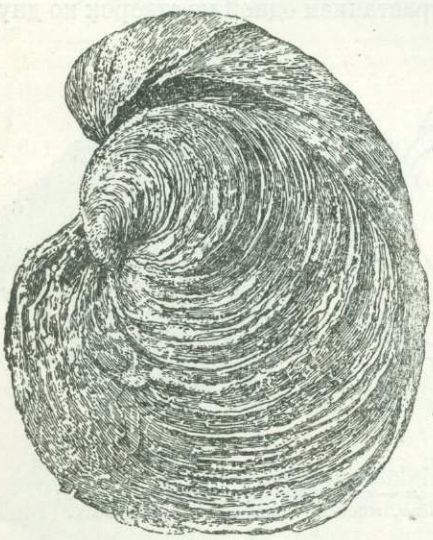


Рис. 234. *Exogyra galeata*. Олигоцен. × 1/3. По Циттелю-Рябинину.

К настоящим устрицам, описанным только что под родовым названием *Ostrea*, близки формы, которые характеризуются сильно закрученной макушкой очень выпуклой левой створки при плоской или даже вогнутой правой створке, играющей роль крышки. Эти формы обычно причисляются к роду «*Gryphaea*», который, повидимому, является ложным родом, так как формы, приобретавшие его признаки, возникали, ответвляясь от устриц, несколько раз на протяжении геологической истории: в триасе, юре, мелу и в третичном периоде. На рис. 233 показано эволюционное развитие грифеи из обыкновенной устрицы в нижнеюрское время.

Грифеи либо прикреплены на всю жизнь макушками своих левых створок, либо — чаще — в зрелом состоянии перестают быть прикрепленными и лежат свободно на дне.

Род *Exogyra* (верхняя юра — мел) характеризуется (рис. 234) тем, что макушки обеих створок раковины спирально закручены в одну сторону, а именно назад, в то время как у грифей макушка левой створки, закручиваясь, не отклоняется ни кзади, ни кпереди.

Род *Anomia* (юра — ныне). Раковина неправильная, более или менее круглая или овальная; она принимает облик тех предметов, к которым прикрепляется (рис. 224 и 235). Створки тонкие, просвечивающие, слегка перламутровые изнутри. Раковина неравностворчатая: левая створка целая, выпуклая, снабженная под макушкой связочной ямкой; она несет четыре мускульных отпечатка; правая створка уплощенная, имеет вид крышечки; имеется широкая выемка, через которую проходит обизвествленный биссус. Связочная ямка — на

верхнем краю створки, позади входа в выемку. На этой створке имеется лишь один отпечаток сводящего мускула, находящийся посредине внутренней поверхности. Рис. 224 иллюстрирует способ образования и зарастание выемки для биссуса у аномии.

Род *Pecten* (девон — ныне). Раковина почти равносторонняя, равностворчатая или неравностворчатая; створки с хорошо развитыми ушками — передним и задним (рис. 236[1]). Раковина иногда прикрепляется с помощью рогового биссуса, который проходит через особую выемку правой створки. Наружная связка

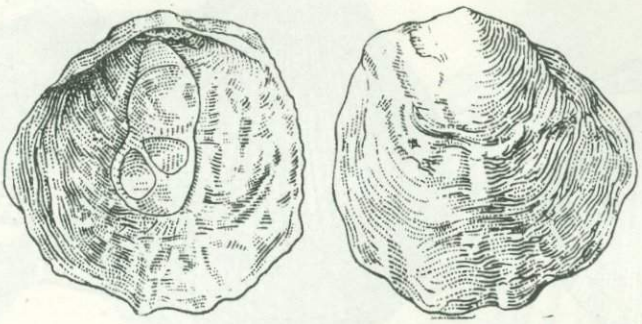


Рис. 235. *Anomia*. Ныне живущая форма. $\times 1^1/_2$.

тянется вдоль верхнего края створок, внутренняя связка помещается в вертикальной узкой, центральной ямке. Замок состоит из нескольких расходящихся пластинчатых зубов, которые расположены по обе стороны от внутренней связки симметрично и развиты то слабее, то сильнее. Отпечаток единственного сводящего мускула расположен несколько эксцентрично (ближе к заднему краю, чем к переднему). Животные могут плавать или передвигаться скачками, хлопая створками.

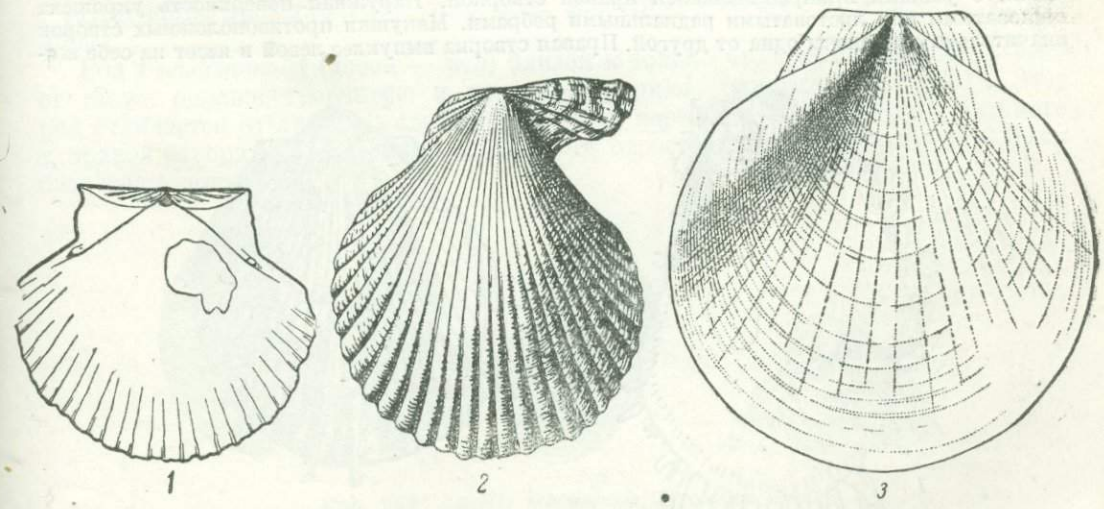



Рис. 236. Представители семейства *Pectinidae*. Ест. вел.

*1* — *Pecten maximus*, современный, правая створка; *2* — *Chlamys varia*, плейстоцен; *3* — *Amussium*, ныне живущий вид. *1* — по М. Дэвису.

Приведенная характеристика соответствует весьма широкому пониманию рода *Pecten*. В настоящее время этот обширный род *Pecten* в широком смысле слова подразделяют на ряд родов, из которых мы познакомимся с двумя: *Chlamys* и *Amussium*.

Род *Chlamys* (верхний карбон — ныне). Раковина (рис. 236[2]) не вполне равностворчатая; обе створки выпуклые. Наружная поверхность покрыта многочисленными, довольно узкими радиальными ребрами, нередко чешуйчатыми. Ушки неодинаковые: переднее обычно заметно больше заднего. Выемка для биссуса всегда присутствует, являясь то более, то менее глубокой. Зубы слабо выражены или исчезают.

Род *Amussium* (типичные представители известны из третичных отложений и из современной морской фауны) характеризуется (рис. 236[3]) слабо неравностворчатой, тонкостенной ра-

раковиной с уплощенными створками, с маленькими ушками и почти гладкой наружной поверхностью. На внутренней поверхности могут быть ребра, но иногда она совершенно гладкая.

К роду *Lima* (верхний карбон — ныне) относятся формы с равностворчатыми неравносторонними раковинами (рис. 237). Раковина несколько похожая на раковину пектена, с двумя ушками, но несколько скошенная. Между макушкой и замочным краем имеется треугольная ямка для связки, которая, таким образом, является наружной, в отличие от внутренней связки, занимающей аналогичное положение у пектена. Иногда имеется биссус,

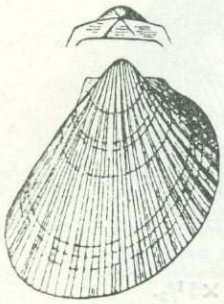


Рис. 237. *Lima pectinoides*. Нижний лейас. По Циттелю.

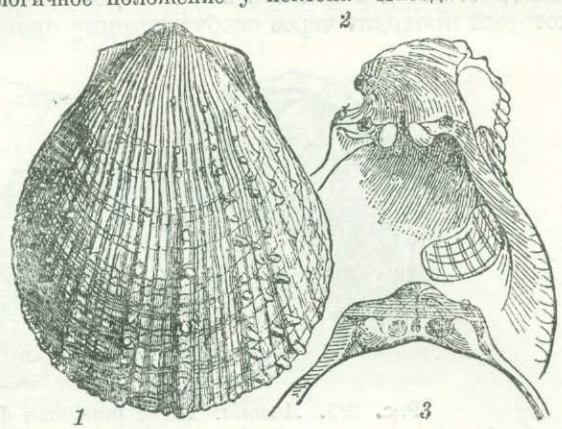



Рис. 238. *Spondylus, tenuispina*. Олигоцен. Ест. вел. По Циттелю.

*1* — левая створка снаружи; *2* — правая створка; *3* — левая створка с внутренней стороны.

и в таком случае есть маленькое зияние для его выхода. Отпечатк единственного сводящего мускула лежит несколько выше и несколько ближе к заднему краю, чем у пектена. Формы, не имеющие биссуса, плавают быстро закрывая и открывая раковину.

Род *Spondylus* (пермь — ныне). Раковина (рис. 238 и 239) неправильная, неравностворчатая, с ушками, прикрепляющаяся правой створкой. Наружная поверхность украшена шиповатыми или листоватыми радиальными ребрами. Макушки противоположных створок значительно отклонены одна от другой. Правая створка выпуклее левой и несет на себе ши-

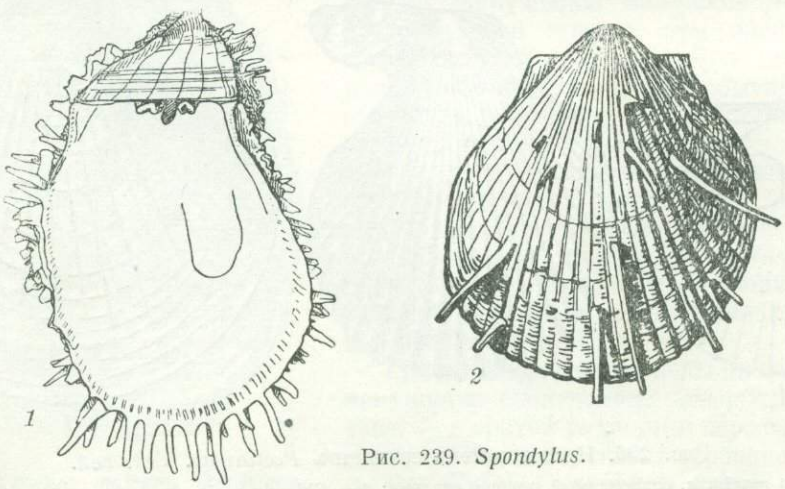



Рис. 239. *Spondylus*.

*1* — *Spondylus aculeatus*, современный, × 1/2; *2* — *Spondylus spinosus*, верхний мел, ест. вел. По М. Дэвису (*1*) и Ниверсону (*2*).

поватые пластинки, которыми она прикрепляется ко дну. Левая створка меньше правой, слабо выпукла, имеет невысокую макушку и узкие ушки. Треугольная замочная площадка на правой створке больше, чем на левой, и посредине несет вытянутую в верхне-нижнем направлении бороздку для эластической связки. Замок каждой створки состоит из двух массивных зубов и двух соответствующих им ямок; в правой створке имеется по одному зубу непосредственно перед связочной ямкой и за нею. Впереди переднего и позади заднего зуба имеется по одной ямке для соответствующего зуба левой створки. В левой створке зубы и зубные ямки располагаются в обратном порядке, т. е. по соседству со связочной ямкой лежат зубные ямки. Отпечаток сводящего мускула лежит почти в центре внутренней поверхности. К этому роду относятся раковины, неподвижно прирастающие своей правой створкой.

Род *Avicula* (силур — ныне). Раковина (рис. 240) обычно вытянута в длину, неравностворчатая (левая створка выпуклее и обычно больше правой), неравносторонняя (передняя часть короче задней), с передним и задним ушком. Заднее ушко узкое, длиннее переднего. Под передним ушком правой створки имеется выемка для биссуса. Верхний край прямой. Макушка мало выдается над ним; от нее назад и вниз идет широкая вогнутая складка, за которой лежит заднее ушко. Наружная поверхность либо гладкая, либо покрыта концентрическими тонкими ребрышками или радиальными ребрышками. Связка лежит в косвенно вытянутой ямке. Зубов нет вовсе или они слабо развиты (в каждой створке один-два маленьких кардинальных зуба, а, кроме того, в правой створке один задний боковой зуб, длинный и низкий). С внутренней стороны створки перламутровые. Отпечаток переднего сводящего мускула маленький или, чаще, отсутствует. Отпечаток заднего сводящего мускула почти в центре.

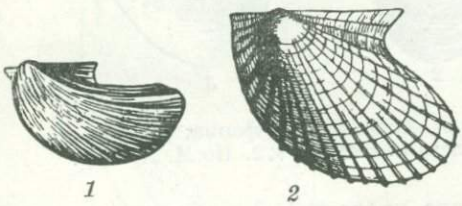



Рис. 240. *Avicula*.

*1* — *Avicula contorta*, верхний триас; *2* — *Avicula densicostata* верхний мел. По Циттелю.

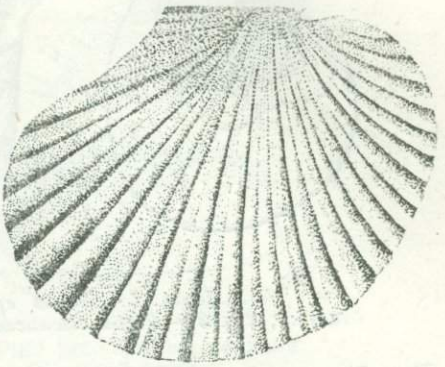


Рис. 241. *Pseudomonotis ochotica*. Верхний триас. Увел. По Циттелю-Рябинину.

Нынешние представители этого рода известны в теплых и умеренно теплых морях.

Род *Pseudomonotis* (девон — мел) близок к только что рассмотренному и имеет также неравностворчатую и неравностороннюю раковину (рис. 241). Этот род отличается от авикулы слабым развитием переднего ушка, редуцированного у правой створки до состояния маленького отросточка, под которым находится биссусная выемка.

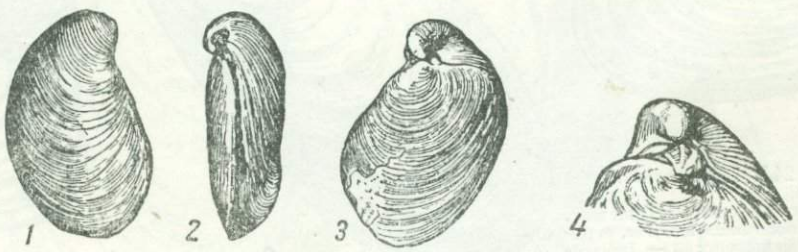



Рис. 242. *Aucella mosquensis*. Верхняя юра.

*1* — левая створка; *2* — вид сбоку; *3* — вид со стороны правой створки; *4* — макушки (с правой стороны); видно ушко правой створки. По Иловайскому.

Род *Aucella* представлен в верхней юре и в низах мела; важное значение имеет в верхнеюрских отложениях Европейской части СССР и арктической области (рис. 242). Раковина тонкостенная, неравносторонняя (макушки значительно выдвинуты вперед), удлиненная в направлении оси, идущей от макушки к заднему концу нижнего края, неравностворчатая. Левая створка выпуклая, с сильно загнутой макушкой, которая выдается над макушкой правой створки. Правая створка плоская или слабо выпуклая, с маленьким ложковидным передним ушком, под которым в левой створке имеется выемка для биссуса. Наружная поверхность покрыта концентрическими следами нарастания. Зубов нет.

Представители рода *Perna* (триас—ныне) имеют равностворчатую раковину (рис. 243) с гладкой наружной поверхностью. Передний край под заостренным носиком раковины вогнутый. Зубов нет. Связка располагается в более или менее многочисленных продолговатых ямках, ориентированных перпендикулярно к верхнему краю. Ряд этих ямок тянется вдоль всего верхнего края раковины. Имеется отпечаток лишь одного сводящего мускула. Внутренний слой раковины—перламутровый.

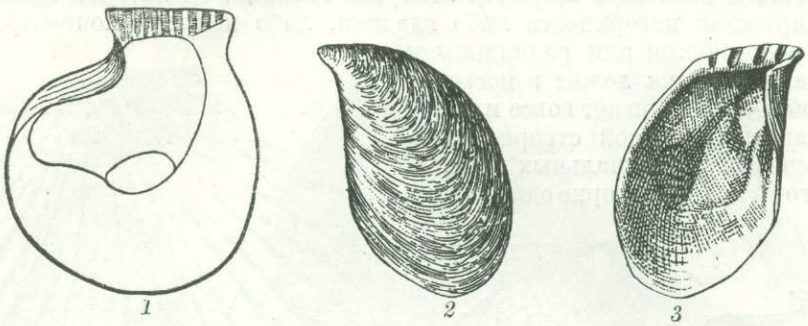



Рис. 243. *Perna*. *1* — *Perna ephippum*, современная форма; правая створка; *2* и *3* — *Perna ciscaucasica*, левая створка, ×2. По М. Дэвису.

Род *Inoceramus* в широком смысле слова представлен в юрских и особенно в меловых отложениях, где многие его формы являются чрезвычайно важными руководящими ископаемыми. Створки имеют весьма разнообразные очертания, как это видно на рис. 244. Раковина более или менее неравностворчатая, неравносторонняя (макушка ближе к переднему краю раковины, чем к заднему). Наружная поверхность имеет концентрическую скульптуру, реже радиальные ребра. Связка помещается в многочисленных узких вертикальных связочных

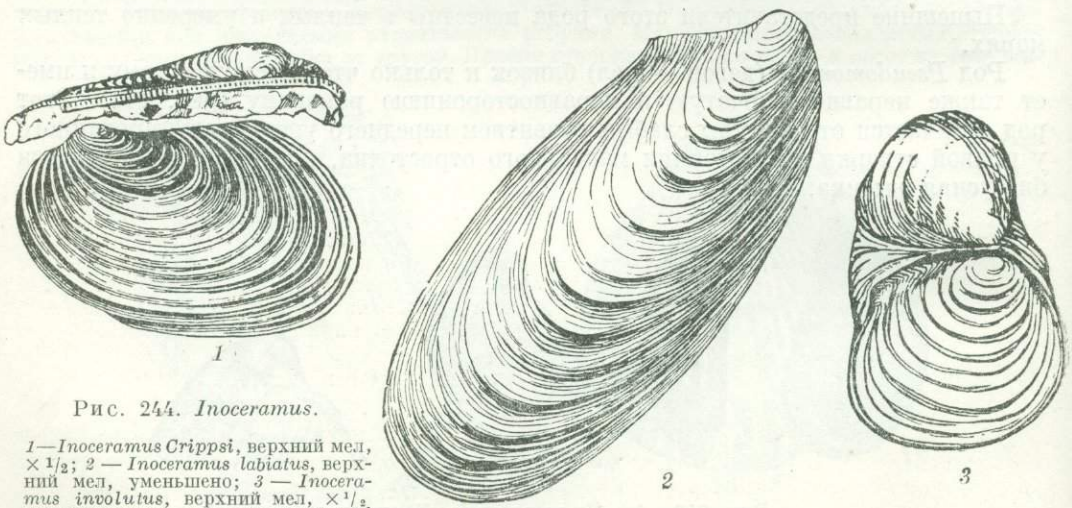



Рис. 244. *Inoceramus*.

*1*—*Inoceramus Crippsi*, верхний мел, ×1/2; *2* — *Inoceramus labiatus*, верхний мел, уменьшено; *3* — *Inoceramus involutus*, верхний мел, ×1/2. По Циттелю(*1*) и Ниверсону (*2* и *3*).

ямках. Зубов нет. Очень характерен для этого рода весьма толстый наружный призматический слой раковины; внутренний, перламутровый слой — тонкий. Мантийная линия без бинуса.

Род *Mytilus* (триас — ныне). Раковина (рис. 221 и 245) тонкостенная, равностворчатая, более или менее клиновидная; макушки заостренные, расположенные на переднем конце раковины. Связка длинная, значительно углубленная, тянется вдоль верхнего края раковины. Биссус хорошо развит. Иногда непосредственно за носиками (макушками) нижний край несет несколько очень маленьких зубов; в других случаях зубы отсутствуют. Внутренняя поверхность створок иногда слабо перламутровая. Отпечаток переднего замыкающего мускула маленький, расположенный под носиками. Отпечаток заднего замыкающего

мускула большой; он расположен близ задней части верхнего края. Животные морские.

Род *Modiola* (девон — ныне). Раковина (рис. 246) вытянута в длину, весьма неравносторонняя; макушки не на самом конце раковины; под ними развит выпуклый передний край. У носика нет зубов. Этот род близок к *Mytilus*.

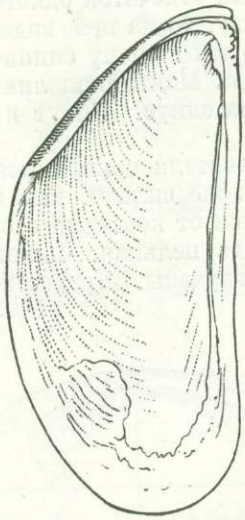


Рис. 245. *Mytilus* sp. (ныне живущий вид). Ест. вел.

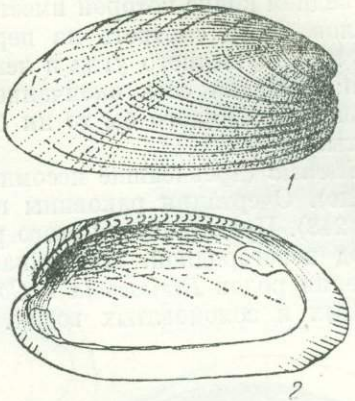


Рис. 246. *Modiola navicula*. Верхний миоцен. ×3.

*1* —правая створка снаружи; *2* — то же, с внутренней стороны.

Род *Congeria*. Древнейшие несомненные его представители известны из эоцена. Наибольшего обилия формы этого рода достигают в верхнем миоцене и нижнем плиоцене; возможно, что сюда же относятся некоторые формы, ныне живущие в Африке и в Америке. Общая форма раковины (рис. 247) весьма значительно варьирует. Передний край сильно редуцирован,

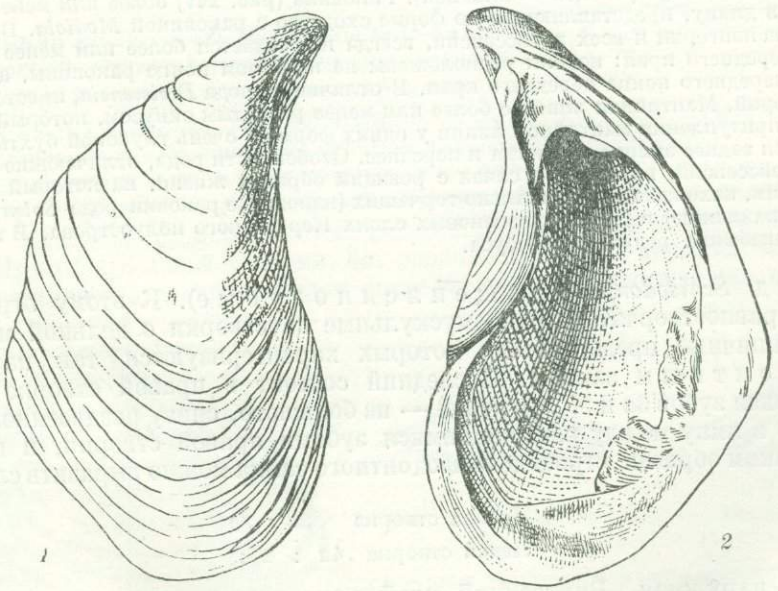


Рис. 247. *Congeria caucasica*. Плиоцен. Ест. вел.

*1* — правая створка, с наружной стороны; *2* — то же, с внутренней стороны (видна ложечка).

в связи с чем макушки находятся близ переднего конца раковины; иногда передний край совершенно отсутствует, и тогда макушки находятся на переднем конце раковины. Раковина снаружи гладкая, иногда с более или менее резким

килем, идущим от макушки назад. Отпечаток переднего сводящего мускула маленький, лежит на особой перегородке, находящейся непосредственно за макушкой. Большой отпечаток заднего сводящего мускула помещается у заднего конца верхнего края. Обычно имеется биссус и часто наблюдается соответствующая ему выемка нижнего края близ макушки. Под перегородкой находится «ложечка», на заднем конце которой имеется углубленный отпечаток одного из ножных мускулов. Если смотреть на перегородку снизу, то на ней виден валик, выходящий из макушечного угла и лежащий близко к верхнему спинному боку перегородки; ложечка есть окончание этого валика. Мантийная линия почти всегда цельная, без какого бы то ни было намека на синус. Живут в пресных и солоноватых водах.

Род *Dreissensia* (древнейшие несомненные представители появляются в нижнем плиоцене). Очертания раковины варьируют так же сильно, как и у конгерий (рис. 248). Представители этого рода отличаются от конгерий отсутствием ложечки под перегородкой. Мантийная линия всегда цельная. Филогенетические отношения родов *Dreissensia* и *Congeria* мало изучены. Дрейссенсии живут в пресных и солоноватых водах.

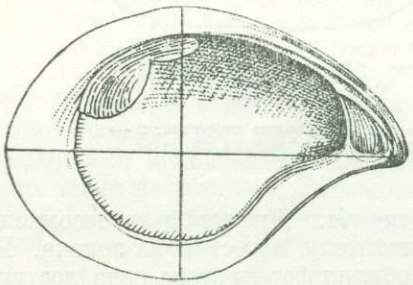


Рис. 248. *Dreissensia iniquivalvis*. Плиоцен. × $1^1/_2$.

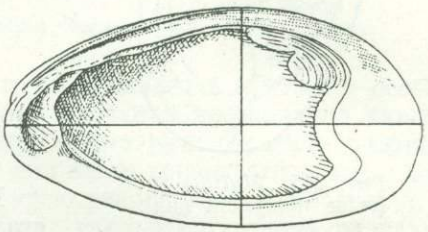


Рис. 249. *Dreissensiomya aperta*. Плиоцен (Керченский полуостров) × $1^1/_2$.

Род *Dreissensiomya* (миоцен — плиоцен). Раковина (рис. 249) более или менее овальная, вытянутая в длину, представляющая по форме сходство с раковиной *Modiola*. В отличие от большинства конгерий и всех дрейссенсий, всегда наблюдается более или менее явственное развитие переднего края: носики расположены не на самом конце раковины, а несколько позади от переднего конца переднего края. В отличие от рода *Dreissensia*, имеется ложечка, как у конгерий. Мантийная линия с более или менее развитым синусом, который варьирует от слабого притупления мантийной линии у одних форм до очень глубокой бухты у других. Наблюдается заднее зияние, а иногда и переднее. Особенности рода, отличающие его от конгерий и дрейссенсий, возникли в связи с роющим образом жизни, на который указывает, между прочим, нахождение вертикально торчащих (наподобие раковин рода *Solen*) экземпляров (макушками вниз) в среднеплиоценовых слоях Керченского полуострова. В таких условия была неизбежна редукция биссуса.

Отряд *Schizodonta* (расщепленнозубые). К этому отряду принадлежат равностворчатые, равномускульные двустворки с цельной мантийной линией, типичные представители которых характеризуются так называемым схизодонтным замком. Последний состоит в правой створке из двух расходящихся зубов 3*a* и 3*b*, а в левой — из большого, снизу раздвоенного зуба 2, входящего в ямку между расходящимися зубами правой створки, и переднего зуба 4*a*. Таким образом, строение схизодонтного замка можно выразить следующей формулой:

Правая створка 3*a* : 3*b*

Левая створка 4*a* : 2 :

Связка наружная. Внутренний слой раковины перламутровый. Биссуса нет.

Род *Trigonia* (рис. 250, 251 и 252) имеет широкое распространение в осадках юрской системы, реже встречается в меловой системе, а в более новых отложениях попадается чрезвычайно редко, хотя он представлен и в нынешней фауне (у берегов Австралии). Раковина равностворчатая, довольно толстостенная, часто треугольной формы, неравносторонняя; макушка близка к переднему концу

раковины и завернута назад. Бóльшая, передняя часть наружной поверхности (переднее поле) покрыта концентрическими или радиальными ребрами или рядами бугорков. От макушки к заднему концу нижнего края идет более или менее заметный киль, или перегиб; часть наружной поверхности, лежащая за килем

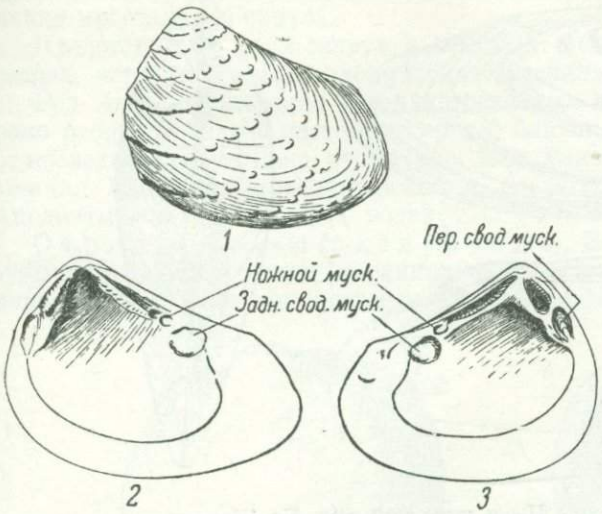



Рис. 250. *Trigonia bronn*. Верхняя юра.

*1* — левая створка снаружи; *2* — правая створка, внутренняя сторона; *3* — левая створка, внутренняя сторона. По М. Дэвису.

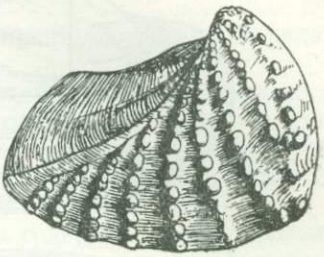


Рис. 251. *Trigonia navis*. Средняя юра. По Циттелю.

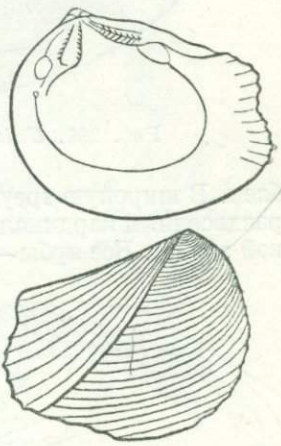


Рис. 252. *Trigonia bronni*, современная. По М. Дэвису.

(называемая задним полем), несет иную скульптуру, чем переднее поле. Связка наружная; она лежит в довольно короткой бороздке, позади макушек.

Внутренняя поверхность раковины перламутровая. В каждой створке имеется по два довольно длинных зуба. В правой створке — кардинальные зубы 3*a* и 3*b*, из которых первый направлен вперед, а второй — назад, в левой же створке имеются кардинальные зубы 2 и 4*a*, из которых 2 — раздвоенный, т. е. состоит из двух ветвей — передней и задней, и входит в пространство, заключенное между двумя расходящимися зубами противоположной створки. Другой зуб левой створки, 4*a*, расположен вдоль передней ветви верхнего края раковины и ограничивает спереди ямку, служащую для помещения

Рис. 253. *Schizodus obscurus*. Верхняя пермь.

*1* — ядро, увеличено; *2* — замок правой створки *Schizodus*; *3* — то же, левой створки. По Кингу.

зуба 3*a* правой створки. Зубы 3*a* и 3*b* по своим бокам несут ряды поперечных бороздок; такие же поперечные бороздки имеются и на стенках зубных ямок левой створки. Отпечаток переднего сводящего мускула, лежащий близ переднего края раковины, несколько меньше отпечатка заднего. Мантийная линия без синуса.

Род *Schizodus* (девон — пермь). Раковина (рис. 253) более или менее овальная, с выпуклым округлым передним краем и косо срезанным задним. Макушка немного завернута назад. В правой створке два сильно расходящихся кардинальных зуба (3*a* и 3*b*), приближенных к верхнему краю. Из этих зубов задний иногда

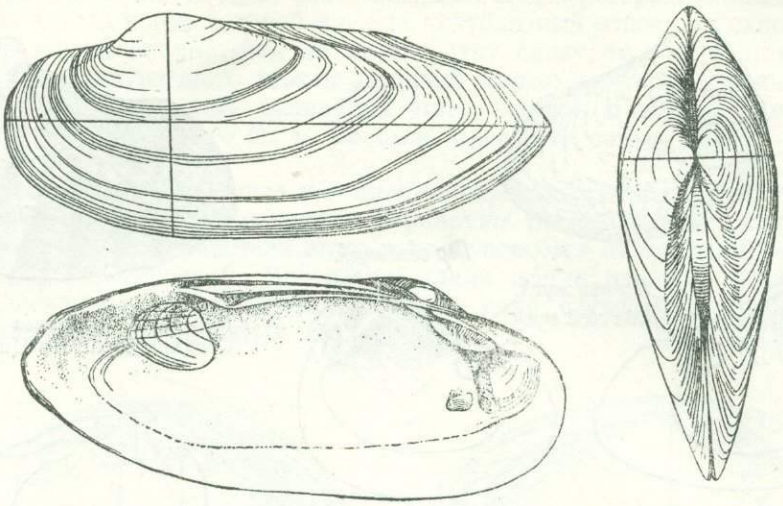


Рис. 254. *Unio pictorum*. Ныне живущий вид. По Жадину.

ослаблен. В широкую треугольную ямку между этими зубами входит очень большой раздвоенный кардинальный зуб левой створки, которая имеет также передний боковой зуб 4*a*. Все зубы — гладкие, без поперечных бороздок.

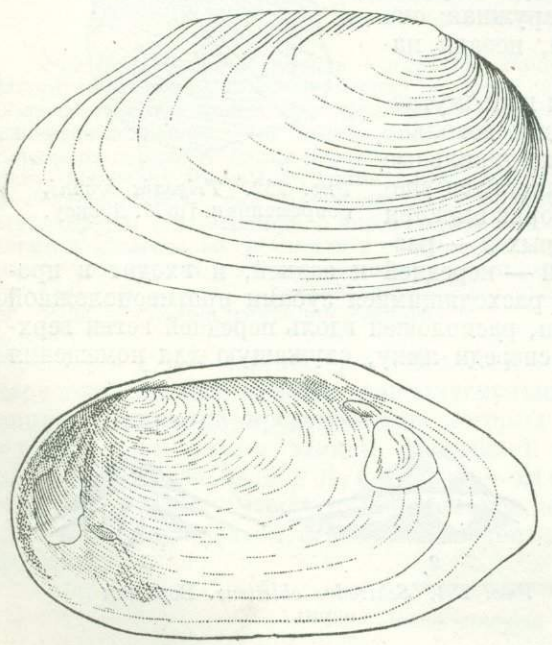


Рис. 255. *Anodonta* sp., ныне живущая форма. Естественная величина.

Род *Unio* (юра — ныне) значительно отличается от типичных представителей отряда и относится к последнему лишь условно. Раковина (рис. 254) толстостенная, более или менее вытянутая в длину, не зияющая, очень неравносторонняя: передняя часть значительно короче задней. Снаружи раковина покрыта роговым слоем, под которым имеется тонкий призматический слой. Сильно развит перламутровый слой. Наружная поверхность покрыта концентрическими следами нарастания. На макушке почти всегда заметна скульптура: бугорки, ребрышки, складочки. Остальная, бóльшая часть наружной поверхности обычно бывает гладкой, но иногда и здесь развита более или менее заметная ребристость. От макушки назад и несколько вниз идет перегиб, отделяющий узкое заднее поле от широкого переднего.

Замок правой створки состоит из одного кардинального зуба 3 под макушкой, немного впереди нее; этот зуб либо довольно тонок и пластинчат, либо толст. Он покрыт многочисленными бороздками, которые иногда глубоко рассекают его. Вдоль задней части верхнего края тянется, начинаясь близ макушек, пластинчатый зад-

ний боковой зуб. Замок левой створки содержит два кардинальных зуба (2 и 4*a*), то довольно тонкие, пластинчатые, то толстые, и два пластинчатых задних боковых зуба. Зубы покрыты неправильными штрихами и бороздками. Отпечаток переднего сводящего мускула углубленный; отпечаток заднего сводящего мускула менее углублен и несколько крупнее. Связка задняя. Мантийная линия простая, без синуса.

Представители рода живут в пресных водах, преимущественно в реках и озерах, изредка в слабо солоноватых бассейнах.

Род *Anodonta* (нередко в верхнетретичных и четвертичных отложениях; широко распространен в настоящее время) близок к предыдущему роду, отличаясь от последнего отсутствием зубов (рис. 255). Раковина удлиненно-овальная, тонкостенная. Макушки не возвышающиеся, покрытые слабо заметными морщинками. Анодонты живут в пресных водах.

Отряд *Heterodonta* (разнозубые). Замок содержит хорошо развитые зубы гетеродонтного типа (кардинальные и боковые зубы) и бывает обычно либо цирреоидным, либо люциноидным. Отпечатки сводящих мускулов почти равные.

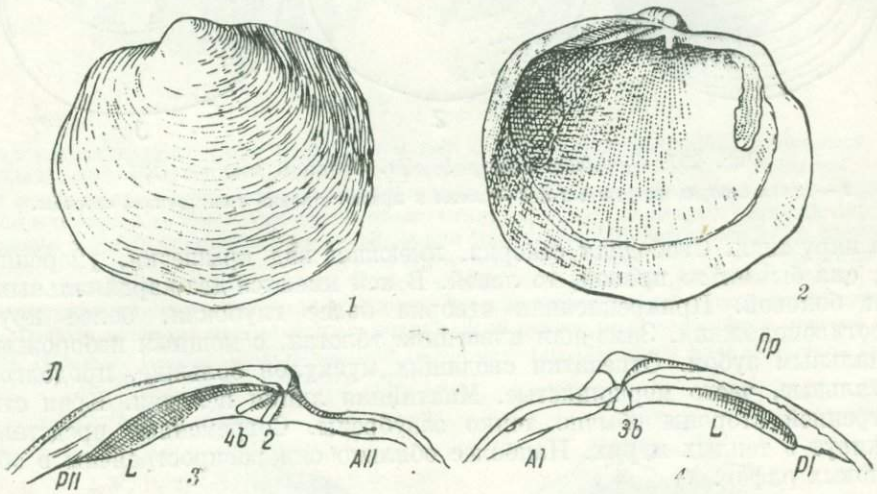



Рис. 256. *Lucina lactea*. Плейстоцен.

*1* и *2* — левая створка снаружи и изнутри, × 1¹/₂; *3* и *4* — замок левой и правой створки. *3* и *4* — по Косману.

Этот очень обширный и важный отряд представляет большое разнообразие в отношении очертаний раковины, мантийной линии, строения связки и скульптуры раковины.

Род *Lucina* (в широком смысле) охватывает многочисленные группы, которые обычно рассматриваются как самостоятельные роды (триас — ныне). Раковина (рис. 256) довольно тонкостенная, равностворчатая, замкнутая, более или менее круглая, уплощенная или очень выпуклая, с завернутыми вперед макушками; наружная поверхность либо гладкая, либо концентрически-ребристая. Связка более или менее глубоко сидящая, длинная. Замок варьирует от полного отсутствия зубов до озубления, соответствующего следующей полной формуле люциноидного типа (см. стр. 159). Среднее место занимает не зуб 1 правой створки, который совершенно отсутствует, а зуб 2 левой створки.

Отпечатки сводящих мускулов неравные, отдаленные друг от друга. Передний из них — удлиненный, расположенный внутри мантийной линии. Мантийная линия без синуса.

Род *Spaniodontella* (миоцен). Раковина (рис. 257) маленькая, треугольно-округленная или круглая, довольно выпуклая, гладкая или концентрически-ребристая, слабо неравносторонняя, не зияющая. Носики маленькие, довольно значительно выдающиеся над замочным краем, слабо завернутые вперед. Мантийный отпечаток без синуса, обыкновенно далеко отстоящий от нижнего края. Отпечатки сводящих мускулов почти одинаковые.

В правой створке имеется более или менее удлиненный кардинальный зуб. Над ним мы видим тонкий зуб, похожий на перевернутую букву *V* и состоящий из двух ветвей, сходящихся

одна с другой под углом; за задней ветвью этого зуба лежит связочная ямка. В левой створке — большой топоровидный кардинальный зуб, состоящий тоже из двух ветвей: передней — тонкой и задней — толстой; позади задней ветви лежит связочная ямка.

Род *Chama* (мел — ныне). Раковина неправильная (рис. 258), неравностворчатая, толстостенная, более или менее круглая, прикрепляющаяся к посторонним предметам одной из створок. Макушки всегда завернуты вперед и спирально закручены, причем макушка прикрепленной створки всегда более высокая, чем макушка свободной створки. Поверхность покрыта пластинками и шипами. У некоторых форм скульптура одной створки отличается от скульптуры другой.

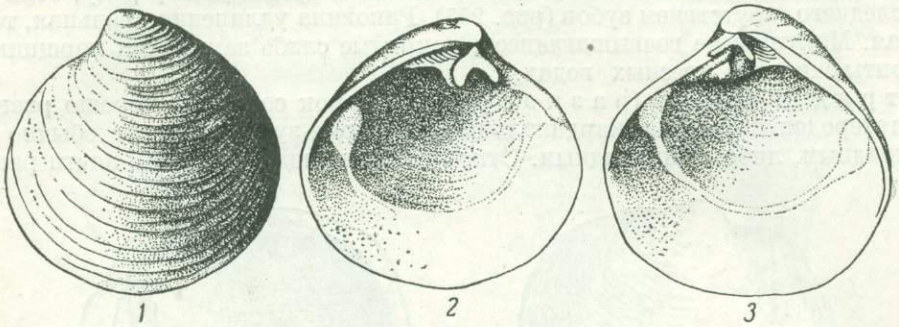



Рис. 257. *Spaniodontella pulchella*. Средний миоцен. × 5.
*1* — левая створка снаружи; *2* и *3* — левая и правая створки с внутренней стороны.

Связка наружная. Свободная створка, имеющая вид крышечки, умеренно выпукла; она бывает то правой, то левой. В ней имеются два кардинальных зуба и один боковой. Прикрепленная створка более глубокая, более крупная, чем противоположная. Замочная пластинка толстая, с мощным изборожденным кардинальным зубом. Отпечатки сводящих мускулов большие, продолговатые или овальные, часто морщинистые. Мантийная линия цельная. Края створки с внутренней стороны обычно тонко зазубрены. Современные представители рода живут в теплых морях. Наиболее обильно они распространены в области коралловых рифов.

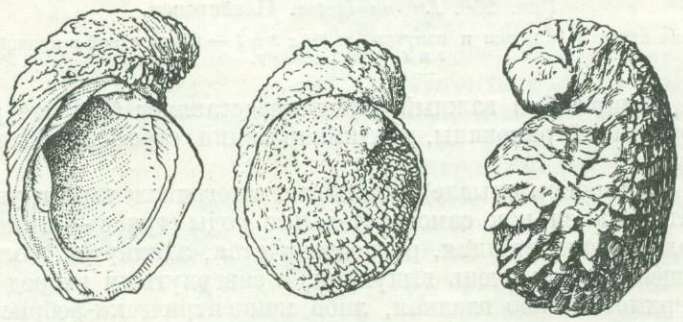


Рис. 258. *Chama toulai*. Средний миоцен. Увеличено.

Правильно ориентировать раковину нетрудно, так как макушки всегда завернуты вперед, а связка всегда расположена с задней стороны.

Род *Cardium* (палеоген — ныне). Раковина (рис. 259) сильно варьирует по своим очертаниям: чаще всего она либо округлая, либо овальная, большей частью замкнутая; макушки завернуты вперед, либо высокие, либо низкие. Раковина покрыта радиальными ребрами. Связочные подпорки то более, то менее удлиненные; они тянутся вдоль задней части верхнего края. Замок люциноидного типа, с кардинальными и боковыми зубами; зубы у некоторых форм частично, а у других полностью исчезают. Когда зубной аппарат развит полно, в правой створке мы видим: 1) небольшой передний кардинальный зуб 3*a*, позади и несколько ниже его — обычно более крупный задний кардинальный зуб 3*b* и 2) по два боко-

вых спереди (*AI* и *AIII*) и сзади (*PI* и *PIII*). В левой створке: передний кардинальный зуб 2, позади и несколько выше его — обычно менее крупный задний кардинальный зуб 4*b* и по одному боковому впереди (*AII*) и сзади (*PII*). Мантийная линия у морских форм обычно без синуса, но у некоторых морских видов и у некоторых солоноватоводных подродов наблюдается синус мантийной линии.

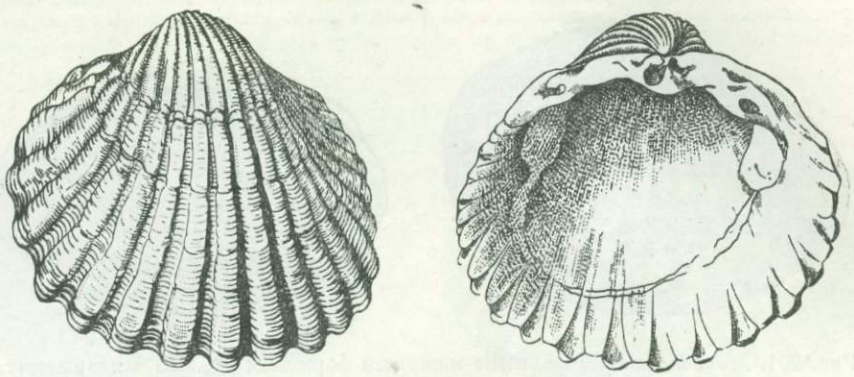


Рис. 259. *Cardium tuberculatum*. Ест. вел.

Представители этого рода встречаются как в морях с нормальной соленостью, так и в бассейнах с соленостью, значительно отклоняющейся от нормальной, в частности, — в более или менее сильно опресненных. Замечательно, что представители этого рода, приспособившиеся к жизни в солоноватой воде, сильно отклоняются от типичных морских кардиумов в отношении многих основных черт морфологии раковины. При этом особенно характерны изменения, претерпеваемые замком: нередко исчезают те или иные из зубов, а иногда — все зубы; в некоторых случаях зубы получают весьма своеобразное развитие. Некоторые из подобных эволюционных изменений раковины у солоноватоводных кардиумов иллюстрируются подродами, которые мы сейчас рассмотрим. Для целого ряда горизонтов неогена и постплиоцена Крымско-Кавказской провинции различные группы этого рода содержат большое количество стратиграфически важных форм.

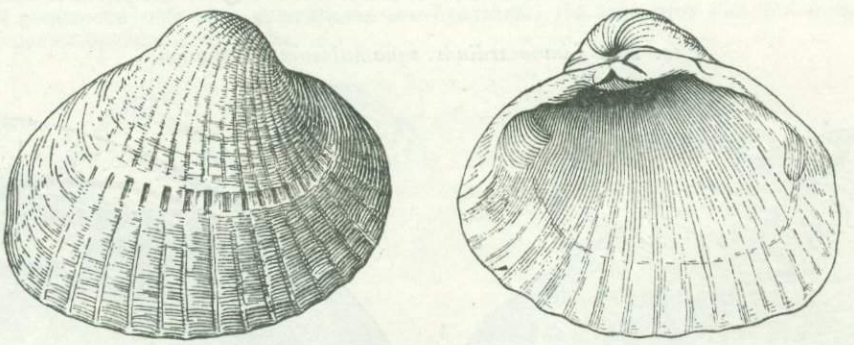


Рис. 260. *Didacna pontocaspia*. Плейстоцен.

Подрод *Didacna* (миоцен — ныне). Раковина неравносторонняя (рис. 260). Очертания близки к четырехугольнику с округленными углами, иногда треугольные или эллиптические, редко округлые. Макушки слабо завернуты вперед. Основное характерное свойство замка состоит в сильном развитии кардинальных зубов. Замок сконцентрирован в кардинальных зубах. Последние всегда присутствуют, иногда они очень массивны. Чаще всего сильнее развит один зуб — передний в левой створке и задний в правой створке. Боковые зубы либо отсутствуют, либо присутствуют. Иногда они развиты лишь в правой створке и отсутствуют в левой. Мантийная линия цельная.

Виды, относимые к этому подроду, отличаются от других солоноватоводных кардиумов концентрацией замка в области развития кардинальных зубов. Так, у подрода *Limnocardium* (рис. 262) и подрода *Prosodacna* (рис. 263) кардинальные зубы рудиментарны или отсутствуют (см. стр. 180). Некоторые представители подрода *Monodacna* похожи на дидакн по общей форме, ребристости и устройству замка. Монодакны, однако, имеют мантийный синус (рис. 261).

Подрод *Monodacna* (плиоцен — ныне). Сюда относятся как мелкие, так и крупные формы со слабо или заметно выпуклой раковиной (рис. 261). Толщина створок обычно умеренная или незначительная. Ребра обычно гладки и плоски. Замок обыкновенно заметно редуцирован.

Кардинальный зуб небольшой, иногда рудиментарный, а боковые зубы тонкие. Все формы, относимые к *Monodacna*, имеют небольшой синус и иногда немного зияют сзади.

Подрод *Limnocardium* (миоцен — ныне). Раковина (рис. 262) выпуклая, округлого очертания, неравносторонняя. Макушки обыкновенно выдающиеся. Самая обычная форма ребер — треугольная, крышевидная, с плоскими промежутками; но иногда ребра округлены или даже плоски. Очень часто на них наблюдаются чешуйки. На заднем поле ребра либо

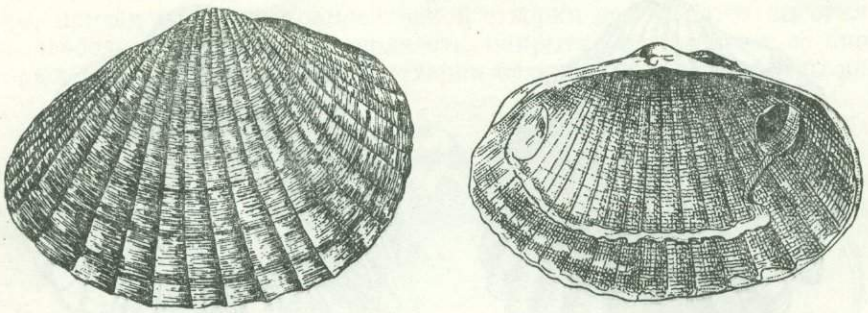


Рис. 261. *Monodacna colorata*, ныне живущая форма. $\times 1^1/_2$. По Милашевичу.

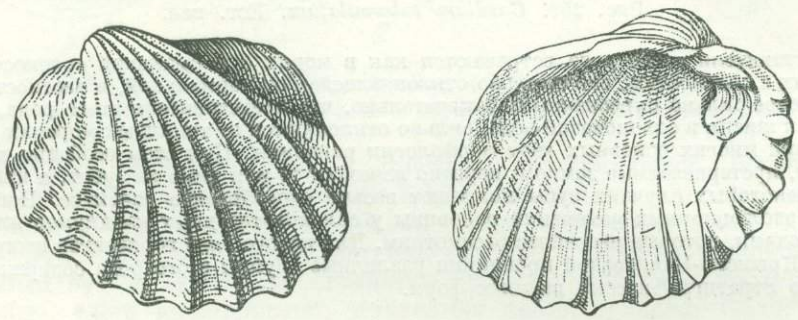


Рис. 262. *Limnocardium squamulosum*. Плиоцен.

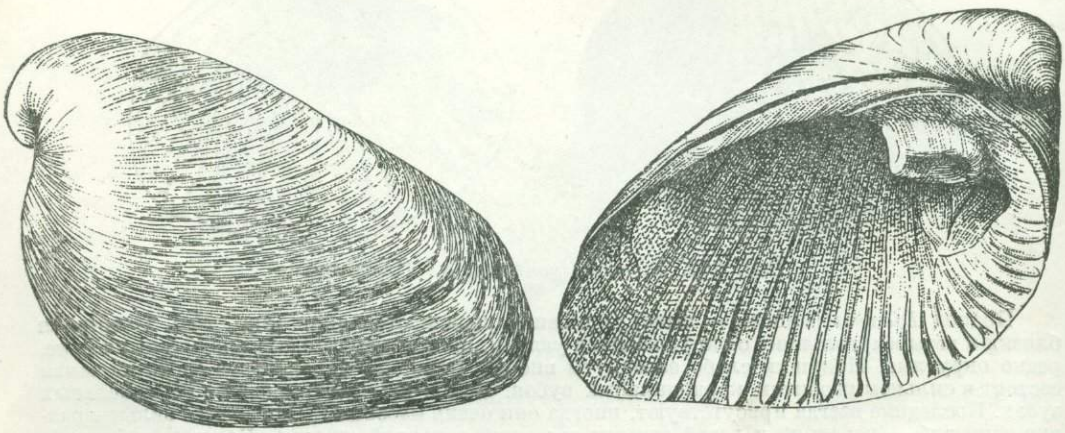


Рис. 263. *Prosodacna crassidens*. Плиоцен. Ест. вел.

отсутствуют, либо слабо обозначены. В замке всегда явственно развиты боковые зубы; они пластинчаты, особенно задние, передние же часто языковидны. Кардинальные зубы слабо развиты, иногда рудиментарны. Раковины некоторых видов обладают более или менее значительным синусом и в большей или меньшей степени зияют в задней своей части.

Подрод *Prosodacna* (плиоцен). Раковина (рис. 263) выпуклая, равностворчатая, неравносторонняя, более или менее вытянутая в передне-заднем направлении. Макушки довольно крупные, сильно завернуты вперед. В передней части раковина обычно более толстостенна,

чем в задней; иногда при весьма массивной передней части задняя бывает тонкостенной и хрупкой. Края раковины, как правило, округло переходят один в другой, без резких углов. Киля нет, но заднее поле отделено от переднего нерезким перегибом и более или менее отличается от переднего по характеру ребристости. Ребра у одних прозодакн плоские, у других умеренно выпуклые, у третьих высокие и резкие. Замочный аппарат представляет характерные особенности. Наблюдается развитие мощных передних боковых зубов, для которых характерна бóльшая или меньшая параллельность замочному краю. Кардинальные зубы могут совершенно отсутствовать, а если они имеются, то лежат весьма косо по отношению к замочному краю. Задние боковые зубы также приближаются к более или менее полной редукции.

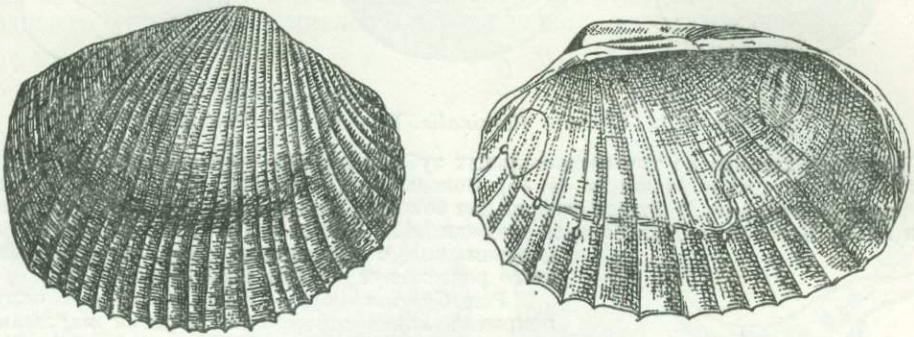


Рис. 264. *Adacna relicta*, современная. Увеличено.

Подрод *Adacna* (верхний плиоцен — ныне). Раковина (рис. 264) тонкостенная, вытянутая в длину, слабо выпуклая, с сильным задним зиянием; иногда наблюдается и переднее зияние. Замок лишен зубов; иногда можно видеть очень слабый рудиментарный кардинальный зуб, а в правой створке также и слабо обособленные боковые зубы — передний и задний, причем задний выражен более отчетливо. Мантийная линия с глубоким синусом.

Изучение филогении всех указанных подродов показало, что они тесно связаны между собой или с типичными морскими представителями рода *Cardium*. В солоноватых бассейнах нашего черноморско-каспийского верхнего неогена (плиоцена) не было ни одного рода морских моллюсков, кроме *Cardium*. Только этот последний смог выдержать значительное понижение солености, которым отличались эти бассейны. Но зато этот род дал начало множеству разнообразнейших форм.

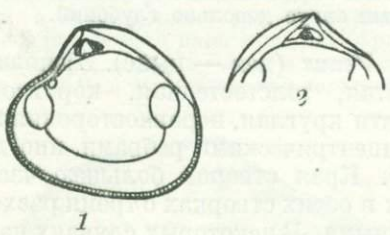



Рис. 265. *Astarte*.

*1* — *Astarte basteroti*, нижний плиоцен; *2* — *Astarte solidula*, средний миоцен, правая створка. По М. Дэвису.

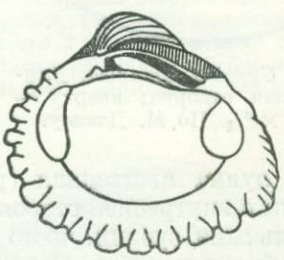


Рис. 266. *Cardita antiquata*, современная. По М. Дэвису.

Род *Astarte* (пермь — ныне) содержит формы с довольно толстостенной раковиной (рис. 265), наружная поверхность которой обычно покрыта концентрическими ребрами, или лишь линиями нарастания. Луночка и щиток четко обособленные. На правой створке хорошо развит треугольный кардинальный зуб 3*b*. На левой створке имеются довольно мощные и почти одинаковые кардинальные зубы 2 и 4*b*. Боковые зубы слабо выражены на обеих створках. Связка наружная. Мантийная линия цельная. Нижний край со стороны внутренней поверхности зазубрен.

Род *Cardita* (триас — ныне). Раковина толстостенная, неравносторонняя, с сильно отогнутой вперед макушкой, снаружи покрытая мощными радиальными бугорчатыми ребрами (рис. 266). На правой створке может присутствовать маленький передний кардинальный зуб 3*a*, далее следует длинный, почти параллельный замочному краю. кардинальный зуб 3*b*, а над ним — параллельный ему, слабо выраженный кардинальный зуб 5*b*. На левой створке — короткий кардинальный зуб 2 и длинный узкий кардинальный зуб 4*b*. Мантийная линия без синуса.

Род *Corbicula* (эоцен — ныне). Раковина (рис. 267) толстостенная, слабо неравносторонняя, округло-треугольная, с выдающимися макушками. Наружная поверхность покрыта концентрическими ребрышками. Замок цирреноидного типа (стр. 159).

Рис. 267. *Corbicula fluminalis*. Плейстоцен. Увеличено.

В каждой створке по три кардинальных зуба (в правой — спереди назад: 3*a*, 1 и 3*b*, а в левой — в том же порядке: 2*a*, 2*b*, 4*b*). Боковые зубы длинные с нежными изящными поперечными бороздками. В правой створке два боковых зуба впереди (*AI* и *AIII*) и два сзади (*PI* и *PIII*). В левой — один боковой впереди (*AII*) и один сзади (*PII*). Мантийная линия цельная или с зачаточным синусом. Представители этого рода живут в реках и озерах.

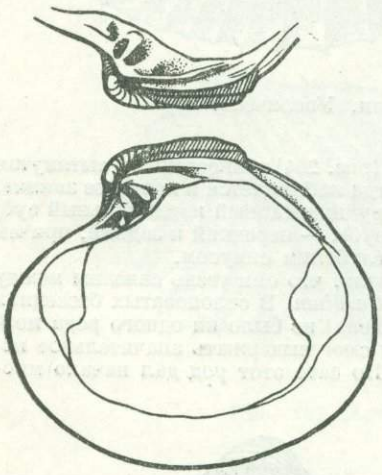


Рис. 268. *Cyprina islandica*. Внизу — правая створка; вверху — левая. × 3/4. По М. Дэвису.

Род *Cyprina* (юра — ныне). Раковина округлая, покрытая концентрическими линиями нарастания, с сильно загнутой вперед макушкой (рис. 268). На правой створке один очень маленький конический передний боковой зубик *AI*, кардинальные 3*a* и 1, несколько расходящиеся книзу, и задний боковой *PI*, длинный, пластинковидный. На левой створке — маленький передний боковой *AII*, плоский, почти не возвышающийся передний кардинальный 2*b* и длинный, пластинковидный задний кардинальный 4*b*. Связочные подпорки довольно высокие.

Род *Tapes* (мел — ныне). Раковина (рис. 269) более или менее плоская, овальная, удлиненная, неравносторонняя, большей частью толстостенная, покрытая концентрическими струйками нарастания, а иногда и тонкими радиально расходящимися штрихами. Замок состоит из трех более или менее нежных и более или менее раздвоенных кардинальных зубов. Боковых зубов нет. Мантийный синус довольно глубокий.

Род *Venus* (мел — ныне). Раковина равностворчатая, толстостенная, коротко овальная или почти круглая, неравносторонняя, украшенная концентрическими ребрами, иногда пластинчатыми; лунка явственная (рис. 270). Края створок большею частью мелко зазубрены с внутренней стороны. Замок в обеих створках с тремя расходящимися кардинальными зубами, часто раздвоенными. В некоторых случаях наблюдаются остатки боковых зубов. Связка наружная. Мантийный синус неглубокий.

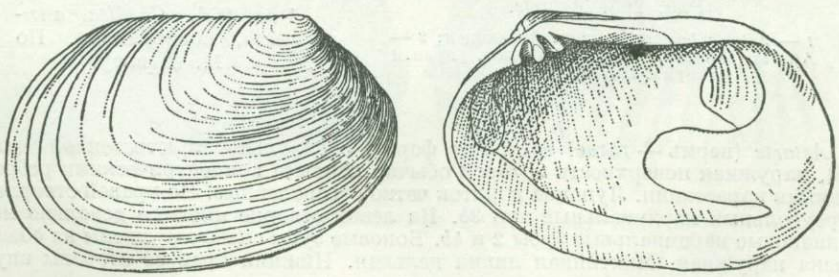


Рис. 269. *Tapes vitalianus*. Миоцен. × 2.

Род *Tellina* (мел — ныне). Раковина (рис. 271) относительно тонкостенная, сплющенная, овальная, сзади вытянутая клювовидно; макушка немного загнута назад; поверхность покрыта следами нарастания или концентрическими пластинчатыми ребрышками. В правой створке от макушки к нижне-заднему углу рако-

вины идет выпуклая складка, которой в левой створке соответствует неглубокая бороздка. Лунки нет; щиток — четко отграниченный. В правой створке два кардинальных зуба: 3*a* и 3*b*, из которых задний (3*b*) раздвоенный; передний и задний боковые зубы (*AI*—*PI*) — выдающиеся. В левой створке раздвоенный кардинальный зуб 2 и слабо развитый кардинальный зуб 4. Боковые зубы (передний и задний) слабее выражены, чем в правой створке. Связка наружная. Связочная подпорка не выдается над верхним краем раковины. Отпечатки сводящих мускулов почти равные, лежат довольно высоко. Мантийный синус очень глубокий, выпуклый в своей верхней части; он близко подходит к отпечатку переднего сводящего мускула, поднимаясь выше основания этого последнего.

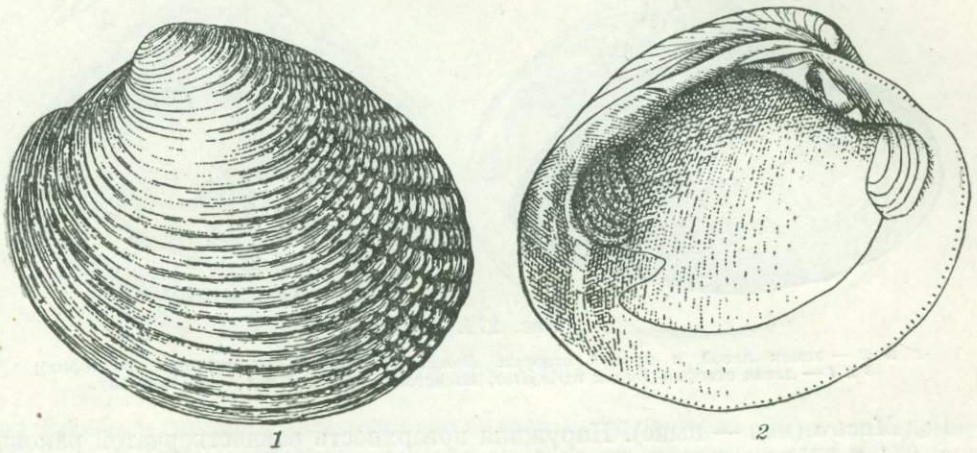


Рис. 270. *Venus verrucosa*. Плейстоцен.

*1* и *2* — замок левой и правой створки.

Род *Donax* (эоцен — ныне). Раковина (рис. 272) равностворчатая, более или менее треугольная, вытянутая в передне-заднем направлении, неравносторонняя: обычно часть, лежащая впереди макушки, длиннее части, расположенной позади нее. Наружная поверхность гладкая; на потертых экземплярах видны многочисленные тонкие ребра, в связи с которыми нижний край раковины обычно тонко зазубрен. В правой створке кардинальный зуб 3*a* тонкий, а кардинальный зуб 3*b* треугольный, толстый, широко раздвоенный. В левой створке — идущий косо вниз и вперед кардинальный зуб 2 и кардинальный зуб 4*b*. Боковые зубы, в общем, слабо развиты, и число их у разных видов не одинаково. Связка наружная; подпорки ее обычно выступают над верхним краем раковины. Мантийная линия с глубоким синусом.

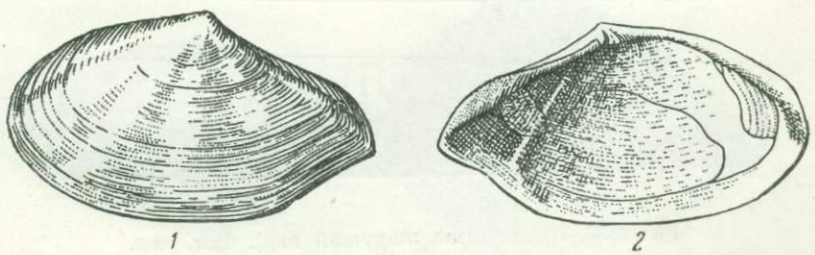


Рис. 271. *Tellina incarnata*. Плейстоцен.

*1* — левая створка снаружи; *2* — та же створка с внутренней стороны, ×1½.

Род *Solen* (третичный период — ныне). Раковина равностворчатая (рис. 273), очень длинная, почти цилиндрическая, узкая, довольно тонкостенная, прямая, гладкая, покрыта тонкими струйками нарастания, каждая из которых состоит из двух ветвей, сходящихся под углом; вершины этих углов располагаются по диагональной линии, идущей от макушки назад и вниз. Края верхний и нижний параллельны друг другу; передние и задние концы зияющие, макушки находятся на переднем конце раковины.

Замок, находящийся под макушками, содержит в правой створке один простой кардинальный зуб 3, отделенный от связочной подпорки широкой выемкой, в которую входит кардинальный зуб 2 левой створки. Связка удлиненная, узкая, параллельная верхнему краю, поддерживаемая узкой и длинной связочной подпоркой. Отпечаток переднего сводящего

мускула длинный, узкий, параллельный верхнему краю, лежит рядом со связкой. Отпечаток заднего сводящего мускула значительно отодвинут назад. Мантийная линия со слабыми передними и задними синусами. Края створок гладкие, без зазубрин.

Солены селятся на песчаных пространствах на незначительной глубине, где живут в длинных вертикальных ходах. К роду *Solen* близок род *Ensis*, представители которого ведут такой же образ жизни (рис. 223[4]).

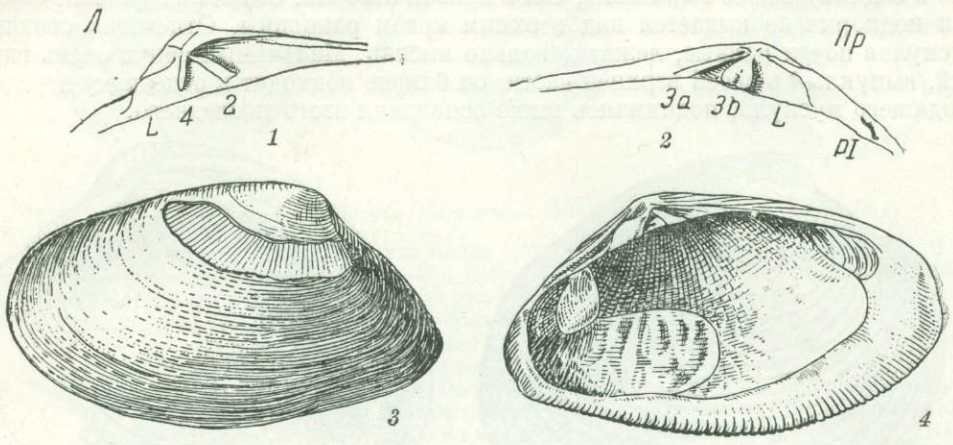



Рис. 272. *Donax*.

*1* и *2* — замок левой и правой створки *Donax trunculus* (*L* — связочная подпорка); *3* и *4* — левая створка *Donax variegatus*, плейстоцен, увел. *1* и *2* — по Косману.

Род *Mactra* (мел — ныне). Наружная поверхность равностворчатой раковины (рис. 274 и 275) гладкая или покрытая концентрическими следами нарастания; более или менее явственный перегиб, часто килевидный, идущий от макушки к заднему концу нижнего края, обычно отделяет узкое заднее поле от большей части наружной поверхности (переднего поля). Лунка и щиток более или менее обособленные. Подпорка наружной связки рудиментарная. Замок правой створки имеет передний кардинальный зуб 3*a* и задний кардинальный 3*b*, из которых

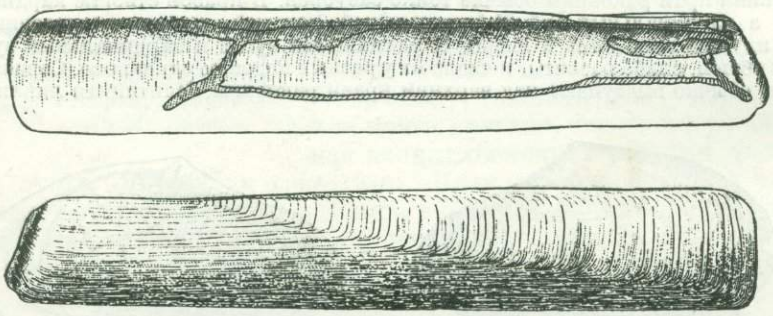


Рис. 273. *Solen* (ныне живущий вид). Ест. вел.

задний 3*b* сливается с передней стенкой ямки внутренней связки, и четыре боковые зуба: два передних (*AI* и *AIII*) и два задних (*PI* и *PIII*). В замке левой створки имеются: кардинальный зуб 2, состоящий из двух ветвей — передней 2*a* и задней 2*b*, и два боковых зуба — передний *AII* и задний *PII*.

Отряд *Pachyodonta* (толстозубые). В юрских и меловых отложениях встречаются чрезвычайно своеобразные двустворчатые моллюски, которые жили в мелководной зоне теплых морей и которые нередко объединяются под названием толстозубых. Эти ископаемые богато представлены в юре и мелу Средиземно-морской области и очень обычны в рифовых фациях.

Более древние формы этой группы имеют много общего с рассмотренным уже нами родом *Chama*, и вполне возможно, что толстозубые близко родственны

этой последней, представляя собой, таким образом, боковую ветвь отряда разнозубых.

Род *Diceras* часто встречается в рифовых образованиях верхней юры (рис. 276). Макушки обеих створок очень толстостенной раковины завернуты вперед и спирально скручены наподобие рогов барана. Раковина прирастала либо правой, либо левой створкой. Связка наружная. На внутренней поверхности видны отпечатки двух сводящих мускулов. На правой створке два толстых, массивных зуба, а на левой — один большой зуб.

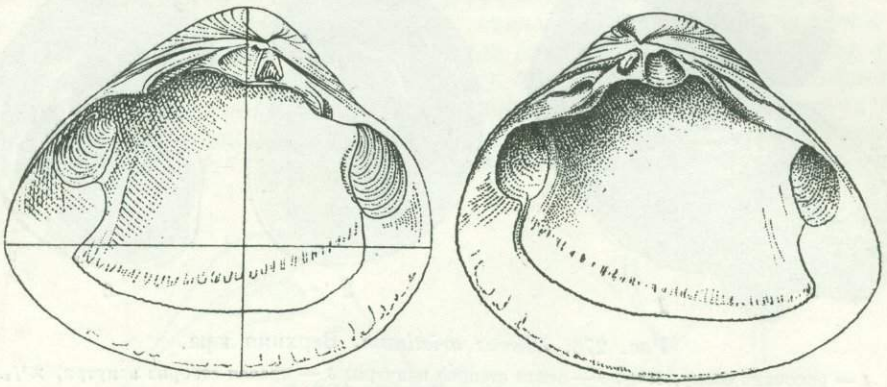


Рис. 274. *Mactra vitaliana*. Миоцен. Ест. вел.

Род *Requienia* (нижний мел) довольно близок к дицерасу, но легко отличается от него резкой неравностворчатостью (рис. 277): левая створка спирально закручена, и ею животное прирастало к подводным предметам, правая же представляет собою плоскую крышку со спиральной макушкой.

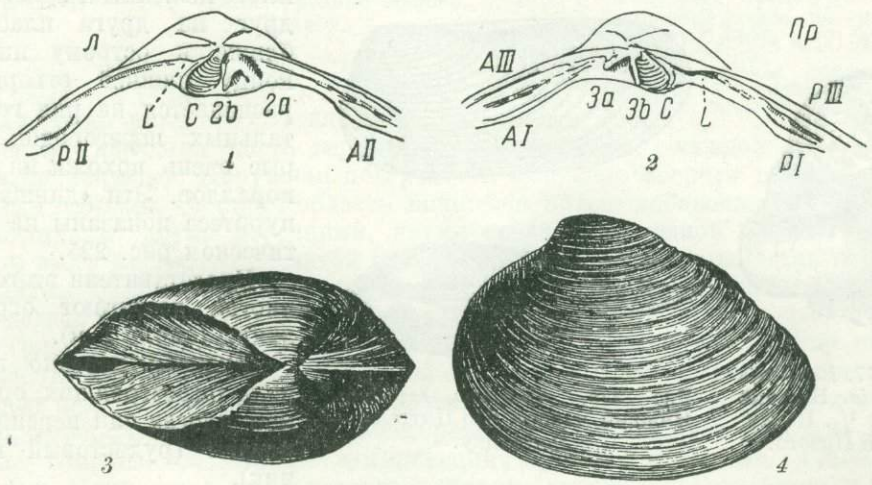



Рис. 275. *Mactra*.

*1* и *2* — замок левой и правой створки (*L* — подпорка для наружной связки; *C* — ямка для внутренней связки); *3* и *4* — *Mactra fabreana*, миоцен. Ест. вел. По Косману (*1* и *2*) и М. Павловой (*3* и *4*).

Многие другие толстозубые прирастали преимущественно правой створкой. К таким относятся двустворки группы рудистов (*Rudistae*), богато представленной в меловых отложениях. Рудисты имеют конусовидную правую створку, которая прирастала к подводным предметам своей вершиной.

Мы рассмотрим лишь один из родов этой группы толстозубых, который иллюстрирует крайнюю степень изменения в направлении развития неподвижно прикрепленной, сильно неравностворчатой раковины. Это—род *Hippurites* (верхний мел). Раковина толстостенная (рис. 225). Прикрепленная правая створка удлиненно-

коническая или даже цилиндрическая, иногда несколько согнутая, прирастает своим острым концом. Другая, верхняя (левая) створка имеет вид низкого конуса или плоская, в ней имеются массивные и очень длинные зубы. В нижней створке имеются ямки для этих зубов. Мускулы прикрепляются к особым выступам, которые имеются на обеих створках. Верхняя створка может передвигаться лишь в вертикальном направлении, подобно крышке фарфорового чайника.

Рис. 276. *Diceras arietinum*. Верхняя юра.

*1* — раковина сбоку, $\times^2/_3$; *2* — левая створка изнутри; *3* — правая створка изнутри, $\times^1/_2$. По Циттелю (*1*) и Дювилье (*2* и *3*).

Весьма своеобразно внутреннее строение стенки нижней, прикрепленной, створки. Наружный слой состоит из полых призм, идущих параллельно поверхности (а не перпендикулярно ей, как это обычно бывает у двустворок). Призмы эти пересекаются многочисленными поперечными пластинками. Таким образом получается ячеистое строение наружного слоя. Внутренний слой состоит из многочисленных, налегающих друг на друга пластинок; ближе к острому нижнему концу нижней створки он распадается на ряд горизонтальных перегородок, которые очень похожи на днища кораллов. Эти «днища» гиппуритеса показаны на схематическом рис. 225.

Рис. 277. *Requienia ammonia*. Нижний мел. $\times^1/_3$. По Булю и Пивето.

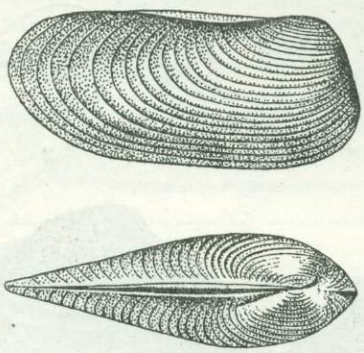


Рис. 278. *Allorisma regularis*. Нижний карбон. По Циттелю — Рябинину.

Представители этого рода иногда достигают огромной длины (около 1 *м*).

Рудисты нередко играют роль рифостроящих организмов; иногда они переполняют пласты (рудистовый известняк).

Отряд *Desmodonta* (связкозубые). Типичные представители этого отряда имеют внутреннюю связку, которая помещается в особой ямке. Обычно бывает по одному кардинальному зубу в каждой створке, но иногда зубы исчезают совершенно. Отпечатки сводящих мускулов равные. Сифоны обычно длинные, и соответственно этому мантия имеет более или менее глубокий синус. Некоторые относимые сюда сверлящие формы утратили не только зубы, но и связку.

Род *Allorisma* (девон — пермь). Раковина тонкостенная, сильно вытянутая в длину, весьма неравносторонняя (рис. 278). Наружная поверхность покрыта слабо выступающими концентрическими складками и точечными зернышками, которые расположены правильными рядами. Верхний край почти параллелен нижнему. Имеется длинный узкий щиток. Зубов нет. Мантийная линия с глубоким синусом. Раковина немного зияет сзади.

Род *Corbula* (триас — ныне). Раковина (рис. 279 и 280[1]) обычно небольшая, треугольно-овальная, неравносторонняя, толстостенная, не зияющая, неравностворчатая (правая створка больше, с более высокой макушкой). Макушки завернуты назад. Скульптура состоит из концентрических ребрышек или морщин. Более выпуклая правая створка имеет массивный передний кардинальный зуб, за которым следует ямка для внутренней связки. Левая створка имеет глубокую зубную ямку, за которой находится сильно выдающаяся ложечка внутренней связки. Мантийный синус очень слабо развит.

Род *Mya* (палеоген — ныне) близок к только что рассмотренному и отличается от него, главным образом, признаками, связанными с приспособлением к зарыванию в осадок (рис. 280[2] и 219). Раковина относительно тонкостенная, гладкая, почти равностворчатая, вытянутая в длину, более или менее сжатая с боков. В левой створке имеется большой горизонтальный лопатовидный отросток с ямкой для внутренней связки; в правой створке ему соответствует связочная ямка. Отпечатки сводящих мускулов маленькие. Мантийный синус очень глубокий.

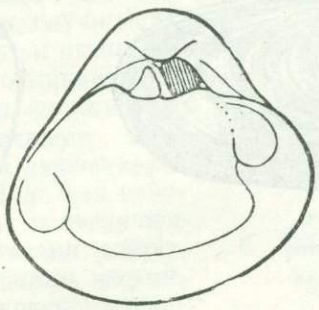


Рис. 279. *Corbula idonea*. Средний миоцен. × 1 1/3. По М. Дэвису.

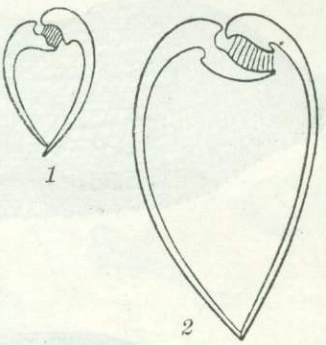



Рис. 280. Схематические поперечные сечения раковин (*1*) *Corbula* и (*2*) *Mya*.

Справа — правая створка. Внутренняя связка показана штриховкой. По М. Дэвису.

Род *Pholas* (юра — ныне). Раковина (рис. 281) обыкновенно равностворчатая, более или менее зияющая; передняя часть верхнего замочного края каждой створки отвернута на макушку. Наружная поверхность снабжена спереди радиальными зубчатыми ребрами. Спинная область защищена пятью добавочными известковыми пластинками: двумя передними, двумя средними и одной задней. Замок без зубов и без явственно развитой связки: связка уже не служит для открывания раковины. Открывание раковины, насколько оно вообще возможно, производится, вследствие особенного положения переднего сводящего мускула, работой мускулов (рис. 281[4]). Место прикрепления переднего сводящего мускула находится на макушечном отвороте (макушечной складке). Когда он сокращается, лежащие впереди замка части створок приближаются друг к другу, а задние, более длинные части створок, расходятся, причем раковина приоткрывается сзади и снизу. Когда сокращается задний замыкающий мускул, то задние, длинные части створок сближаются друг с другом, и здесь раковина замыкается, в то время как в передней части она приоткрывается. Таким образом, передний и задний замыкающие мускулы действуют как антагонисты. Внутри раковины из макушечной полости выступает булавовидный отросток, служащий для прикрепления мантии и внутренностей (рис. 281). Мантийный синус глубокий.

**Образ жизни пластинчатожаберных.** Подавляющее большинство животных этого класса живет в море; остальные обитают в солоноватых и в пресных водах. В верхнетретичное время восточная часть Тетиса не раз теряла связь с западной частью последнего и с мировым океаном вообще. Здесь, в области нынешних морей Черного и Каспийского, а также несколько к западу от нее, существовали своеобразные моря, почти не связанные с мировым океаном или совсем обособленные от него. В этих своеобразных бассейнах соленость воды была ниже нормальной, и в них жили различные солоноватоводные моллюски, в частности, двустворки,

из которых следует упомянуть прежде всего знакомые уже нам подроды рода *Cardium*: *Didacna*, *Monodacna*, *Adacna*, *Limnocardium*, *Prosodacna*, а также и другие подроды этого рода, затем представителей родов *Congeria*, *Dreissensia* и *Dreissensiomya*. Некоторые из этих двустворок вымерли (например, подрод *Prosodacna*, подрод *Limnocardium*, род *Dreissensiomya*), другие же продолжают существовать (например, *Didacna*, *Monodacna*, *Adacna*, *Dreissensia*), живя в солоноватой воде.

В пресноводных водоемах живут, из числа знакомых уже нам двустворок, многочисленные представители родов *Unio*, *Anodonta* и *Corbicula*, причем некоторые из них могут жить и в солоноватоводных бассейнах с сильно пониженной соленостью.

Морские двустворки живут на разных глубинах, но большинство на небольшой глубине, в мелководной полосе вблизи берегов, где эти животные достигают наибольшого разнообразия по форме, скульптуре и окраске раковины. Раковины живущих на мягком илистом дне обыкновенно гораздо тонкостеннее раковин

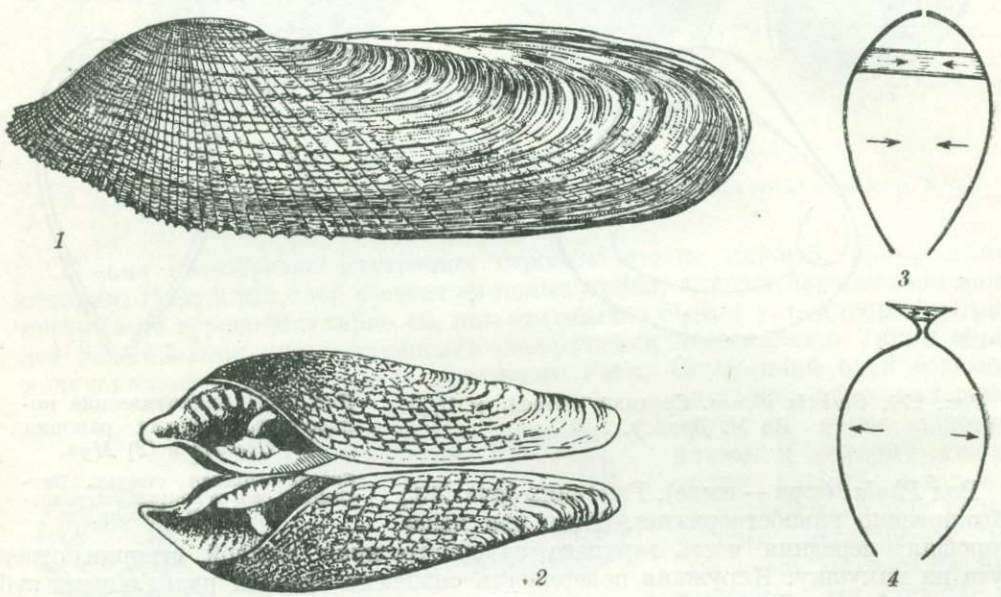



Рис. 281. *Pholas*.

*1* — левая створка *Pholas dactylus*; *2* — раковина снизу (внутри каждой из створок виден длинный, тонкий отросток), ест. вел.; *3* и *4* — схема, иллюстрирующая действие переднего сводящего мускула у большинства пластинчатожаберных (*3*) и у *Pholas* (*4*). Вследствие того, что у *Pholas* он прикрепляется к макушечному отвороту, сокращением этого мускула створки не закрываются, а открываются. По Милашевичу (*1*) и Доновану (*2*).

живущих на каменистом или песчаном грунте. Массивными раковинами нередко отличаются двустворки, приспособленные к сильному морскому прибою, но те двустворки, которые живут в просверливаемых ими норках или зарываются глубоко в песок, имеют, как мы видели, тонкостенные раковины. У двустворок, глубоко зарывающихся в ил или песок, раковины гладкие, т. е. лишены ребер, бугорков и других элементов скульптуры, которые мешали бы им зарываться (таковы *Solen*, *Mya*, *Dreissensiomya*); у тех же, которые просверливают себе норки в скалах (или твердом грунте вообще), наружная поверхность раковины нередко имеет зазубренные ребра (*Pholas*, см. рис. 281). Некоторые сверлящие моллюски делают свои норы в твердых известняках химическим путем, выделяя кислоты. Раковины таких моллюсков бывают покрыты довольно толстым роговым слоем, предохраняющим раковину прежде всего от разъедающих веществ, которыми эти двустворки действуют на известняк скалистого дна. Другие моллюски, например, некоторые представители рода *Arca*, сами не просверливают себе норок, но селятся в уже имеющихся углублениях, в частности — в норках, остающихся после смерти сверлящих моллюсков.

Многие морские двустворки могут жить и развиваться при низкой годовой температуре воды, в то время как другие (например, *Ostrea*, *Hippurites*) жили и живут лишь в более или менее теплых морях. Современный вид *Cyprina islandica* — холодолюбивая форма, не проникающая в теплые моря.

Пластинчатожаберные, как мы уже знаем, — бентонные животные, медленно ползающие по дну с помощью своей более или менее клиновидной ноги, которой они роют осадок и обычно в той или иной степени зарываются в ил. Но многие двустворки представляют значительные отклонения от этого способа передвижения. Некоторые пластинчатожаберные переходят, в той или иной степени, к неподвижному образу жизни (*Mytilus*, *Anomia*, *Ostrea*, рудисты). Следует, однако, помнить, что даже прикрепленные формы в ранней, личиночной стадии своего развития являются свободно плавающими формами. Достаточно яркий пример таких двустворок представляют устрицы. На рис. 282 дана схема развития личинок одного из представителей рода *Ostrea*. Свободная личинка этой устрицы очень быстро плавает с помощью мощных длинных ресничек. Затем она садится на какой-нибудь предмет и начинает ползать по нему с помощью ноги. В этой стадии личинка уже лишена ресничек, служивших для плавания, и очень похожа на обыкновенную двигающуюся двустворку. Ползает личинка тоже быстро, затем движение замедляется. Поползав некоторое время, исчисляемое обычно десятками минут, реже несколькими часами, личинка, наконец, останавливается, выделяет цементирующую жидкость и очень быстро прижимает раковинку, левой створкой, к поверхности предмета. Цемент быстро затвердевает, и раковинка оказывается приросшей. Заметим кстати, что такой способ развития указывает, согласно биогенетическому закону, на происхождение устриц от «нормальных», т. е. способных к передвижению двустворок.

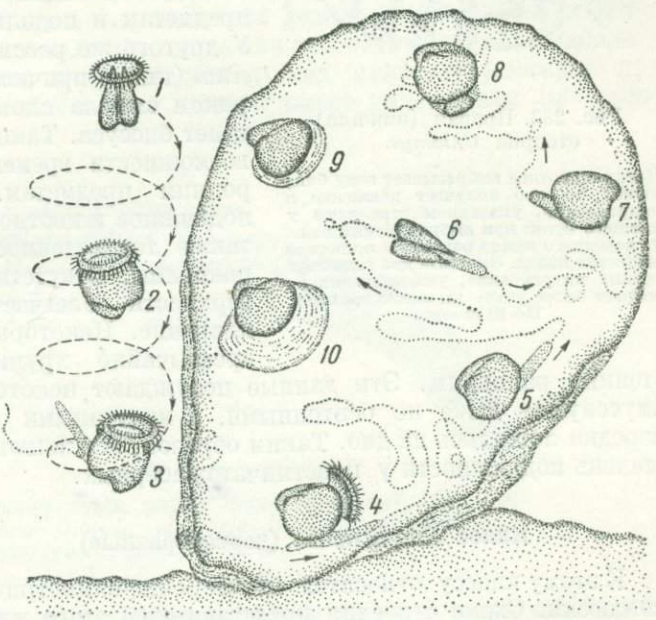


Рис. 282. Развитие *Ostrea virginica*. По Прайзерчу.

Любопытно, что многие грифеи (см. стр. 168), представляющие собою несомненных потомков настоящих устриц, во взрослом состоянии оказываются неприкрепленными. Об этом свидетельствуют уже самый облик таких форм (рис. 233), имеющих сильно закругленную макушку, и отсутствие такого следа приростания, который указывал бы на прикрепленное состояние взрослых особей. Эти формы свободно лежали на дне выпуклой, левой створкой вниз. В подобном положении лежат на дне и другие неравностворчатые двустворки.

Некоторые двустворки способны к быстрым движениям (так, например, некоторые из представителей рода *Cardium* способны к прыганию с помощью ноги; быстрыми большими прыжками способны передвигаться также ныне живущие формы рода *Trigonia*).

Существуют, наконец, плавающие пластинчатожаберные. Таковы представители рода *Lima*, а также многие формы, группирующиеся вокруг рода *Pecten*. Большинство этих последних в молодости имеет биссус, который, однако, у многих видов исчезает. Животные эти плавают, захлопывая свои створки и таким образом выбрасывая воду из мантийной области. Обычно при плавании положение раковины почти горизонтально, причем замочный край лежит несколько ниже, чем нижний край. Животное плавает нижним концом раковины вперед; вода при

этом вытесняется назад в области ушков (рис. 283). Кроме этого обычного способа плавания, животное иногда делает большие прыжки замочным краем вперед; это движение вызывается тоже захлопыванием створок, но при этом вода выбрасывается в противоположном направлении, со стороны нижнего края раковины. Подобные движения эти животные совершают, когда они чем-либо встревожены. Направление струи воды (в сторону замочного края или в сторону нижнего края) зависит от положений, какие принимают края лопастей мантии (у пектенов края обоих лопастей мантии, как мы уже отметили, свободны, не срастаются).

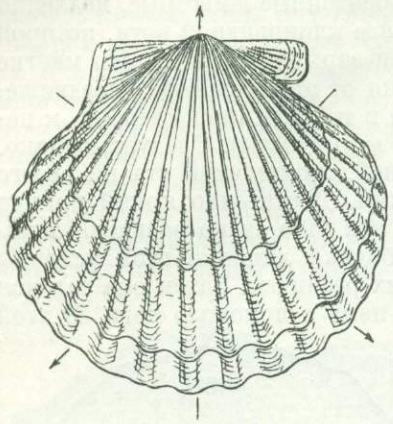


Рис. 283. Правая (нижняя) створка *Chlamys*.

Когда животное выбрасывает воду близ ушков, то оно получает движение в направлении, указанном стрелками у нижнего края; при выбрасывании воды у переднего конца раковины животное движется назад. Заметьте два годичных кольца на раковине, указывающих на возраст более двух, но менее трех лет. По Шаймеру.

Раковины описанного нами рода *Chlamys* (который относится к роду *Pecten*, понимаемому в широком смысле) имеют выемку для биссуса; последним животное прикрепляется к подводным предметам и подолгу висит в таком положении. У другого же рассмотренного нами рода *Amussium* (также причисляемого к роду *Pecten* в широком смысле слова) нет выемки для биссуса и нет биссуса. Таким образом, животное лишено возможности временно прикрепляться к посторонним предметам. Повидимому, это — более подвижное животное. В пользу того же говорят также тонкостенность и уплощенность створок раковины. Отсутствие ребер на наружной поверхности облегчает этим моллюскам активное плавание. Некоторые виды этого рода имеют чрезвычайно хрупкие, исключительно тонкостенные раковины. Эти данные побуждают некоторых исследователей считать амуссиумов даже не бентонными, а нектонными организмами, которые лишь изредка ложились на дно. Таким образом, эти животные иллюстрируют крайнюю степень подвижности у пластинчатожаберных.

### Класс Amphineura (червеобразные)

К этому классу относятся двусторонне-симметричные моллюски. Схема строения представителей этого класса дана на рис. 284. Краткое описание строения мягкого тела животного дано в начале главы о моллюсках. Голова у этих животных не обособлена. Рот и анальное отверстие расположены на противоположных концах тела. Нога приспособлена для ползания.

К этому классу обыкновенно относили две группы животных.

В первую группу входят похожие на червей, лишенные раковины формы, у которых мантия, облекающая все тело, выделяет известковые иголочки; представители этой группы в ископаемом состоянии неизвестны. Однако надо заметить, что новейшие исследователи выделяют эту группу из класса *Amphineura* и вообще из типа *Mollusca*.

Рис. 284. Один из хитонов карбона (*Helminthochiton*). По Абелю.

Во вторую группу входят моллюски, имеющие раковину, которая у них находится на спинной стороне и состоит из 8 пластинок (на рис. 211[1] эти пластинки не изображены). Эти пластинки налегают одна на другую как черепицы, вследствие чего спинная сторона может сгибаться, и животные способны свертываться (рис. 284). Животные этой второй группы прежде относились к одному роду *Chiton*. Теперь этот род подразделен на несколько семейств, но все-таки все животные этой группы часто называются и теперь хитонами. Хитоны раздельно-

полы. Они появляются уже в нижнем силуре. Все животные этой группы — морские, они живут на каменистом твердом дне полосы морского прибоя. Форма тела (сжатая сверху вниз), покрытого слабо выпуклой раковиной, которая защищает тело сверху, и широкая нога делают его хорошо приспособленным к этим условиям существования. Даже при довольно сильном волнении хитоны, которые сидят, прижавшись нижней стороной тела к твердому грунту, не уносятся водою: последняя скользит по поверхности уплощенной раковины.

## Класс Gastropoda (брюхоногие)

Брюхоногие представляют собою класс, имеющий весьма широкое распространение в настоящее время и содержащий огромное количество ныне живущих видов. Представители этого класса живут в морях, в солоноватоводных и пресноводных бассейнах, а также на суше. Ископаемые брюхоногие в большом количестве известны из отложений всех систем, но особенного изобилия и наибольшего разнообразия они достигают в системах кайнозоя.

В отличие от двустворок, брюхоногие являются довольно активными животными и в отношении подвижности тела и в отношении способов питания. Наиболее обычным и типичным способом передвижения у них является ползание по дну на ноге, которая приспособлена для этого и имеет уплощенную нижнюю поверхность.

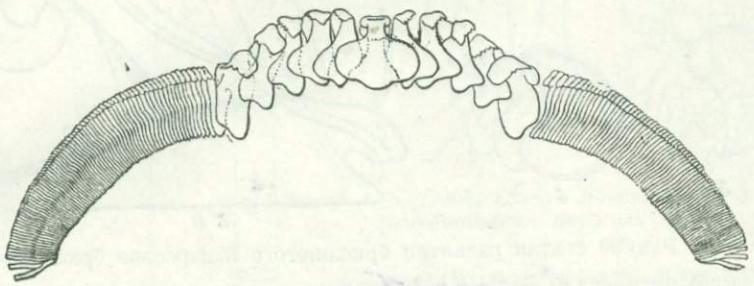


Рис. 285. Один из поперечных рядов терки (радулы) переднежаберного брюхоногого *Gibbula cineraria* (близкого к *Trochus*). Сильно увеличено. По Ловену.

Ползая таким образом, брюхоногие подыскивают себе пищу, которую они берут в рот и размельчают с помощью терки (radula). Главной частью этой последней является хитиновая лента с многочисленными зубцами (рис. 285). Эта лента поддерживается особой хрящевой подушкой. Соответственно такому сравнительно активному образу жизни, брюхоногие имеют хорошо развитую голову с органами чувств. Позади головы помещается мешок, содержащий главную массу внутренних органов (кишечник, сердце, почку, половые железы). Это так называемый внутренностный (висцеральный) мешок. Этот мешок обычно помещается в раковине. Часть тела, расположенная ниже этого мешка, почти не содержит внутренностей.

Мантия брюхоногого не делится, как это мы видели у двустворок, на две лопасти и выделяет одну раковину. У всех почти брюхоногих раковина представляет собою трубку, обычно завернутую в нисходящую спираль, и, следовательно, несимметрична.

Брюхоногие отличаются от остальных моллюсков асимметрией как раковины, так и мягкого тела. Чтобы уяснить себе, в чем состоит эта асимметрия, рассмотрим некоторые моменты индивидуального развития брюхоногого. Только что образовавшаяся у свободно плавающей личинки брюхоногого раковинка имеет форму простого колпачка (рис. 286 [1]). У такой личинки рот и анальное отверстие находятся на противоположных концах почти прямого пищеварительного канала. Анальное отверстие и жабры помещаются на заднем конце. На этой стадии развития личинка по своему строению напоминает червеобразных моллюсков. Далее

раковинка нарастает так, что она делается завернутой спирально в одной плоскости. На этой новой стадии раковинка является, следовательно, двусторонне-симметричной. Что касается пищеварительного канала, то он становится изогнутым (рис. 286[2]), мантийная же полость, в которую открывается анальное отверстие и в которой помещается жабры, оказывается на нижней стороне тела (рис. 286[3]).

За этой второй стадией, стадией двусторонне-симметричной личинки, следует третья стадия: раковинка вместе с внутренностным мешком начинает поворачиваться вокруг некоторой оси на 180°, при этом нижняя часть внутренностного мешка вместе с мантийной полостью поворачивается сначала вправо (на нашем рис. 286[3] — вверх от плоскости рисунка), затем продолжает вращение в том же направлении и, наконец, оказывается на противоположном (переднем) конце тела. Результат этого вращения показан на рис. 286[4] (правый нижний). Мантийная полость вместе с анальным отверстием оказывается, как мы видим, уже на спинной стороне у переднего конца раковины. Ротовое отверстие осталось на прежнем месте, а пищеварительный канал образовал петлеобразный изгиб. Отверстие мантийной полости обращено кпереди.

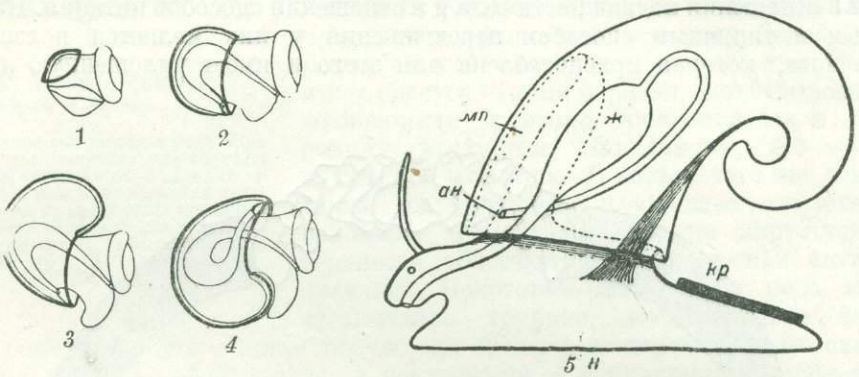



Рис. 286. Ранние стадии развития брюхоногого и взрослое брюхоногое.

*1* — появление раковинки на свободно плавающей личинке; *2* — в несколько поздней стадии раковинка продолжает быть колпачковидной, пищеварительный канал согнут; *3* — раковинка, вместе с содержащейся в ней частью тела, перед началом вращения; *4* — вращение закончилось; пищеварительная трубка петлевидно изогнута (рот — слева, анальное отверстие — справа); *5* — схема строения взрослого брюхоногого с левой стороны. (На фиг. 5: *ан* — анальное отверстие, *н* — нога, *мп* — мантийная полость, *кр* — крышечка, *эс* — желудок). *1—4* из Суиннертона; *5* — по Боасу.

Такое расположение органов мы видим у взрослого животного (рис. 286[5]).

Параллельно с этими изменениями мы наблюдаем и развитие ноги: вначале она мала, затем увеличивается и расширяется кзади, и нижняя поверхность ее делается плоской, приспособленной для ползания. Повидимому, и в эволюционной истории брюхоногих имело место развитие ноги ползающего типа в связи с ползающим образом жизни этих моллюсков. При этом надо думать, что развитие ползающей ноги шло быстро, так как изменение ноги в таком направлении для ползающего животного представляет совершенно очевидное преимущество.

Однако расширение ноги кзади не могло не затруднять сообщения мантийной полости с наружной средой, а это не могло не влиять на функции не только жабер, но и пищеварительного канала, половых органов и почек (в мантийной полости находятся выводные отверстия всех этих органов). Возможно, что именно поэтому и произошло перемещение органов тела и мантийной полости у предков современных брюхоногих и что, следовательно, описанное выше вращение — вращение раковины вместе с комплексом внутренних органов у личинки — есть повторение важного эволюционного процесса, совершающееся согласно биогенетическому закону.

Вследствие этого вращения в анатомии произошли значительные изменения, имеющие большое значение для классификации брюхоногих. В частности, в результате этого вращения произошло перекрещивание нервных тяжей, обслуживающих жабры.

Рис. 287 и 288 иллюстрируют некоторые из важнейших анатомических изменений, которые, по представлениям многих ученых, произошли во время эволюции брюхоногих.

У предков брюхоногих тело было двусторонне-симметричным, мантийная полость находилась в задней части тела, причем жабры помещались позади сердца. Нервные тяжи тянулись симметрично по правую и по левую сторону от плоскости симметрии (рис. 288[1]). Затем произошло знакомое уже нам вращение, в результате которого мантийная полость с выходящим в нее анальным отверстием и с жабрами перешла в переднюю часть тела. Такое положение наблюдается у п е р е д н е ж а б е р н ы х брюхоногих, называемых так потому, что жабры у них лежат впереди сердца, а не позади него, как у той гипотетической группы (рис. 288[1]), которая считается обычно предковой для всех брюхоногих. По современным представлениям, переднежаберные являются той группой брюхоногих, из которой развились все остальные группы и, в частности, так называемые з а д н е ж а б е р н ы е, у которых жабры помещаются позади сердца, как у гипотетических предков всех брюхоногих, а нервные тяжи не перекрещиваются; нет перекрещивания нервных тяжей и у л е г о ч н ы х брюхоногих. Здесь мы, очевидно, имеем дело не с первичным, а со вторичным отсутствием перекрещивания у тех брюхоногих, предки которых имели перекрещивающиеся тяжи. Многие данные говорят в пользу этого мнения. В частности, надо заметить, что группы, характеризующиеся неперекрещивающимися нервными тяжами (например заднежаберные), содержат некоторое формы весьма примитивного строения, но с перекрещивающимися стволами. Кроме того, группы с неперекрещивающимися тяжами появились в геологической истории позже, чем брюхоногие с перекрещивающимися нервными тяжами.

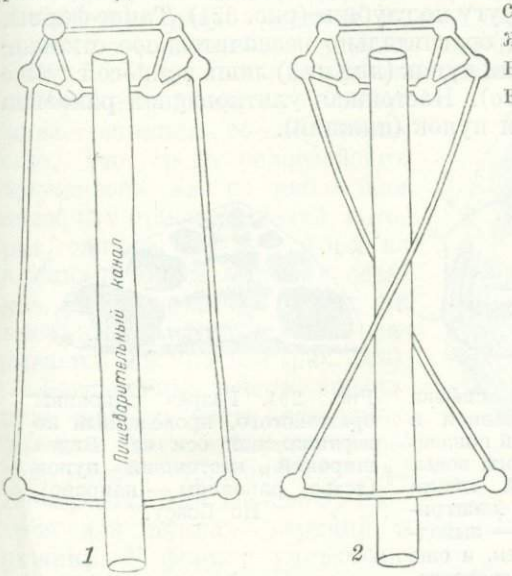



Рис. 287. Схема нервной системы с неперекрещивающимися (*1*) и перекрещивающимися (*2*) нервными тяжами. По Боасу.

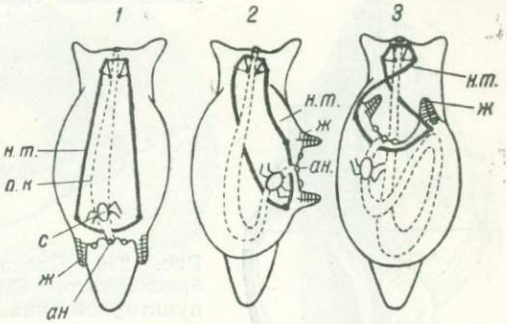



Рис. 288. Схема, поясняющая развитие перекрещивания нервных тяжей у брюхоногих.

Слева (*1*) — первоначальное, примитивное состояние, до начала вращения. Посредине (*2*) — незаконченное вращение. Справа (*3*) — вращение закончено, нервные тяжи перекрещиваются; *н. т.* — нервные тяжи; *п. к.* — пищеварительный канал; *а. н.* — анальное отверстие; *с* — сердце; *эс* — жабры. Из Суиннертона.

Итак, среди брюхоногих, имеющих жабры, различаются переднежаберные и заднежаберные, причем последние, повидимому, происходят от первых.

Раковина у брюхоногих состоит из следующих трех слоев. Наружный слой, состоящий из органического, хитинового вещества, наблюдается у большинства брюхоногих. Он бывает нередко окрашен в различные цвета; окраска раковин ныне живущих моллюсков иногда бывает необыкновенно богатой. Однако этот слой очень редко сохраняется в ископаемом состоянии. Под этим слоем лежит толстый известковый фарфоровидный слой, имеющий довольно сложное строение. Фарфоровидный слой выделяется краем мантии. Под этим слоем у многих (но не у всех) брюхоногих имеется еще перламутровый слой, выделяемый всей поверхностью мантии.

Только у немногих брюхоногих раковина заворачивается спирально в одной плоскости, которая является плоскостью симметрии. Так как раковина представляет собою расширяющуюся по мере роста трубку, то на обоих боках двусторонне-симметричной спирально завернутой раковины образуется углубление, более или менее коническое, называемое п у п к о м. У такой раковины пупок одной стороны равен по глубине и по диаметру пупку другой стороны. Однако двусторонне-симметричные формы среди брюхоногих вообще редки, и встречаются они, как мы увидим, преимущественно в палеозое. Для класса в целом характерна асимметрия раковины. Переход от симметрии к асимметрии, от плоской спирали к нисходящей, или улитковидной, спирали совершился когда-то очень давно — в докембрийские времена.

У некоторых форм, кажущихся на первый взгляд двусторонне-симметричными, мы видим, что два пупка не равны друг другу по глубине (рис. 321). Такие формы, как *Euomphalus* (рис. 298), представляют сравнительно незначительное отклонение от двусторонней симметрии: у них один пупок (нижний) лишь немного глубже другого (верхнего). Настоящая улитковидная раковина имеет лишь один пупок (нижний).

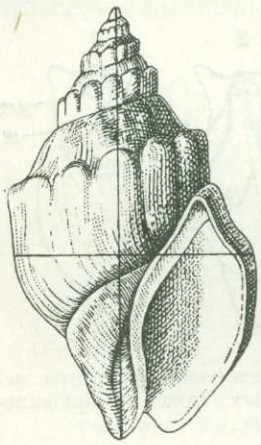


Рис. 289. *Buccinum* sp. Миоцен, сармат. × 2.

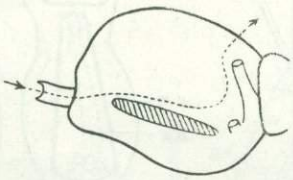


Рис. 290. Схема сифона брюхоногого. Стрелкой и пунктирной линией показано направление тока воды. Ниже пунктирной линии изображена жабра (заштриховано), над ней — выводное отверстие почек, а еще выше — анальное отверстие. По Суиннертону.

Рис. 291. Разрез раковины брюхоногого, проведенный по вертикальной оси ее. Виден широкий настоящий пупок (устье раковины — направо). По Боасу.

Теперь мы рассмотрим схему строения такой раковины и познакомимся с названиями отдельных частей, для того, чтобы, усвоив необходимые термины, мы могли приступить к ознакомлению с некоторыми важнейшими группами брюхоногих. На рис. 289 изображена раковина одного из представителей рода *Buccinum*. Прежде всего мы условимся относительно ориентировки раковины: для описания раковины мы ставим (или изображаем) ее так, чтобы та ось, вокруг которой происходит завивание раковины, приняла вертикальное положение, и чтобы начальная часть раковины, т. е. часть, образовавшаяся ранее всех других, была бы вверху, а отверстие раковины внизу. При таком положении на верхнем конце находится в е р х у ш к а раковины. Вся раковина состоит из нескольких о б о р о т о в. Линия, разграничивающая на наружной поверхности два соседних оборота, называется ш о в н о й л и н и е й, или просто ш в о м. Самый нижний, или п о с л е д н и й о б о р о т обыкновенно крупнее каждого из предыдущих; все предыдущие, взятые вместе, называются з а в и т к о м.

Отверстие, которым последний оборот открывается наружу, называется у с т ь е м. Края раковины, окружающие это устье, образуют о к о л о у с т ь е. При этом обычно выделяются внутренняя часть околоустья, примыкающая к оси раковины, так называемая в н у т р е н н я я г у б а, и противоположная последней наружная часть околоустья, обычно называемая н а р у ж н о й г у б о й. Иногда различают также н и ж н и й к р а й, лежащий внизу околоустья, между внутренней и наружной губой.

Наиболее примитивным типом устья является круглое или овальное устье. Форма устья зависит в значительной степени от приспособления для введения и удаления воды. Иногда вода выводится из мантийной полости наружу через

особую щель, имеющуюся в средней части боковой поверхности оборота. Такую щель можно видеть на раковинах *Bellerophon* (рис. 296) и *Pleurotomaria* (рис. 297). Эта щель длинна, но она зарастает сзади по мере роста раковины. Подобная щель существует у молодых раковинок *Fissurella*, но у них при дальнейшем росте щель замыкается спереди и превращается в дыру (рис. 299).

У многих сравнительно высоко специализированных брюхоногих (рис. 290) вода входит в устье слева и снизу, протекает над жабрами, затем мимо выводного отверстия почек и анального отверстия и, наконец, дойдя до верхнего края устья, удаляется. Движение воды по такому направлению обеспечивается тем, что край мантии образует трубковидный выступ, изображенный на рис. 290 (стрелками показано направление тока). Присутствие этого образования, которое называется с и ф о н о м, нередко обусловливает значительное изменение нижней части околоустья, расположенной между наружной и внутренней губой. Тут либо просто отворачивается наружу нижний край околоустья, либо образуется в ы е м к а (рис. 314), или довольно длинный к а н а л (рис. 313), иногда представляющий собой трубку. Заслуживает внимания то обстоятельство, что среди палеозойских брюхоногих мы не наблюдаем подобных приспособлений, которые, однако, часты у форм из юрских и более молодых осадков. Если устье не имеет ни выемки, ни сифона, то оно называется ц е л ь н ы м (рис. 303).

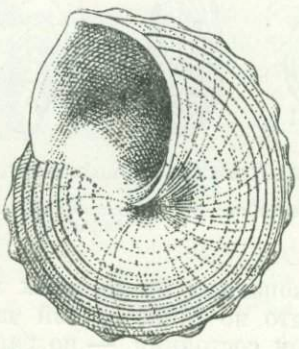


Рис. 292. Основание раковины и пупок *Trochus blainvillei*. Миоцен, сармат. Увеличено.

Рис. 293. Разрез раковины *Trochus podolicus*, проведенный по вертикальной оси. Виден столбик. Увеличено.

Рассмотрим теперь срединную, осевую часть раковины. Мы уже знаем, что у таких родов класса брюхоногих, как *Euomphalus* или *Planorbis*, имеются два пупка — верхний и нижний. У форм с улитковидной спиралью верхнего пупка нет — на его месте возникает завиток с верхушкой. Некоторые улитковидные раковины имеют широкий нижний пупок, в котором видны обороты, образующие раковину. Этот пупок кверху сужается, но все же прослеживается снизу доверху вдоль всей оси завивания (рис. 291). Такой пупок, представляющий воронкообразную полость между внутренними стенками оборотов, обычно называется п а с т о я щ и м п у п к о м. Чаще, однако, наблюдается л о ж н ы й п у п о к, видимый лишь в пределах последнего оборота (рис. 292), выше которого внутренние стенки оборотов смыкаются друг с другом. Когда внутренние стенки оборотов тесно примыкают друг к другу, совершенно не оставляя между собой воронкообразной полости, то образуется твердая ось раковины — с т о л б и к (рис. 293). При этом на нижней стороне, или о с н о в а н и и, последнего оборота в одних случаях сохраняется более или менее узкий ложный пупок, или п у п к о в а я щ е л ь, в других же случаях совершенно незаметны какие бы то ни было следы пупка. Это последнее состояние особенно часто наблюдается у высоких раковин с многочисленными оборотами.

Если мы будем смотреть на раковину брюхоногого, изображенную на рис. 289, повернув ее верхушкой к себе, то мы увидим, что спускающиеся от макушки обороты идут по движению часовой стрелки; поэтому, если мы повернем такую раковину верхушкой кверху и к себе устьем, то это последнее окажется справа. Такие раковины называются завернутыми направо, или п р а в о с т о р о н н и м и. У некоторых, сравнительно очень немногих, родов раковина з а в е р н у т а н а л е в о, т. е. устье расположено слева (рис. 316).

Наружная поверхность раковины бывает либо гладкой, либо «украшенной» (скульптированной, ребристой). Гладкую или слабо скульптированную поверхность имели палеозойские брюхоногие, но также и многочисленные формы последующих эр. Гладкая раковина снаружи покрыта лишь следами парастания,

которые обычно идут параллельно околоустью. Скульптура наружной поверхности раковины у брюхоногих имеет в общем то же значение, что и у двустворок. Надо различать спиральные ребра, параллельные швам (рис. 292), и осевые, или поперечные, вытянутые в направлении оси раковины (рис. 289). Кроме того, существуют бугорки и шипы, значение которых мы рассмотрим далее.

Устье брюхоногих весьма часто закрывается роговой или известковой крышечкой (рис. 294), которая помещается на верхней стороне задней части ноги (рис. 286[5]). Втянувшись в раковину, животное закрывает вход в нее этой крышечкой. На наружной поверхности крышечки нередко видны концентрические кольца нарастания или спиральные полоски. У наземных брюхоногих крышечки обычно не бывает, но многие закрывают свою раковину на зиму известковым слоем, который сохраняется до весны.

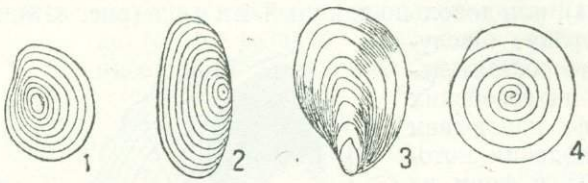



Рис. 294. Крышечка брюхоногих с наружной стороны.

*1 — Cerithium; 2 — Buccinum; 3 — Murex; 4 — Trochus.* По Абелю.

Классификация ископаемых брюхоногих представляет большие трудности. Зависит это от того, что по единственной части животного, которая может сохраниться в ископаемом состоянии, — по раковине — нет возможности судить о важнейших для систематики признаках мягкого тела. Мы знаем, что особенности внутренней поверхности раковины у различных двустворок обычно дают самые важные указания об отношении их к тем или иным группам. Иначе обстоит дело с брюхоногими: здесь изучение внутренней поверхности редко позволяет делать столь же решительные выводы. Зоологи, изучающие ныне живущих брюхоногих, делят последних на большие группы по признакам строения различных частей мягкого тела, прежде всего по положению упомянутых уже нервных тяжей, по числу и положению предсердий, а также по положению и форме жабер. Далее, важное значение для классификации имеют особенности ноги, головы, терки, нервных центров и т. д. Палеонтологу же приходится ограничиваться изучением раковины, ее формы, ее скульптуры,—признаков, которые нередко возникают и аналогично развиваются путем конвергенции у представителей различных групп брюхоногих. В качестве примера такой конвергенции мы можем взять представителей рода *Trochus* из сарматских отложений (рис. 295) и некоторых представителей рода *Turbo* (рис. 303).

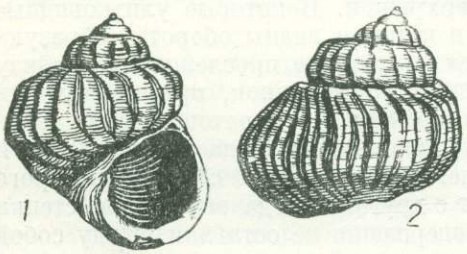



Рис. 295. *Trochus Omaliusii*. Верхнетретичные отложения (миоцен, сарматский ярус). Этот вид замечателен по своему сходству со многими представителями рода *Turbo*. Немного уменьшено.

Однако одно обстоятельство значительно облегчает положение палеонтолога, изучающего брюхоногих. Дело в том, что брюхоногие в целом — не вымирающая ныне группа, а как раз наоборот: группа, которая именно теперь переживает эпоху своего расцвета. Они обильно представлены в фауне современных морей и материков, и до настоящего времени успела вымереть лишь незначительная, может быть десятая, часть всех семейств этого класса, известных в отложениях всех систем, начиная от кембрийской; поэтому мы можем приблизиться к пониманию древних форм, сравнивая их с ныне живущими или третичными.

Надо, впрочем, отметить еще тот факт, что исследователи ископаемых брюхоногих до сих пор мало изучали значение некоторых элементов строения раковины, которые, вполне возможно, помогут лучше разработать систематику этого класса: строение начальных оборотов раковины, микроскопическое строение стенок и т. д.

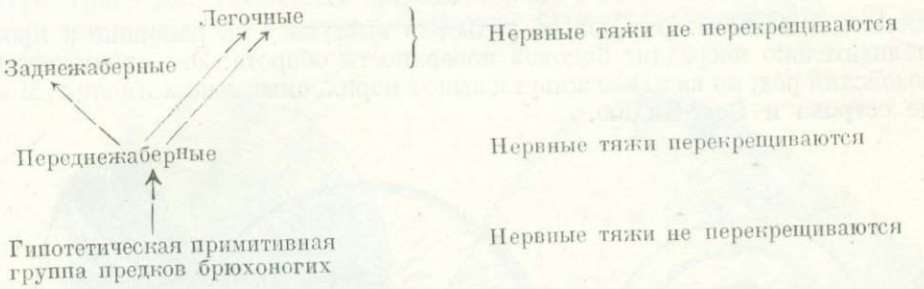
Класс брюхоногих делят обычно на три подкласса: переднежаберных, заднежаберных и легочных.

Переднежаберные в подавляющем большинстве своем — морские животные. Жабры у них находятся впереди сердца. Нервные стволы перекрещиваются.

Заднежаберные — исключительно морские животные. Они, повидимому, произошли от переднежаберных, и отличаются от этих последних не только положением жабер позади сердца, но и неперекрещивающимися первными стволами. Эта последняя особенность, как мы уже отметили на стр. 193, согласно господствующим ныне воззрениям, не может указывать на близость заднежаберных к древним двусторонне-симметричным предкам брюхоногих и представляет собою вторичное явление.

Легочные, согласно представлениям новейших исследователей, представляют искусственное объединение двух групп, каждая из которых самостоятельно развивалась из переднежаберных. У легочных, как и заднежаберных, нервные стволы не перекрещиваются.

Отношения между этими подклассами можно выразить следующей схемой:




**Подкласс Prosobranchiata (переднежаберные).** К этому подклассу принадлежит подавляющее большинство всех морских брюхоногих; сюда же относятся многие пресноводные формы и, наконец, немногие группы форм, приспособившихся к жизни на суше. Жабры помещаются впереди сердца. Нервные стволы перекрещиваются. Сердце имеет либо два предсердия, либо одно. Раковины, относящиеся к этому подклассу брюхоногих, отличаются большим разнообразием по общему виду и по строению различных частей. Имеются, в частности, колпачковидные формы; из них некоторые вновь приобрели двустороннюю симметрию раковины. Переднежаберные почти всегда раздельнополы. Древнейшие представители известны из кембрия.

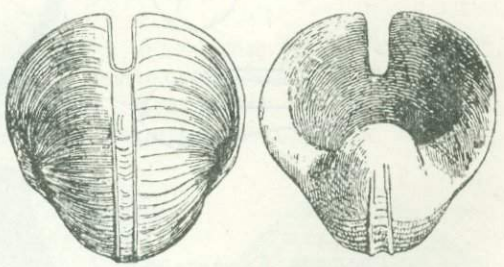


Рис. 296. *Bellerophon bicarenus*. Карбон. По М. Павловой.

Род *Bellerophon* (силур — пермь). Раковина (рис. 296) двусторонне-симметричная, завернутая спирально в одной плоскости. Последний оборот более или менее полно закрывает все предыдущие, оставляя по обоим бокам узкий пупок, который может и отсутствовать. На наружной губе в области плоскости симметрии имеется глубокий вырез (см. стр. 195). Двусторонняя симметрия раковины этого брюхоногого, напоминающего по форме раковины головоногих, с которыми нам еще предстоит познакомиться, заставляет многих исследователей предполагать, что животное вело свободноплавающий образ жизни, хотя при своей очень широкой раковине оно едва ли могло быстро плавать.

Род *Pleurotomaria* представляет собой пример сравнительно мало изменяющегося и долговечного рода: он известен от силура и продолжает существовать до-

ныне (рис. 297). Раковина достигает значительных размеров (изображенная на рис. 297[2] ныне живущая плевротомария имеет $^1/_4$ *м* в высоту), конусовидная, внутренняя поверхность перламутровая. Наружная губа имеет, подобно беллерофону, вырез, который по мере роста раковины заполняется спиральной

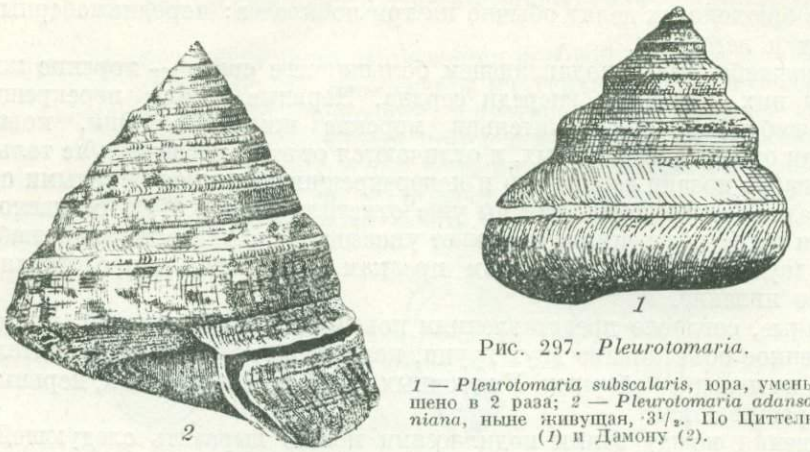


Рис. 297. *Pleurotomaria*.

*1* — *Pleurotomaria subscalaris*, юра, уменьшено в 2 раза; *2* — *Pleurotomaria adansoniana*, ныне живущая, $3^1/_2$. По Циттелю (*1*) и Дамону (*2*).

известковой полосой. Эта полоса рельефно выступает на раковине и проходит приблизительно посредине боковой поверхности оборота. Это преимущественно мезозойский род, но виды его живут и ныне в морях, омывающих Японию, Молуккские острова и Вест-Индию.

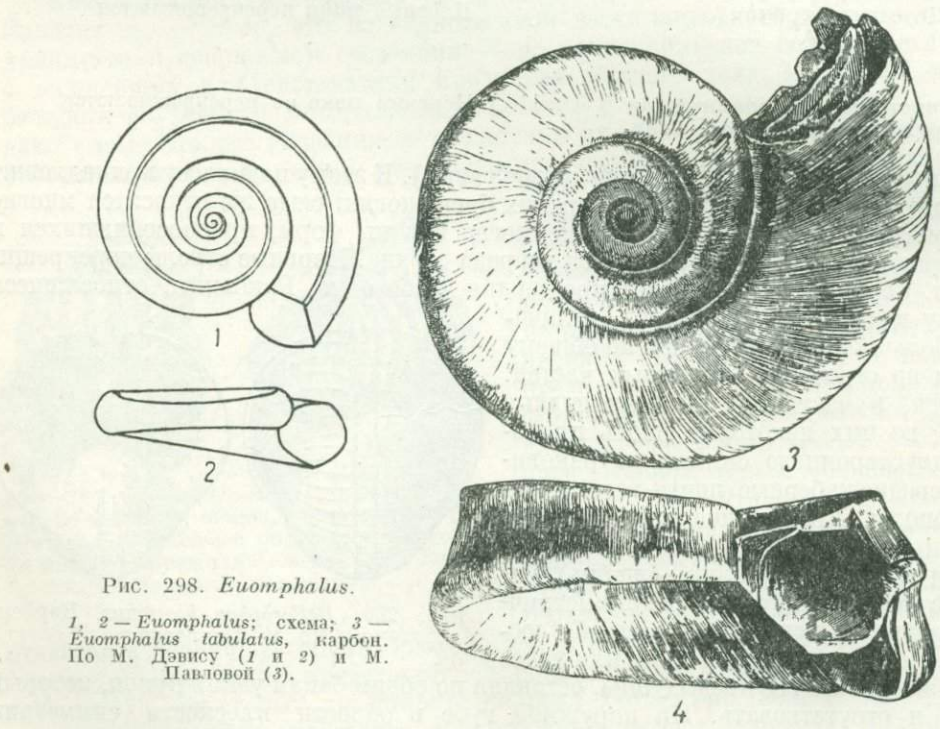


Рис. 298. *Euomphalus*.

*1*, *2* — *Euomphalus*; схема; *3* — *Euomphalus tabulatus*, карбон. По М. Дэвису (*1* и *2*) и М. Павловой (*3*).

Род *Euomphalus* (силур — триас). Раковина имеет форму либо очень низкого конуса, либо диска (рис. 298); завиток уплощенный, очень низкий или даже углубленный. В последнем случае образуется верхний пупок. Постоянно имеющийся нижний пупок очень широк. В верхней части околоустья у некоторых древних видов имеется вырез, которому соответствует выступающая на оборотах в виде киля спиральная полоса.

Род *Fissurella* (карбон — ныне) был уже упомянут при рассмотрении выреза или щели наружной губы у брюхоногих (рис. 299). Раковина фарфоровидная, низкая, имеющая вид конуса с отверстием на вершине конуса, на месте исчезнувшей верхушки с юными оборотами.

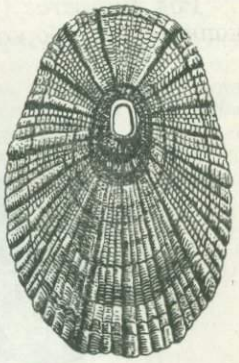


Рис. 299. *Fissurella italica*, современная. × $2^1/_2$.

Род *Patella* (силур — ныне). Раковина (рис. 300 и 301) колпачковидная или конусовидная, высокая или приплюснутая, овальная или почти круглая. Верхушка находится почти в центре или приближена к переднему краю; иногда она загнута вперед; поверхность часто украшена штрихами или радиальными ребрами. Мускульные отпечатки на внутренней стороне в форме подковы, открытые кпереди. В юности раковина спиральная и асимметрическая, позднее она становится колпачковидной.

Род *Trochus* (силур — ныне). Раковина (рис. 302) улитковидная, конусовидная, с довольно высоким, обычно заостренным завитком. Наружная поверхность оборотов обычно уплощена и часто украшена спиральными бугорчатыми ребрами. Последний оборот большей частью килеватый; основание его более или менее уплощенное. Устье косое, низкое.

Интересно сравнить этот род с родом *Turbo* (силур — ныне), довольно близким к трохусу (рис. 303). В качестве признаков рода *Turbo*, отличающих его от трохуса, обычно приводят: 1) выпуклые обороты, 2) выпуклое основание и 3) круглое устье.

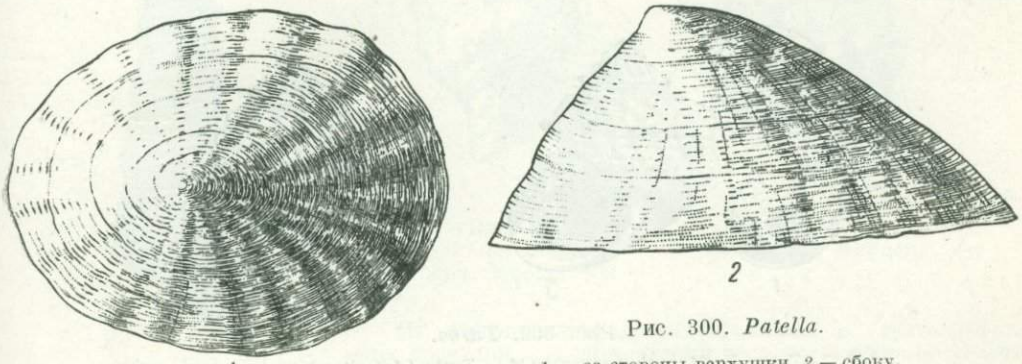


Рис. 300. *Patella*.

*1* — со стороны верхушки, *2* — сбоку.

Этими признаками, однако, обладают, например, некоторые трохусы сарматского яруса (рис. 295). Одна из этих форм, *Trochus omaliusi*, так же как и ее разновидности, в литературе нередко относится к роду *Turbo*. Но нет никаких сомнений в непосредственной тесной связи этой формы с некоторыми настоящими трохусами, которых никто не вздумает отнести к роду *Turbo*. Этот пример показывает нам, насколько рискованы определения форм, основанные на признаках, значение которых не проверено.

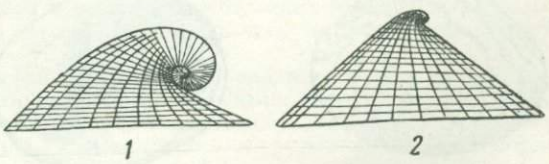


Рис. 301. Схема, поясняющая индивидуальное развитие раковины у *Patella*. В ранних стадиях развития (*1*) раковина спирально завернута. Далее она принимает колпачковидную форму (*2*). Позже спирально завернутая часть раковины отпадает. Фиг. 1 сильно увеличена. По Абелю.

Ныне живущие представители этих двух родов отличаются, между прочим, по крышечке: у *Trochus* крышечка тонкая, роговая, а у *Turbo* — толстая, известковая.

Род *Neritina* (эоцен — ныне) характеризуется полушаровидной раковиной (рис. 304) с низким завитком, полукруглым устьем, слева от которого поверхность раковины уплощена. Пупка совершенно нет. Наружная губа острая. Представители этого рода живут в пресной воде, а также в солоноватоводных бассейнах.

Очень немногие, впрочем, приспособлены к жизни на суше (некоторые тропические виды).

Род *Viviparus* (карбон — ныне). Раковина (рис. 305, 306, а также рис. 4) коническая, обороты более или менее выпуклые, редко килеватые, обычно без

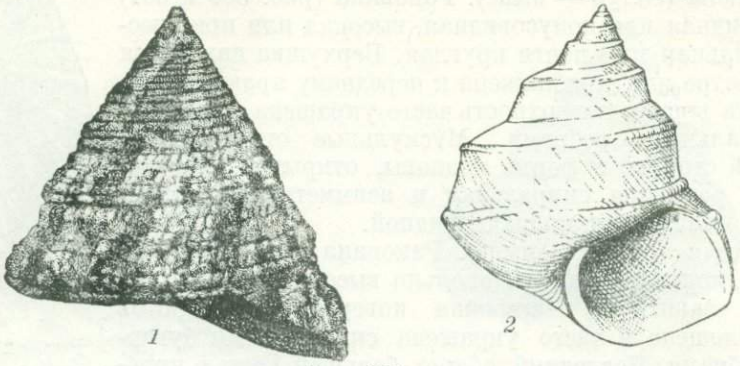



Рис. 302.

*1* — *Trochus maculatus*, ныне живущий вид; увеличено; *2* — *Trochus cordierianus*. *1*—по Тиле.

скульптуры, иногда со спиральными полосками, редко с явственными бугорками. Устье овальное, цельное. Наружная губа не утолщенная. Животные живородящие. Живут в пресной воде; в настоящее время распространены всюду, кроме Южной Америки.

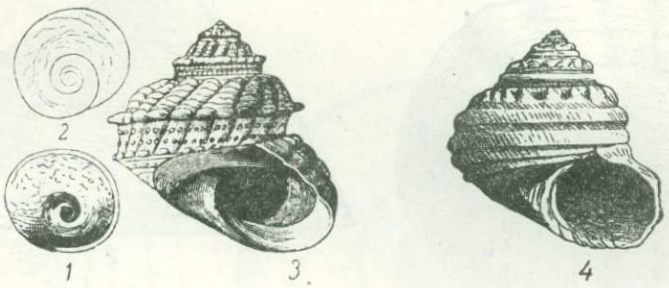
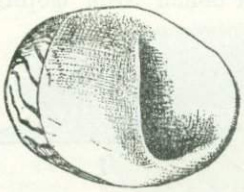



Рис. 303. *Turbo*.

*1, 2, 3*—*Turbo Parkinsoni*, олигоцен; *4* — *Turbo* (*Astralium*) *rugosa*, плиоцен. По Циттелю.

Рис. 304. *Neritina duabensis*. Плиоцен. × 3.



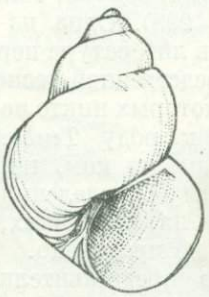


Рис. 305. *Viviparus*, ныне живущая форма. Ест. вел.

Рис. 306. *Viviparus mandarinicus*. Плиоцен. Ест. вел.

Изучение вивипарусов из верхнеплиоценовых слоев Славонии (к северу от Балканского полуострова) позволило установить ряд изменяющихся форм от обыкновенных гладких вивипарусов с выпуклой боковой поверхностью оборотов к вивипарусам, несущим резкие спиральные кили, между которыми боковая поверхность оборотов уплощена или даже вдавлена (рис. 4). Формы эти развивались в замкнутых пресноводных или почти пресноводных бассей-

нах — озерах, не сообщавшихся с морем. В самых нижних слоях встречаются гладкие формы, мало отличающиеся от обыкновенных вивипарусов, которые живут ныне в реках и других пресноводных водоемах. В верхних же слоях имеются сильно «скульптированные» формы. Самостоятельная эволюция вивипарусов в славонских плиоценовых (отчасти, может быть, и четвертичных) озерах, таким образом, не может быть подвергнута сомнению. Однако замечательно, что весьма похожие формы вивипарусов встречаются в местностях, весьма отдаленных от Славонии, и в отложениях, не всегда соответствующих по возрасту славонским вивипарусовым слоям. Вообще «скульптированные» вивипарусы типа славонских встречаются в плиоцене некоторых островов Эгейского архипелага, Румынии, в дуабских слоях западного Закавказья (относимых к среднему плиоцену), в куяльницких слоях западного Закавказья (относимых к верхнему плиоцену), а также в относимых к плиоцену отложениях Китая. Наконец, схожие формы продолжают существовать в некоторых реках Северной Америки и в некоторых озерах южного Китая, а также на некоторых островах Полинезии и т. д.

Рис. 307.
*Turritella terebra.*
Ныне живущий вид. Ест. вел.
По Тиле.

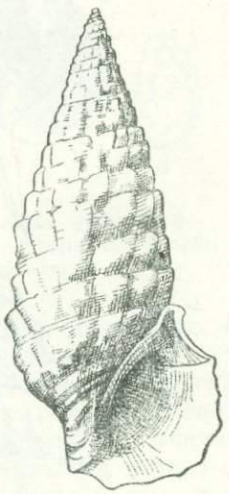


Рис. 308.
*Cerithium rubiginosum.* Миоцен. × 3

Рис. 309.
*Potamides.* Миоцен.
× 2.

Мы перечислили ряд географических и стратиграфических названий для определения распространения «скульптированных» вивипарусов с целью показать читателю, что признавать во всех случаях родство всех «скульптированных» вивипарусов—плиоценовых и ныне живущих—весьма затруднительно. Эта невероятность, а в некоторых случаях невозможность, «кровного родства» похожих друг на друга ребристых вивипарусов была отмечена некоторыми исследователями.

Схожие формы раковин развиваются у вивипарусов в различные моменты геологической истории и в различных местах земного шара в зависимости от каких-то изменений среды, и сходство «скульптированных» раковин далеко не всегда есть выражение их тесного родства.

Род *Turritella* (мел — ныне). Раковина (рис. 307) башенковидная, стройная, часто очень высокая, с многочисленными выпуклыми или плоскими оборотами, которые обычно имеют спиральные ребра на своей наружной поверхности. Устье маленькое, округлое или угловатое, цельное. Пупка нет. Наружная губа тонкая. Многочисленные виды живут ныне в морях теплой и умеренной зон.

Род *Cerithium* (юра — ныне). Раковина (рис. 308) башенковидная, состоящая из большого числа оборотов. Наружная поверхность оборотов обычно с явственной скульптурой, которая может состоять из бугорков или ребрышек. Пупка нет. Устье овальное, заостренное вверху, с более или менее развитым коротким каналом внизу. Направление этого канала заметно отклоняется от вертикальной оси раковины. Внутренняя губа несколько вогнута и покрыта мозолевидным известковым слоем. Наружная губа раковин, достигших предельных для данной формы размеров, обычно расширена и отвернута кнаружи. Живут на незначительной глубине, обычно в морях теплой и умеренной зон.

Мы даем здесь характеристику рода *Cerithium* в весьма широком смысле. Из этого рода различными учеными выделены многочисленные группы, для которых установлены особые родовые названия. Одним из таких родов является род *Potamides* (рис. 309), который характеризуется присутствием спиральных ребер, обычно бугорчатых, низким последним оборотом и маленьким устьем. Потамидесы встречаются обычно в отложениях бассейнов, соленость которых ниже нормальной морской.

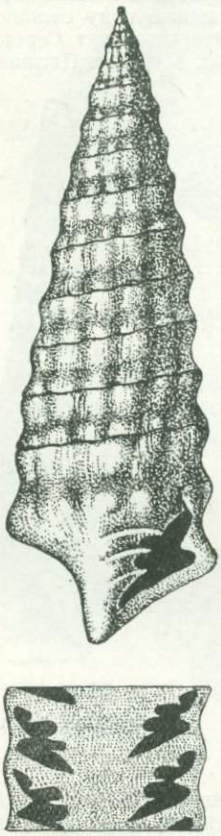


Рис. 310. *Nerinea pailleteana*. Мел. Внизу — часть продольного разреза, проведенного по оси раковины; видны спиральные складки. × 1/2. По Дакке.

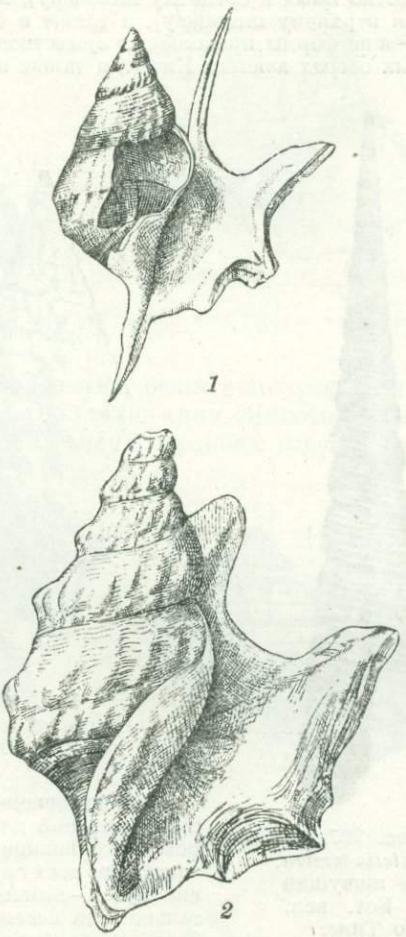


Рис. 311. *Aporrhais*.

*1* — форма из среднего миоцена, ×2, *2* — *Aporrhais pes-pelicani*, плейстоцен, × 2.

Род *Nerinea* и близкие к нему роды встречаются в юрских и меловых отложениях. Раковины их (рис. 310) по наружному виду напоминают *Cerithium*; они высоки, башенковидны; устье имеет короткий канал или вырез внизу. Вертикальный разрез раковины обнаруживает замечательное строение внутренних стенок оборотов. На таком разрезе видно, что на внутренних стенках каждого оборота имеются спиральные складки, более или менее значительно суживающие полость оборотов. Таким образом, для мягкого тела животного остается иногда очень маленькое пространство.

Род *Aporrhais* (юра— ныне). Раковина (рис. 311) довольно высокая, башенковидная; обороты несколько выпуклые, с тонкой спиральной скульптурой и с довольно грубыми поперечными ребрами или бугорками. Последний оборот большей частью с тремя рядами сравнительно крупных бугорков, причем каждый из этих рядов обычно продолжается у края устья на один из трех длинных заостренных выростов. Кроме этих трех выростов, околоустье

имеет еще один нижний и один верхний вырост. Последний вполне или частично прилегает к завитку. Устье узкое. Околоустье утолщенное, большею частью с бороздками на внутренней стороне выростов. Внутренняя губа с мозолевидным утолщением.

Род *Natica* (триас — ныне). Раковина (рис. 312) почти круглая или овальная, обычно гладкая и блестящая. Обороты, по мере роста раковины, сильно расширяются. Пупок большею частью сужен особым валиком или мозолевидным известковым слоем, иногда совершенно закрыт. Устье цельное, полукруглое. Наружная губа острая.

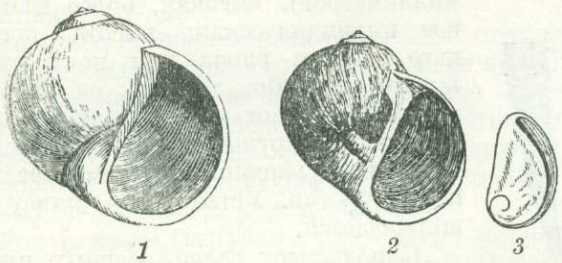



Рис. 312. *Natica*. *1* — *Natica patula*, эоцен; *2* — *Natica millepunctata*, плиоцен; *3* — крышечка *Natica millepunctata*. По Циттелю.

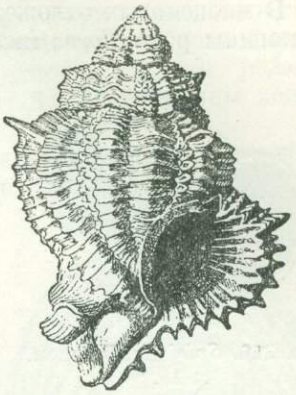


Рис. 313. *Murex hoernesi*. Миоцен. Ест. вел. По Циттелю.

Род *Murex* (эоцен — ныне). Раковина (рис. 313) толстостенная, овальная, высокая, нередко достигающая значительной величины; завиток умеренной высоты. Наружная поверхность оборотов украшена мощными поперечными валиками (желваками), часто шиповатыми или листоватыми. Промежутки, разделяющие эти валики, покрыты волнистыми пластинчатыми следами нарастания. Поперечные валики довольно правильно следуют друг за другом через определенные промежутки, так что число валиков (желваков) на каждый оборот является довольно постоянным для каждого вида. Устье овальное, с каналом внизу. Канал либо открытый в виде узкого, углубленного желобка, либо закрытый в виде трубки.

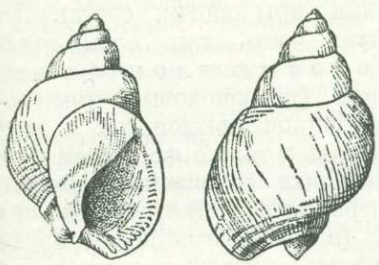


Рис. 314. *Nassa mutabilis*, ныне живущий вид. × 1½.

Род *Buccinum* (неоген — ныне). Раковина (рис. 289) обычно довольно высокая, овальной формы, без пупка. Наружная поверхность оборотов несет либо поперечные или более тонкие спиральные ребра, либо гладкая. Устье овальное, широкое, с коротким и широким каналом внизу. Представители рода встречаются преимущественно в верхнетретичных отложениях северной Европы, современные же виды живут в северных морях. Однако к этому же роду обычно относят многие формы из миоценовых отложений юга СССР (рис. 289).

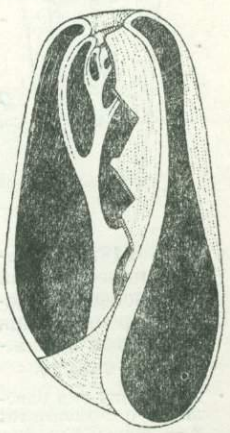


Рис. 315. *Tornatina laionkaireana*. Верхний миоцен. Слева стенка раковины проломана и показан вертикальный разрез раковины. Сильно увеличено. По Колесникову.

К этому роду близок род *Nassa* (эоцен — ныне), который (рис. 314), в отличие от предыдущего рода, имеет зазубрины на внутренней стороне наружной губы, обычно утолщенной; с внешней стороны наружной губы, вдоль нее, идет особый валик (желвак). Надо, однако, заметить, что у некоторых форм эти признаки (утолщение наружной губы и ее зазубренность с внутренней стороны) сходят на-нет, и тогда бывает трудно отличить нассу от букцинума.

Нассы живут ныне во всех океанах (кроме Ледовитого).

**Подкласс Opisthobranchiata (заднежаберные).** Заднежаберные, как мы уже знаем, исключительно морские животные. Жабры находятся позади сердца, которое имеет одно предсердие. Нервные стволы не образуют перекрещивания. Заднежаберные — гермафродиты. У большинства ныне живущих форм нет раковины; у других имеется раковина, нередко маленькая и хрупкая. Древнейшие представители известны из карбона.

В миоценовых отложениях юга СССР нередко встречаются очень небольшие раковины рода *Tornatina*. На рис. 315 изображена сильно увеличенная раковина представителя этого рода. Раковина маленькая (высотою в несколько миллиметров), высокая, более или менее цилиндрическая; высота последнего оборота равна или почти равна высоте раковины, так как он либо целиком закрывает все предыдущие, либо оставляет снаружи слабо выступающую верхушку с верхними частями предыдущих оборотов. Устье узкое, книзу расширяющееся.

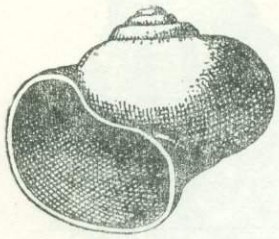


Рис. 316. *Spirialis*. Миоцен. × 18.

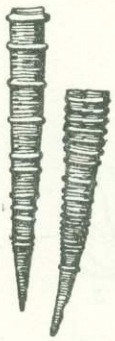


Рис. 317. *Tentaculites gyracanthus*. Верхний силур Северной Америки. Увеличено.

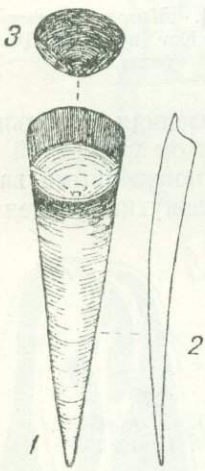



Рис. 318. *Hyolithes*, палеозойский род, особенно часто встречающийся в кембрии и нижнем силуре.

*1* — общий вид раковины с крышечкой; *2* — вид сбоку; *3* — крышечка. Ест. вел. По Шроку.

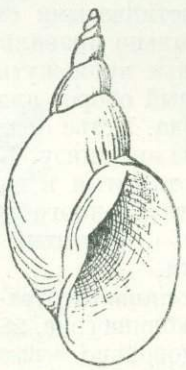


Рис. 319. *Limnaea*, ныне живущая форма. Ест. вел.

К подклассу заднежаберных причисляют обыкновенно своеобразный отряд *Pteropoda* (крылоногие). Сюда относятся свободно плавающие, часто планктонные формы; некоторые из них обладают нежными раковинками, могущими при благоприятных условиях сохраняться в ископаемом состоянии. Нога у крылоногих преобразовалась в пару плавательных лопастей (отсюда и название отряда). Голова у них неявственно обособлена, глаза рудиментарны. Крылоногие держатся в открытом море, и поднимаются к поверхности лишь при наступлении темноты.

Раковинки крылоногих составляют значительную часть так называемых птероподовых илов современных океанов (птероподовые илы состоят из раковинок крылоногих и других моллюсков, а также фораминифер).

В миоценовых отложениях нашего юга видную роль в качестве руководящих ископаемых (а иногда и породообразующих организмов) играют представители планктонного рода *Spirialis* (эоцен — ныне). Они имеют крошечные тонкостенные, прозрачные, гладкие раковинки (рис. 316), улиткообразно завернутые налево (в отличие от подавляющего большинства брюхоногих). Устье раковинки овальное.

В палеозойских отложениях встречаются ископаемые, которые напоминают по форме некоторые из крылоногих, а именно тех, которые имеют прямую, вытянутую в длину раковину. Положение этих палеозойских форм в систематике далеко не выяснено, но их все же нередко сближают с крылоногими.

Один из таких родов — *Tentaculites* (силур — девон). Раковина толстостенная, маленькая, длинная, имеющая форму очень высокого конуса (рис. 317). Наружная поверхность ее покрыта выдающимися кольцевидными ребрами. Ближе к верхушке раковины в ее полости иногда имеются поперечные перегородки. Верхушка либо заострена, либо представляет вздутие. Этот род необычайно широко распространен в силурийских и девонских отложениях; раковины его

иногда переполняют отдельные слои. Так как раковины тентакулитесов очень похожи на раковины некоторых свободно плавающих плеченогих нынешних морей, то предполагают, что тентакулитесы плавали подобно этим плеченогим. В пользу этого говорит и присутствие поперечных перегородок, деливших заднюю часть раковины на камеры, которые, повидимому, содержали газ, что заметно уменьшало удельный вес животного и помогало ему держаться в воде.

Род *Hyolithes* (кембрий — пермь). Раковина, состоящая из углекислой извести, длинная, коническая или пирамидальная (рис. 318). Часто одна сторона бывает уплощенная, а другая — выпуклая. Наружная поверхность гладкая, реже с продольными ребрами. Устье закрывается крышечкой. Длина раковины может превышать 10 *см*.

**Подкласс Pulmonata (легочные).** Этот подкласс является, повидимому, искусственным объединением по меньшей мере двух групп легочных моллюсков, каждая из которых произошла (совершенно особо от другой) от переднежаберных. Одна из этих групп состоит из пресноводных моллюсков, другую же составляют наземные формы. Нервные тяжи у легочных не образуют перекрещивания.

Род *Limnaea* (верхняя юра — ныне) характеризуется тонкостенной, обычно прозрачной раковиной (рис. 319) с большим последним оборотом. Высота завитка сильно варьирует: у одних форм он высокий и стройный, у других он может быть низким, у третьих он совсем не возвышается над последним оборотом. Устье широкое, овальное, цельное. Наружная губа острая. Значительные колебания в форме раковины могут наблюдаться у представителей одного и того же вида, живших в различных условиях. Это иллюстрирует рис. 418. Представители рода живут в пресной воде, а также в слабо солоноватых бассейнах.

Рис. 320. *Valenciennesia kiseljaki*. Плиоцен. × 2.

Род *Valenciennesia* (плиоцен). Раковина (рис. 320) довольно крупная, иногда очень крупная, относительно очень тонкостенная, колпаковидная, округлого или овального очертания, с чрезвычайно расширенным последним оборотом. Поверхность покрыта концентрическими и струйками нарастания и обычно украшена концентрическими ребрами-складками.

Ребра-складки сглаживаются постепенно при переходе от передней части раковины к задней. Макушка то более, то менее приближена к заднему краю.

Для описания раковину часто ориентируют так, чтобы околоустье располагалось в горизонтальной плоскости, а макушка с завитком была обращена кверху. При этом макушка оказывается завернутой по направлению к заднему краю. В таком положении различают передний, задний, правый и левый края. Макушка значительно выступает вверх, и в начальной своей части спирально закручена. При этом число оборотов маленького, рудиментарного завитка никогда не бывает значительным ($1^1/_2$—3). В задней части раковины по правую сторону от макушки косвенно к задне-правому углу основания раковины идет сифональная складка, которой соответствует сифональная выемка края раковины. Валенсиеннезии встречаются в солоноватоводных отложениях юго-восточной Европы, причем они характерны для глинистых осадков и не были найдены в прибрежных грубозернистых отложениях.

Валенсиеннезии произошли от брюхоногих, близких к *Limnaea*, что доказывается существованием ископаемых форм, занимающих по своему строению промежуточное положение. Эти промежуточные формы встречаются в более глубоких горизонтах солоноватоводных неогеновых отложений южной Европы, чем слои с валенсиеннезиями; поэтому мы с полной уверенностью относим валенсиеннезий к легочным брюхоногим, хотя нам и неизвестно, дышали ли эти вымершие животные легкими.

Род *Planorbis* (нижняя юра — ныне) характеризуется дисковидной раковиной (рис. 321) иногда даже симметричной; завиток совершенно не возвышается над последним оборотом. С каждого бока видны все обороты. Устье более или менее полулунной формы. Наружная губа тонкая. Представители этого рода живут в пресноводных и слабо солоноватоводных водоемах.

Любопытные изменения претерпели раковины планорбисов, живших в так называемом Штейнгеймском бассейне в Вюртемберге (Германия) в верхнемиоценовое время. В этом небольшом озере, имевшем около 3 *км* в поперечнике, развились своеобразные, странные формы планорбисов; у некоторых из них раковина стала высокой, с завитком, значительно возвы-

шающимся над последним оборотом (рис. 322). Если бы не было уверенности в том, что эти причудливые формы развились из обыкновенных дисковидных планорбисов, трудно было бы отнести их к этому роду.

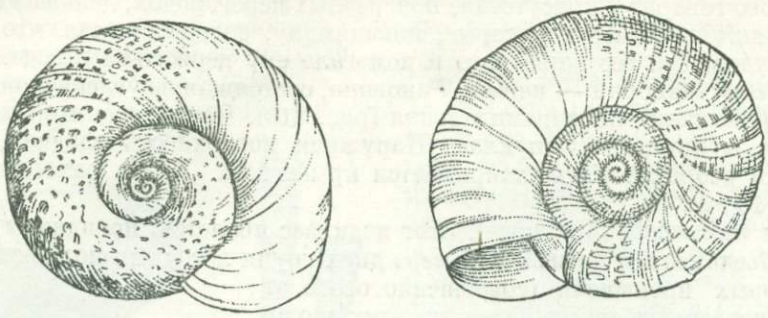


Рис. 321. *Planorbis corneus*, ныне живущий вид. Ест. вел.

К роду *Ancylus* (эоцен — ныне) относятся мелкие формы с колпачковидной раковиной (рис. 323). Вершина раковины приближена к заднему краю. Устье яйцевидное. Представители этого рода живут в пресных водах.

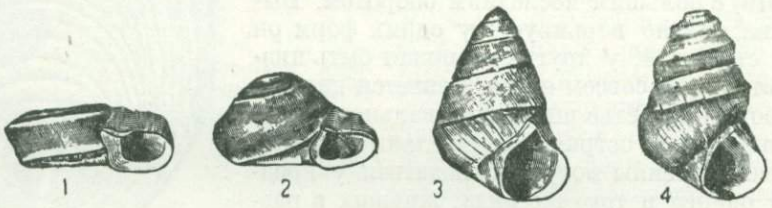



Рис. 322. Представители рода *Planorbis* из верхнетретичных отложений Штейнгейма (Вюртенберг, Германия). Увеличено. Из книги Павловой.

Род *Helix* (рис. 324) является одним из самых распространенных представителей наземных легочных моллюсков. Раковина довольно крупная. Обороты выпуклые. Наружная поверхность их гладкая. Последний оборот большой и вздутый. Устье округлое. Околоустье несколько отвернутое кнаружи.

Рис. 323. *Ancylus*, ныне живущая форма. Увеличено. По Кобельту.

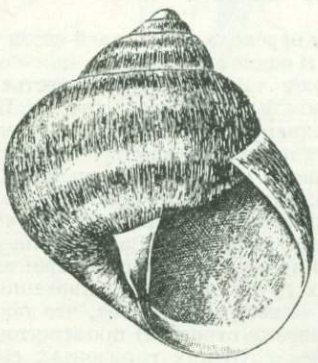


Рис. 324. *Helix pomatia*. (Европа). Ест. вел. По Кобельту.

Только что приведенное описание соответствует современному пониманию этого рода. Но надо заметить, что в геологической литературе название этого рода употребляется обычно в гораздо более широком смысле; в частности, к этому роду относят и очень мелкие формы.

**Образ жизни брюхоногих.** Мы уже видели, что большинство брюхоногих живет в воде и притом в морской. Пресноводные и наземные принадлежат к немногочисленным семействам легочных и переднежаберных брюхоногих, но представлены огромным количеством форм. К жизни на суше приспособились, кроме представителей подкласса легочных, также и некоторые переднежаберные, например, из числа видов рода *Neritina*. Большинство морских брюхоногих живет в мелководной области: уже на глубине в 100 *м* число брюхоногих сильно сокращается, но некоторые формы, приспособленные к жизни на илистом дне, встречаются на значительных глубинах. Лишь немногие являются настоящими глубоководными животными. На глубине более 1000 *м* были обнаружены,

между прочим, некоторые формы, близкие к *Trochus*. Некоторые брюхоногие были найдены на глубине свыше 5000 *м*. Существующие ныне представители древнего рода *Pleurotomaria* живут на глубине от 120 до 400 *м*.

Раковины брюхоногих, живущих в полосе прибоя, массивны и толстостенны, раковины же форм, живущих в более глубоких частях моря и на илистом дне, обыкновенно тонкостенны и часто нежны. Толстостенность является, очевидно, приспособлением против разрушения раковины волнами. Кроме того, замечается, что в спокойных водах и на илистом дне раковины нередко имеют длинные тонкие, хрупкие шипы. Здесь следует сравнить две изображенные на рис. 311 формы рода *Aporrhais*. Одна из них происходит из миоценовых глин Северного Кавказа, другая — из прибрежных грубозернистых отложений четвертичного возраста. У апоррариса из глинистых отложений раковина довольно тонкостенная, выросты околоустья развиты в виде длинных тонких шипов; раковина же из грубозернистых отложений имеет толстые стенки, а выросты околоустья представляют собой короткие и толстые отростки. Объясняются эти различия в развитии выростов тем, что шипы и подобные им «украшения» предохраняют раковину от погружения в мягкий грунт; то же мы наблюдаем и у других родов с шиповатыми и «скульптированными» раковинами.

Большинство водных брюхоногих ведет б е н т о н н ы й образ жизни и приспособлено, как мы уже знаем, к ползанию по дну. Некоторые, однако, зарываются в осадки дна.

Колпачковидные формы, подобные *Patella*, обычно малоподвижны: защищенные и от врагов и от волн своей более или менее сплющенной раковиной, они подолгу «сидят» на различных подводных предметах, плотно прилегая к последним всеми краями своего широкого устья. Многие представители этого рода живут в литоральной полосе, и ежедневно в течение некоторого времени оказываются вне воды.

Вполне возможно, что и валенсиеннезии вели малоподвижный образ жизни, плотно примыкая ко дну основанием своей конической раковины. Развитие сифональной выемки указывает на развитие сифона, который мог служить для сообщения с внешней средой в таком положении. Надо, однако, отметить, два момента: во-первых, так как валенсиеннезии встречаются в глинистых фациях плиоцена нашего юга, они не могли прикрепляться к подводным камням и к другим твердым предметам; они могли сидеть лишь на илистом дне; во-вторых, если эти животные вели такой малоподвижный образ жизни на дне относительно глубоких частей плиоценовых солоноватоводных бассейнов, то приходится допустить, что эти потомки легочных брюхоногих приспособились к жаберному дыханию. Это, впрочем, вполне возможно, так как и среди ныне живущих легочных существуют формы, дышащие жабрами.

К с в о б о д н о м у п л а в а н и ю в море приспособились некоторые из переднежаберных (так называемые киленогие) и крылоногие из заднежаберных. Планктонные формы этих последних хорошо известны из миоцена нашего юга (род *Spirialis*).

Многие брюхоногие ведут х и щ н и ч е с к и й образ жизни. Таковы описанные уже натика, насса, букцинум и мурекс. Натика роется в иле, ища двустворок. Найдя жертву, она протравляет в раковине последней дыру с помощью кислоты, которая выделяется особой железой, а затем поедает содержимое. Другие хищные брюхоногие просверливают отверстие в раковинах двустворок посредством терки, которая действует как рашпиль. Черноморский вид *Nassa reticulata* питается падалью, а кроме того, может просверливать тонкостенные раковины двустворок. В других морях представители этого рода нападают не только на моллюсков, но и на других животных, например, на морских звезд. *Buccinum undatum* пробуравливает раковины родов: *Pecten*, *Tellina*, *Venus* и др. Некоторые представители рода *Murex* просверливают теркой раковину устриц и приносят этим ущерб устричному промыслу. Другие формы этого рода, например *Murex brandaris*, по имеющимся данным, не просверливают раковин своих жертв, и вообще нападают лишь на больных, слабых или умирающих моллюсков.

Следует заметить, что среди брюхоногих имеются и формы, ведущие во взрослом состоянии неподвижный образ жизни. К таким принадлежит род *Vermetus* (рис. 325) и его родичи (кайнозой — ныне). Молодые обороты представителей этого

рода завернуты спирально, как у других брюхоногих, но дальше раковина разворачивается и совершенно неправильно изгибается, обычно прикрепляясь к посторонним предметам.

Однако среди брюхоногих мы не знаем ни одной группы, которая представляла бы аналогию рудистам и другим толстостенным массивным пластинчатожаберным, приставшим ко дну своими створками. Очевидно, развитие в сторону прикрепленного образа жизни ни в одной группе брюхоногих не пошло так далеко, как у некоторых пластинчатожаберных.

Брюхоногие живут и в морской воде, и в солоноватой, и в пресной, а также и на суше.

Червеобразные (стр. 190) и ладьеногие моллюски, о которых мы упомянули на стр. 154, живут исключительно в морской воде. Пластинчатожаберные живут и в морях, и в солоноватоводных и в пресноводных бассейнах. Головоногие, которые будут рассмотрены ниже, живут исключительно в морской воде с нормальной соленостью. Брюхоногие являются, таким образом, единственным классом моллюсков, имеющим представителей, приспособившихся к жизни на суше. При этом они переходили на сушу, как мы уже видели, несколько раз, и ныне живущие наземные брюхоногие произошли от нескольких различных групп водных брюхоногих.

Рис. 325. *Vermetus arenarius*. Ест. вел. По Боасу.

Какие же особенности организации брюхоногих позволили им перейти на сушу и заселить ее множеством разнообразных форм? Что помешало моллюскам других классов поселиться на суше и приспособиться к жизни на ней?

Попробуем сравнить брюхоногих с пластинчатожаберными в отношении возможности перейти к жизни на суше.

Брюхоногие имеют хорошо обособленную голову с довольно высокоразвитыми органами чувств, у пластинчатожаберных же нет ясно выраженной головы. Но для животного, живущего на поверхности земли, органы чувств, в частности, органы зрения, имеют первостепенное значение. Брюхоногие обладают жевательным аппаратом, у пластинчатожаберных же его нет: они питаются пищевыми частицами (в частности, планктонными организмами), которые приносятся ко рту токами, вызываемыми деятельностью ресничек, покрывающих жабры и прилежащие к ним стенки мантийной полости. Ясно, что приспособления для захвата пищи и ее размельчения крайне важны для наземного животного. У брюхоногих есть нога, имеющая плоскую подошву и служащая для ползанья; у пластинчатожаберных нога приспособлена прежде всего для зарывания и разрывания; преимущество типичной для брюхоногих ползающей ноги при переходе на сушу совершенно очевидно. Наконец, самая раковина брюхоногих, помещающаяся на спинной стороне тела животного, более удобна для движения по поверхности суши и по различным предметам, чем двустворчатая раковина пластинчатожаберных, которая облекает все тело, кроме наружных частей ноги и сифонов. Таким образом, брюхоногие имели значительные преимущества перед пластинчатожаберными в отношении возможности перехода на сушу.

Для остальных классов моллюсков приспособление к наземному образу жизни было бы еще более затруднительным. Так, головоногие могут жить лишь в морской воде, что уже ограничивает возможность перехода на сушу; к жизни на суше приспособляются обычно пресноводные животные, живущие на материке. Это подтверждается и историей позвоночных, с которой мы познакомимся в дальнейшем.

Червеобразные моллюски жили и живут лишь в морской воде. Они встречаются уже в нижнесилурийских отложениях, но всегда играли незначительную роль в фауне древних морей. Таково же приблизительно положение ладьеногих моллюсков, которые живут тоже исключительно в морях и приспособлены к роющему образу жизни.

## Класс Scaphopoda (ладьеногие)

Представители этого класса характеризуются удлиненным, двусторонне-симметричным телом, которое заключено у них в трубковидную известковую раковину. Раковина эта несколько согнута; диаметр ее постепенно увеличивается от заднего конца к переднему. Наружная поверхность ее гладкая или ребристая. Раковина открыта с обоих концов: и с заднего и с переднего. Вогнутая сторона является спинной.

Длинная нога приспособлена для закапывания в ил или песок. Она может высовываться из переднего отверстия раковины. На переднем конце тела имеется также хоботообразная «голова» (без глаз) с ротовым отверстием. В состоянии покоя животное целиком находится в раковине.

Рис. 326. *Dentallum sexangulare*. Плиоцен. По Циттелю.

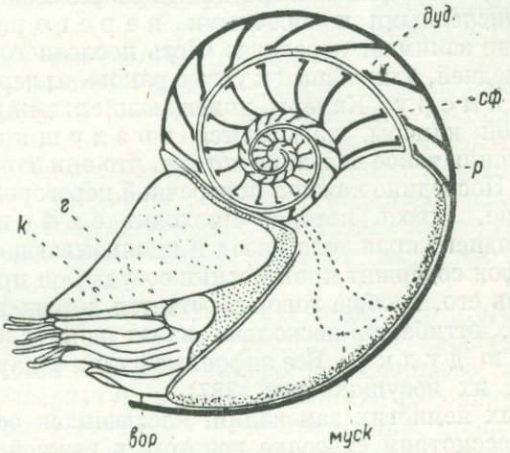



Рис. 327. *Nautilus*, ныне живущий. Схематический разрез по плоскости симметрии.

*сф* — сифон; *дуд* — сифонные дудки; *муск* — мускул; *вор* — воронка; *к* — капюшон; *г* — глаз; *р* — раковина. По Абелю.

Ладьеногие раздельнополы. Они живут в море, где они зарываются в ил или песок так, что наружу выступает лишь задний конец раковины. Они обычно живут на довольно значительных глубинах, примерно от 30 до 800 *м* и более.

Ладьеногие появляются в нижнем силуре и продолжают существовать до наших дней. В качестве типичного рода можно назвать род *Dentalium* (эоцен — ныне), раковина которого похожа по общей форме на миниатюрный слоновый бивень; она слабо согнута и утоняется к заднему концу (рис. 326). На наружной поверхности раковина обычно несет продольные ребрышки.

## Класс Cephalopoda (головоногие)

Головоногие — исключительно морские и притом стеногалинные животные. Ископаемые головоногие представляют колоссальное разнообразие форм; среди них множество руководящих видов, позволяющих делить геологическую хронологию как на крупные, так и на самые мелкие единицы.

Из ныне живущих моллюсков сюда относятся: наутилус, имеющий красивую большую раковину, завернутую спирально в одной плоскости (рис. 327), осьминоги, каракатицы.

Чтобы получить представление о головоногих, рассмотрим строение рода *Nautilus*, одного из родов, представленных в современной фауне. Немногие виды этого рода сохранились в тропических морях между юго-восточной Азией и Австралией, где они живут на глубине от нескольких десятков до немногих сотен метров. Животные эти либо ползают по дну с помощью своих многочисленных

щупалец, либо, как мы скоро увидим, быстро плавают, с силой выбрасывая воду из мантийной полости через так называемую воронку.

Тело наутилуса помещается в раковине, которая выделяется мантией.

Стенка раковины состоит из двух слоев. Наружный слой отлагается краем мантии. Слой этот напоминает фарфор и называется фарфоровидным. Под этим слоем лежит внутренний слой, имеющий перламутровый блеск и называемый перламутровым. Этот слой выделяется всей поверхностью мантии.

Раковина спирально свернута в одной плоскости и двусторонне-симметрична. Этим она напоминает некоторых примитивных брюхоногих (например *Bellerophon*, рис. 296), но резко отличается от огромного большинства брюхоногих, у которых раковина почти всегда завернута в нисходящую улиткообразную спираль. Далее, в отличие от брюхоногих, раковина наутилуса, как видно из рис. 327, представляющего продольный срединный разрез ее по плоскости симметрии, разделена многочисленными поперечными перегородками на камеры. При этом тело занимает переднюю часть последнего оборота, находящуюся впереди от последней, ближайшей к устью раковины перегородки, — так называемую жилую камеру. Камеры, помещающиеся между перегородками и лежащие позади жилой камеры, называются воздушными камерами. Эти камеры получили такое название потому, что они заполнены газом (главным образом азотом). Посредине каждой поперечной перегородки имеется небольшое круглое отверстие, сквозь которое проходит сифон — тонкий кожистый тяж, идущий от заднего края тела назад и пронизывающий, таким образом, все перегородки. Сифон содержит кровеносные сосуды; он прикрепляет животное к раковине, но роль его, вообще говоря, остается до сих пор недостаточно изученной. Перегородка, отгибаясь несколько назад вокруг сифона, образует короткую сифонную дудку. Все сифонные дудки у наутилуса направлены назад от перегородок, их несущих (рис. 327).

После этих немногих замечаний, касающихся основных элементов строения раковины, рассмотрим строение некоторых важнейших частей тела, находящегося в жилой камере.

Это тело в общем тоже двусторонне-симметрично, подобно раковине. Имеется обособленная голова. По обе стороны от рта расположены симметрично дугообразные выступы («руки»), снабженные щупальцами. На нижней стороне тела, под головой, находится воронка — мускулистый орган, состоящий из двух несрастающихся лопастей и служащий для сообщения мантийной полости с наружной средой, а также для движения: при быстром выталкивании воды из мантийной полости через воронку наружу животное получает толчок назад, и такими толчками животное может перемещаться. Когда животное втягивается в раковину, оно закрывает устье ее так называемым капюшоном, который, как это показано на нашем рисунке, лежит на верхней, спинной части головы. Следует твердо запомнить, что брюшная (нижняя) сторона животного соответствует наружной, периферической стороне оборота раковины, а спинная (верхняя) сторона животного — внутренней стороне оборота раковины.

Рот наутилуса вооружен острыми клювовидными роговыми челюстями, концы которых обизвествлены. На дне ротовой полости находится терка. С каждой стороны головы имеется по большому глазу. Туловище заключает в себе пищеварительный канал, сердце, четыре почки и половые органы. Оно прикрепляется к внутренней стенке жилой камеры с помощью двух мускулов (по одному с каждой стороны). Мускулы эти плотно прилегают к раковине, но не прирастают к ней, как, например, замыкающие мускулы двустворок. Таково в общих чертах строение важнейших частей раковины и мягкого тела наутилуса.

Перейдем теперь к общей характеристике класса головоногих. Класс этот является безусловно естественной группой животных, объединенных общим происхождением от древнейших моллюсков еще в докембрийские времена. К этому классу относятся двусторонне-симметричные моллюски. Немногие из них, впрочем, утратили двустороннюю симметрию, как мы это увидим при рассмотрении

направлений эволюции в пределах класса головоногих. Головоногие имеют ясно обособленную голову. Во рту у них находятся челюсти и терка. Имеются большие глаза; органы чувств вообще высоко развиты. Своеобразное развитие получила нога. Из простой ноги, которую имели предки головоногих и к которой близка по устройству, например, ползающая нога червеобразных моллюсков, развились два образования: кольцо конечностей («рук»), окружающих рот, и воронка. «Руки» являются прежде всего хватательными органами, воронка же имеет двойное назначение: она, с одной стороны, является органом движения, а с другой стороны, служит для сообщения мантийной полости с наружной средой, в частности для удаления из тела использованной при жаберном дыхании воды. У ныне живущих видов бывает либо четыре, либо две жабры. Животные всегда раздельнополы.

Нам придется познакомиться с различными группами ископаемых головоногих. Мы увидим, что в палеозое и в мезозое существовало множество головоногих, принадлежащих к совершенно вымершим группам.

Все головоногие могут быть разбиты на два подкласса. Один из них характеризуется присутствием так называемой наружной раковины, т. е. раковины, в которой помещается мягкое тело животного. У ныне живущих головоногих этого подкласса (род *Nautilus*) имеются четыре жабры. Этот подкласс называется *Ectocochlia* («наружнораковинные»). У головоногих второго подкласса раковина, если она существует, находится внутри мягкого тела. Современные представители этого подкласса имеют две жабры. Этот подкласс носит название *Endocochlia* («внутреннераковинные»).

**Подкласс Ectocochlia (наружнораковинные).** Представители этого подкласса имеют двусторонне-симметричную раковину, разделенную перегородками на камеры; мягкое тело помещается в жилой камере. Большинство относящихся сюда форм имеет спирально завернутую в одной плоскости раковину, но у других раковина прямая или лишь согнутая. У некоторых форм, происходящих от животных с двусторонне-симметричной спиральной раковиной, развилась асимметричная улитковидная раковина, завернутая в нисходящую спираль.

Единственным представленным в современной фауне родом является *Nautilus*, с которым мы уже несколько знакомы. Немногие ныне живущие виды этого рода имеют, следовательно, исключительно важное значение для понимания строения и образа жизни ископаемых форм, количество которых выражается тысячами.

Перегородки, делящие раковины на камеры, отлагаются задней стороной мягкого тела. Происходит это следующим образом: устьевой край раковины постепенно нарастает, вследствие чего жилая камера естественно удлиняется. В связи с этим животное перемещается вперед, и задняя сторона его отодвигается от перегородки, которая отделяет жилую камеру от первой воздушной. Затем, когда животное отдалится от этой перегородки на расстояние, приблизительно равное длине воздушной камеры, продвижение животного приостанавливается, и начинается выделение новой перегородки задней части мантии животного. Таким образом возникают новые камеры. Как мы видим, процесс образования перегородок происходит п р е р ы в и с т о, и в этом отношении напоминает образование днищ у палеозойских коралловых полипов, а также процесс образования перегородок у многих фораминифер.

Поскольку перегородки выделяются задней частью мантии, они состоят сплошь из перламутрового слоя (без фарфоровидного).

Присутствие воздушных камер является весьма важным приспособлением: эти камеры значительно понижают удельный вес животного, что имеет большое значение для способности животного держаться и двигаться в водной среде. К этому вопросу мы вернемся в той части настоящей главы, которая будет посвящена образу жизни рассматриваемых здесь организмов.

Головоногие с наружной раковиной делятся на две естественные группы, два отряда. Из них один, включающий знакомый уже нам род *Nautilus*, является более древним и более примитивным, а другой, появившийся позднее, чрезвычайно богато представлен в фауне верхнего палеозоя и всего мезозоя, но совершенно исчезает в конце мелового периода.

Первый отряд называется *Nautiloidea*, а второй — *Ammonoidea*.

Отряд *Nautiloidea*. Раковины представителей этого отряда либо спирально свернуты в одной плоскости, либо только более или менее согнуты, оставаясь двусторонне-симметричными, либо, наконец, представляют прямые более или менее удлиненные конусы. Различные типы внешней формы раковины (от прямой до свернутой в плоскую спираль) показаны на рис. 328 и 229.

Весьма важным элементом строения раковины является та линия, вдоль которой перегородка примыкает к стенке раковины. Эта линия, конечно, не видна снаружи на поверхности неповрежденной раковины, но бывает заметна на внутренних ядрах раковин, т. е. в тех случаях, когда стенка раковины исчезла (растворилась или отделилась), и остался лишь слепок, образовавшийся из вещества, заполнившего раковину. Головоногие, вообще говоря, часто сохраняются в виде таких естественных слепков, или внутренних ядер, на которых видны линии, представляющие наружные края перегородок. Эти линии, вдоль которых перегородки

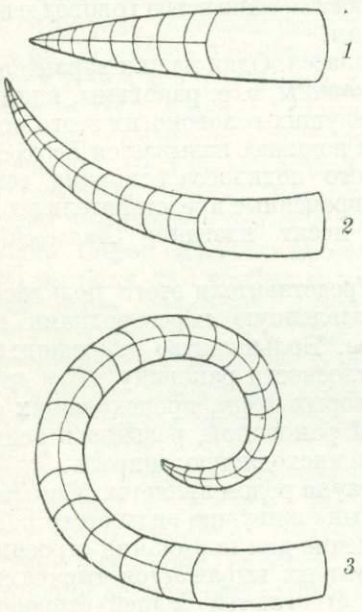



Рис. 328. Форма раковины у наружнораковинных головоногих.

*1* — *Orthoceras*; *2* — *Cyrtoceras*; *3* — *Gyroceras*. По Берри.

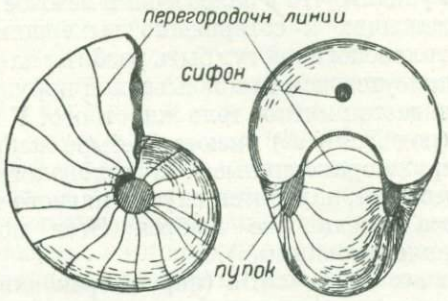



Рис. 329. *Nautilus*. Ядро. По М. Дэвису.

соприкасаются со стенками раковины, называются перегородочными линиями (рис. 329). Перегородочная линия у наутилоидей почти прямая или довольно слабо изогнутая. Это является одним из наиболее существенных отличий от аммоноидей, у которых перегородочная линия весьма извилиста и образует ясные изгибы, обращенные выпуклостью кпереди и кзади.

Древнейшие и наиболее примитивные представители наутилоидей имели раковину в виде прямого более или менее удлиненного конуса. Исходная, родоначальная, группа всех наутилоидей, повидимому, состояла из форм с такими прямыми раковинами. Как из таких форм могли развиться животные со спирально завернутой раковиной? Ряд ископаемых из нижнего палеозоя, схематически изображенных на рис. 328, показывает нам, как могло происходить филогенетическое развитие этих головоногих от форм с прямой раковиной к формам со спирально завернутой раковиной типа *Nautilus* (рис. 329). Прямую раковину имеют многие древние наутилоидеи.

Самым древним из родов, относимых к этому отряду, является род *Volborthella* (нижний и средний кембрий), представители которого имеют прямую раковину, длинную, постепенно расширяющуюся (рис. 330). Перегородки конические; они встречаются со стенкой раковины под углом 55—60°. Сифон проходит через центры перегородок. Сифонные дудки прямые, короткие. Раковины форм этого рода исключительно малы: диаметр поперечного сечения не превышает 2 *мм*, а длина раковины — не более 10 *мм*.

Род *Orthoceras* (нижний силур — триас) характеризуется раковиной, имеющей вид высокого конуса, часто приближающегося к цилиндру. Раковина у некоторых представителей достигает 2 *м* в длину. Она разделена на камеры перегородками, которые несколько выпуклы и выпуклостью обращены к узкому концу раковины. Перегородочная линия простая, почти прямая или слабо изогнутая.

Сифон проходит через центр каждой перегородки или близко от центра (рис. 331). Сифонные дудки обычно коротки. Они видны на схематическом рис. 331[3], изображающем продольный разрез раковины. Жилая камера длинная (рис. 331[4]).

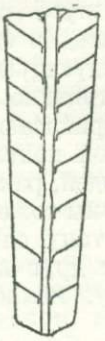


Рис. 330. *Volborthella tenuis*. Нижний кембрий. Продольный разрез средней части раковины, несколько схематизированный. × 15.

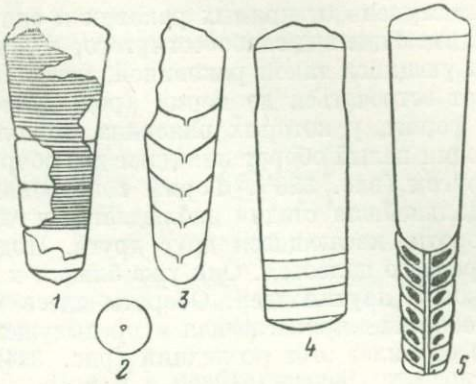



Рис. 331. *Orthoceras*.

*1* — ископаемое с частично сохранившейся раковиной (последняя заштрихована); *2* — задний конец раковины с сифоном в центре; *3* — схематический продольный разрез по оси, показывающий строение перегородок и сифонных дудок; *4* — ядро с перегородочными линиями; *5* — схематический продольный разрез по оси, иллюстрирующий отношения между жилой камерой, воздушными камерами и сифоном. Воздушные камеры частично заполнены веществом, выделившимся из воды. По М. Дэвису.

Прямую раковину имеют и представители рода *Endoceras* (нижний силур). Длина раковины (рис. 332) доходит у некоторых форм до 2 *м*. Сифон очень толст; он примыкает к стенке раковины (в отличие от *Orthoceras*, у которого он занимает центральное или почти центральное положение). Сифонные дудки

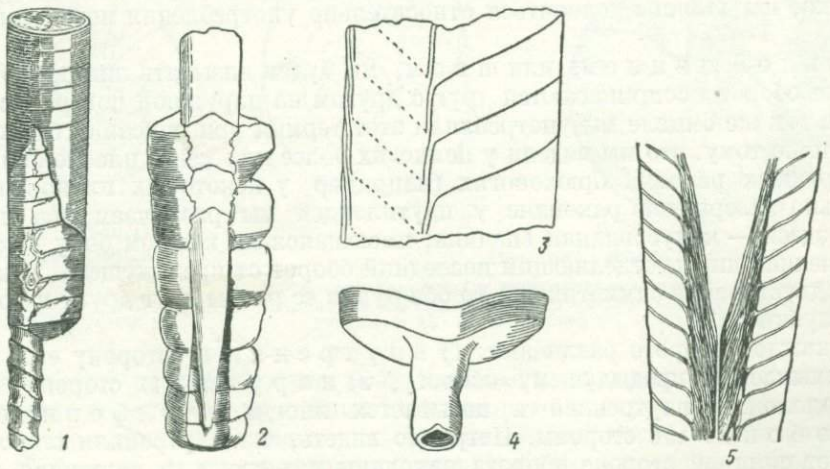



Рис. 332. *Endoceras*.

*1* — *E. duplex*, нижний силур, сильно уменьшено; *2* — *E. commune*; × 1/2; *3* — *E. commune*, схематический продольный разрез; видны входящие одна в другую сифонные дудки, перегородки и сифон; *4* — одна воздушная камера *Endoceras* с длинной сифонной дудкой; *5* — продольный разрез формы, близкой к *Endoceras*; видны сифонные дудки и известковые воронки внутри сифона. По Циттелю.

длинные; длина их не меньше расстояния между соседними перегородками (рис. 332[3]). Внутри сифона находятся тонкие известковые воронки, вложенные одна в другую и обращенные своими вершинами к начальной части раковины. Через эти воронки проходит длинная тонкая трубка (рис. 332 [4]) — «внутренний сифон» (эндосифон).

Род *Gomphoceras* (силур — карбон) имеет тоже прямую раковину (рис. 333), которая, однако, очень коротка и характеризуется яйцевидным продольным сечением. Перегородки сближены. Устье сильно сужено и имеет Т-образную форму.

Первую ступень от прямых раковин к спирально завернутым представляют раковины, имеющие вид слабо согнутого, в виде дуги, конуса (рис. 328[2]). Род, характеризующийся такой раковиной, известен уже в нижнем силуре, хотя он продолжает встречаться до перми (род *Cyrtoceras*). Следующую стадию представляют формы, у которых раковина, в молодости дуговидно согнута, далее образует один целый оборот или даже два оборота, не соприкасающиеся, однако, друг с другом (рис. 328[3]). Формы с подобной раковиной появляются тоже в силуре. Дальнейшая стадия наблюдается у тех наутилоидей, раковины которых имеют обороты, касающиеся друг друга. Подобные формы тоже встречаются в осадках древнего палеозоя. Они уже близки к обычному типу спирально завернутых раковин наутилоидей. Обороты здесь примыкают друг к другу. Часть каждого оборота, прилегающая к предыдущему обороту, немного вдавлена и несколько объемлет этот последний (рис. 334).

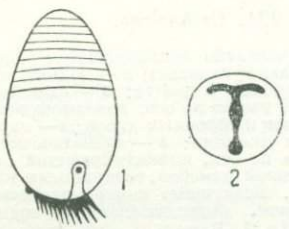



Рис. 333. *Gomphoceras*.

*1* — реставрация животного; *2* — раковина со стороны устья. По Берри.

Рис. 334. Схема поперечного сечения раковины у наутилоидей и аммоноидей.

Прежде чем проследить дальнейшие изменения, которые может претерпеть раковина, мы должны условиться относительно употребления некоторых терминов.

Шовной линией, или швом, мы будем называть линию, по которой соседние обороты соприкасаются друг с другом на наружной поверхности раковины (в том же смысле мы употребляли этот термин при описании брюхоногих). Аналогично тому, что мы видели у немногих более или менее плоско-спиральных симметричных раковин брюхоногих (например, у некоторых планорбисов), на спирально завернутой раковине у наутилоидей мы различаем два пупка. Пупок здесь — конусовидная впадина, имеющаяся на каждом боку раковины и ограниченная швом, отделяющим последний оборот от предыдущего. Так как раковина двусторонне-симметрична, то оба пупка ее равны друг другу и по ширине и по глубине.

На каждом обороте различают: 1) внутреннюю сторону его, которою он примыкает к предыдущему обороту, 2) наружную сторону, которая противоположна внутренней и называется иногда периферической, и 3) две боковые стороны. Нетрудно видеть, что внутренняя сторона соответствует спинной стороне оборота раковины наутилуса, а наружная — брюшной стороне этого оборота. Надо заметить, что на боковой стороне часто бывает возможно выделить ее внутреннюю часть, которая нередко отделена от остальной поверхности боковой стороны более или менее заметным перегибом и которая называется пупковой стороной.

Все эти части поверхности оборота указаны на рис. 334, дающем схему поперечного сечения оборота.

Итак, примитивный исходный тип спирально завернутой раковины у наутилоидей имел примыкающие друг к другу обороты, причем каждый оборот лишь очень немного охватывал своей внутренней стороной предыдущий оборот. Соответственно этому внутренняя сторона оборотов была лишь слабо вдавлена, а пупок

был широк. Подобный оборот, почти не охватывающий предыдущий, можно назвать необъемлющим (эволютным). Формы с подобными оборотами можно назвать тоже необъемлющими. Такие формы существовали не только в начале истории спирально завернутых наутилоидей, они продолжали жить и в последующие периоды. Но в то же время среди представителей отряда наблюдается развитие форм, у которых каждый последующий оборот сильно охватывает и закрывает собою каждый предыдущий оборот. Такие формы можно назвать объемлющими (инволютными). Нынешние виды рода *Nautilus* имеют настолько сильно объемлющие обороты, что пупок у них почти закрыт.

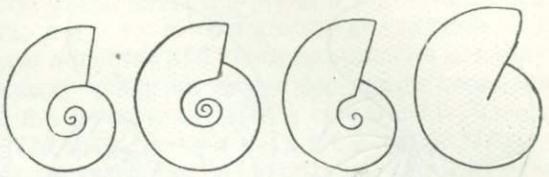


Рис. 335. Схема, поясняющая развитие объемлющих оборотов (инволютности) у наутилоидей По Суиннертону.

Среди родичей наутилуса можно проследить переход от форм с широким пупком, со слабо вдавленной внутренней стороной оборотов и с необъемлющей раковиной, к формам с чрезвычайно узким или даже совсем закрывшимся пупком, с глубоко вдавленной внутренней стороной оборотов и с объемлющей раковиной. Это направление развития иллюстрируется рис. 335.

Следует заметить, что у некоторых форм рассматриваемого отряда перегородочная линия становится значительно изогнутой. Некоторые из подобных наутилоидей настолько близки к типичным представителям рода *Nautilus*, что многие ученые не выделяют этих форм из только что упомянутого рода (рис. 336).

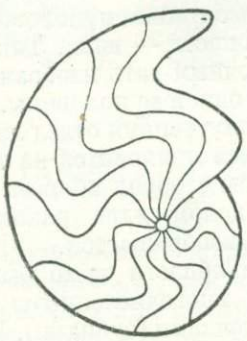
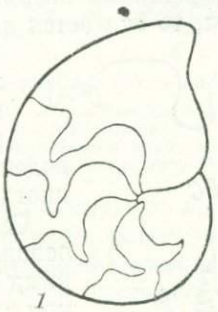
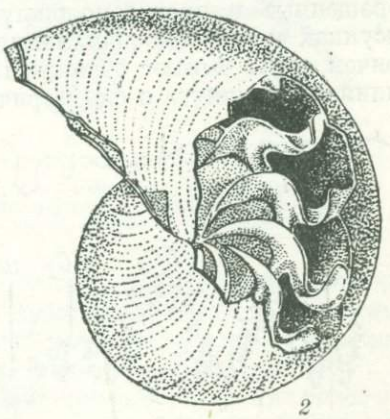


Рис. 336. *Nautilus* (*Hercoglossa*) *danicus*. Верхний мел (датский ярус). Уменьшено. По М. Дэвису.



1



2

Рис. 337. *Aturia*.

*1* — контур раковины и перегородочные линии; *2* — раковина со взломанной наружной стенкой (видны перегородки и сифонные дудки). × 2/3. По М. Дэвису (*1*) и Булю и Пивето (*2*).

Особую ветвь, развившуюся из рода *Nautilus*, представляет род *Aturia* (самая верхняя часть верхнего мела — миоцен), у которого на боковой стороне раковины перегородочная линия образует длинный, языковидный изгиб, выпуклостью обращенный в сторону, противоположную устью и более или менее заостряющийся к своей вершине (рис. 337[1]). Сифонные дудки широкие и длинные, конец одной достигает начала другой (рис. 337[2]).

Отряд *Ammonoidea*. Этот обширный и стратиграфически чрезвычайно важный отряд появился, повидимому, в верхнесилурийскую эпоху, когда древнейшие аммоноидеи обособились от каких-то примитивных наутилоидей. Начиная от девона, аммоноидеи быстро развиваются и во множестве видов распространяются на протяжении верхнего палеозоя и всего мезозоя. В отличие от наутилоидей, существующих от нижнего палеозоя до наших дней, аммоноидеи были относительно недолговечны и совершенно вымерли к концу мезозоя.

Из свойств, отличающих аммоноидей от наутилоидей, прежде всего бросается в глаза характер перегородочной линии. Если у наутилоидей она является почти прямой или слабо изогнутой, то у аммоноидей она очень часто весьма извилиста (рис. 338). Детали ее имеют весьма важное значение для классификации аммоноидей; поэтому мы познакомимся с некоторыми основными типами перегородочной линии и с названиями ее важнейших частей.

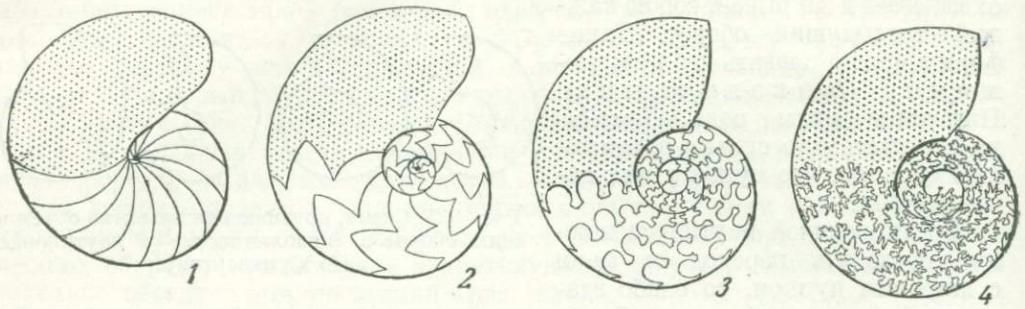



Рис. 338. Схема раковин *Ectocochlia* с перегородочными линиями различных типов.

*1* — наутилоидная перегородочная линия, характерная для *Nautiloidea*; *2* — гониатитовая; *3* — цератитовая; *4* — аммонитовая. По Булю и Пивето.

Линию эту изображают на плоскости, т. е. как бы развертывают поверхность раковины так, что наружная, боковая и внутренняя стороны раковины вместе с перегородочной линией располагаются в одной плоскости. Перегородочная линия состоит из нескольких изгибов (рис. 339). Изгибы, обращенные выпуклостью вперед, к жилой камере раковины, называются седлами, изгибы же, обращенные в противоположную сторону, называются лопастями. На рисунках перегородочная линия дается обычно в горизонтальном положении, причем седла бывают обращены вершинами вверх, а лопасти — вниз. Так как линия эта замкнута и симметрична, то считается достаточным дать изображение лишь одной ее половины. При этом внутренний отдел линии, который приходится на внутреннюю сторону оборота и не виден на целом ядре раковины, иногда не изображается.

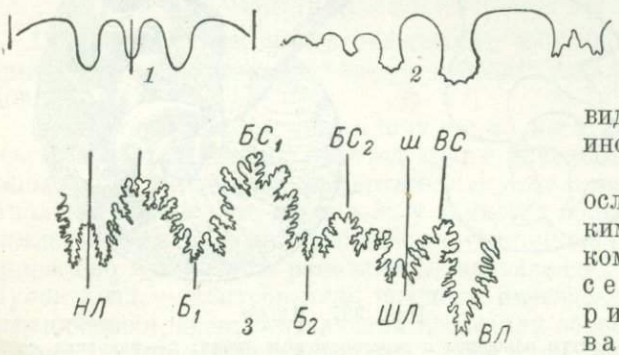



Рис. 339. Типы перегородочных линий.

*1* — гониатитовый тип; *2* — цератитовый тип; *3* — аммонитовый тип. По Циттелю.

Седла и лопасти часто бывают осложнены многочисленными мелкими складочками (зубцами). В таком случае линия называется рассеченной. В общем история аммоноидей показывает прогрессивное осложнение перегородочной линии.

У древнейших аммоноидей она иногда проста и лишь слабо изогнута, но обычно она образует лопасти и седла; только и те и другие у этих древнейших аммоноидей ровные, без вторичных складочек (рис. 339[1]). Такой тип перегородочной линии называется гониатитовым, потому что прежде формы с подобной линией причислялись к роду *Goniatites*. Они существовали в палеозое. У более поздних аммоноидей начинает появляться рассеченность перегородочной линии. Это наблюдается уже у некоторых пермских форм. У триасового рода *Ceratites* и близких к нему форм седла остаются ровными, но лопасти усложняются вторичными складочками (рис. 339[2]). Это характерно для так называемого цератитового типа перегородочной линии. Наконец, у многих триасовых аммоноидей, а начиная от нижней юры у всех аммоноидей и лопасти и седла перегородочной линии приобретают мелкую складчатость или зазубренность, которая часто придает этой линии чрезвычайно сложно рассеченный характер (рис. 339[3]). Это —

перегородочная линия аммонитового типа. Прежде все формы с такой линией относили к роду *Ammonites*, который впоследствии был раздроблен на множество новых родов. Название «аммониты» употребляется, впрочем, для подобных форм и теперь, но оно не имеет значения таксономической единицы.

У юрских и меловых аммонитов число лопастей становится более или менее постоянным. Перегородочная линия у этих форм имеет следующие важнейшие лопасти (рис. 339[3]): симметричную двураздельную наружную лопасть (*НЛ*) на наружной стороне оборота, первую боковую лопасть (*Б*1): вторую боковую лопасть (*Б*2); шовную лопасть (*ШЛ*) и симметричную непарную внутреннюю лопасть (*ВЛ*). Между каждыми двумя соседними лопастями располагается по одному седлу: наружное (*НС*), первое боковое (*БС*1), второе боковое (*БС*2) и внутреннее (*ВС*). Число и величина как лопастей, так и седел характерны для различных групп аммонитов.

По общей форме раковины аммоноидей во многом похожи на наутилоидей: спирально завернутые раковины аммоноидей бывают либо необъемлющими (эволютными), с широким пупком, либо более или менее объемлющими (инволютными), с узким пупком.

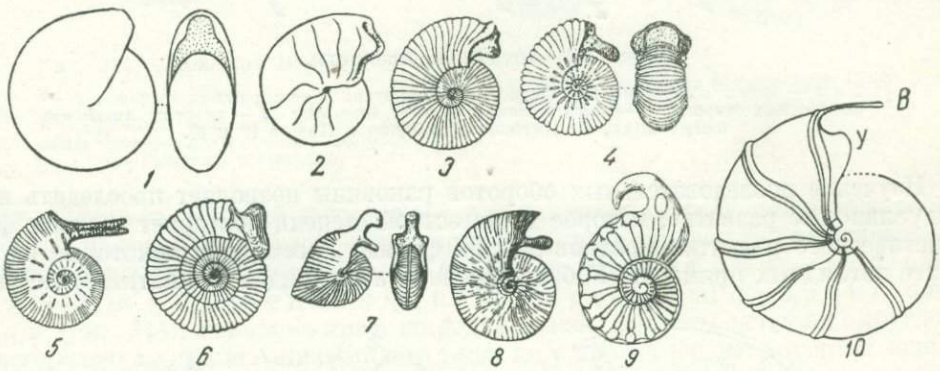



Рис. 340. Очертания устья раковины у аммонитов.

*1 — Arcestes*; *2 — Cyclolobus*; *3* и *4 — Sphaeroceras*; *5 — Cosmoceras*; *6 — Perisphinctes*; *7 — Oecoptychius*; *8 — Lugwigia*; *9 — Schloerbachia*; *10* — схематическое изображение раковины аммонита сбоку; *В* — выступ наружного края; *У* — ушко. По Булю и Пивето (*1—9*) и М. Дэвису (*10*).

Заслуживают внимания особенности края устья, наблюдаемые, впрочем, далеко не часто, так как эта часть раковины редко сохраняется в ископаемом состоянии. Устье почти всех девонских аммоноидей имеет выемку на наружной своей стороне в том месте, где у наутилуса мы видели воронку (рис. 346[2]). Но у более поздних аммоноидей в этом месте развивается выступ, иногда более или менее заостренный (рис. 340[10], *В*). У некоторых юрских форм по бокам устья имеются выступы — ушки (рис. 340[10], *У*).

Иногда встречаются так называемые развернутые формы, т. е. формы, у которых обороты уже не соприкасаются, а более или менее разворачиваются, что приводит иногда к развитию выпрямленных раковин (рис. 364). Разворачивание, впрочем, наблюдается среди и наутилоидей.

Многие, преимущественно более древние, формы аммоноидей имеют гладкую раковину, покрытую снаружи лишь следами нарастания, но другие характеризуются более или менее резкой скульптурой: продольными килями, поперечными ребрами, бугорками, шипами и т. д.

На раковинах аммоноидей иногда наблюдаются так называемые пережимы, т. е. кольцевые сужения поперечного сечения оборота (рис. 362). В некоторых случаях пережимы заметны только на ядре; такие пережимы связаны с кольцевыми утолщениями стенки оборота, которые в виде кольцевых валиков проходят лишь по внутренней поверхности этой стенки. В других случаях пережимы ясно видны и на внешней поверхности раковины.

Характерно для аммоноидей положение сифона: почти всегда он приближен к наружной стороне оборотов, и лишь у рода *Clymenia* (рис. 344) сифон проходит близ внутренней стороны оборотов.

В жилой камере аммоноидей иногда встречаются пластинки, которые, повидимому, служили для закрывания раковины, подобно крышечкам брюхоногих. Эти пластинки состоят из углекислой извести обычно со значительной примесью хитиноподобного вещества. Они бывают либо цельными (анаптихи), либо распадающимися на две половинки (аптихи, рис. 341). Форма этих пластинок соответствует поперечному сечению оборота раковины. Обычно, однако, они встречаются отдельно от раковин.

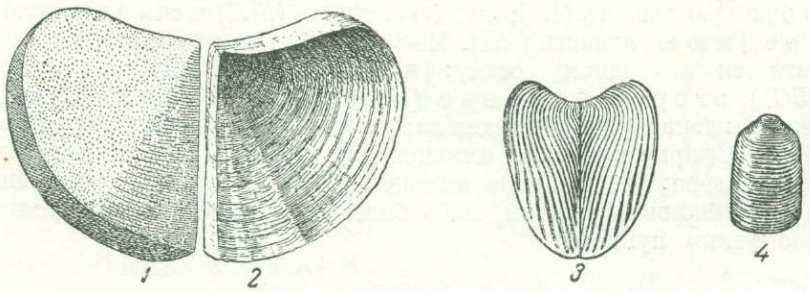



Рис. 341. Аптихи и анаптихи.

*1* и *2* — аптих одного из верхнеюрских аммонитов; *1* — наружная сторона, *2* — внутренняя сторона; *3* — пара аптихов *Oppelia lingulata*; *4* — анаптих *Amaltheus margaritatus*, По Циттелю (*1*) и Булю и Пивето (*2* и *3*).

Изучение последовательных оборотов раковины позволяет проследить индивидуальное ее развитие, которое до известной степени повторяет историю филогенетического развития предков данной формы. Рассмотрим некоторые из наиболее наглядных примеров. У более древних аммоноидей (гониатитов) сифонные

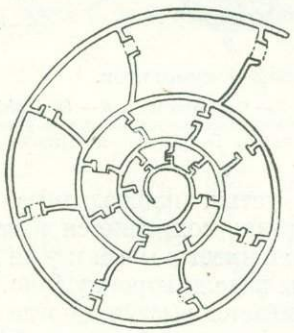


Рис. 342. Схематический разрез, проведенный по плоскости симметрии одного из *Ammonoidea* (*Tropites*). Изображены первые три оборота при сильном увеличении. Следует обратить внимание на положение сифона, постепенно перемещающегося по мере роста от средней части оборота к его наружной стороне, а также на сифонные дудки, которые вначале обращены назад, а позже — кпереди. По Бранко.

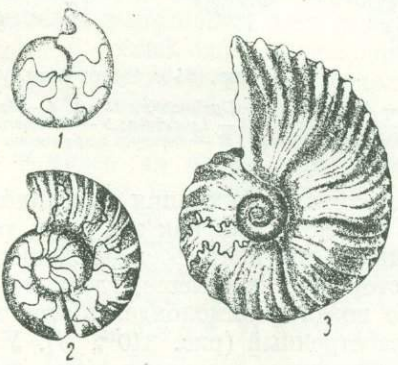



Рис. 343. Стадии развития аммонита *Placenticeras*.

Первоначально гладкая раковина (*1*) приобретает резко выраженную скульптуру. Перегородочная линия обнаруживает переход от гониатитового типа к аммонитовому. Диаметр раковины: *1* — 0,98 *мм*, *2* — 1,00 *мм*, *3* — 6,6 *мм*. По Смиту.

дудки обращены назад, как у наутилуса и у большинства наутилоидей; у аммонитов же сифонные дудки обращены вперед. На ранних стадиях индивидуального развития аммонитов сифонные дудки обращены назад, как это видно на рис. 342. Сифон аммоноидей приближен к наружной стороне оборотов, в то время как у большинства наутилоидей он проходит посредине оборотов. На том же рис. 342 мы видим, что в более молодых частях раковины сифон проходит посредине оборотов, и лишь позже приближается к наружной стороне их.

Аналогичную последовательность можно заметить в онтогенетическом развитии перегородочной линии у аммонитов. На рис. 343 изображены стадии развития одного мелового аммонита. Молодые обороты имеют гониатитовую линию, которая затем переходит в аммонитовую. Таким образом, приведенные примеры иллюстрируют биогенетический закон: изученная палеонтологами история аммоноидей говорит в пользу их происхождения от древних наутилоидей.

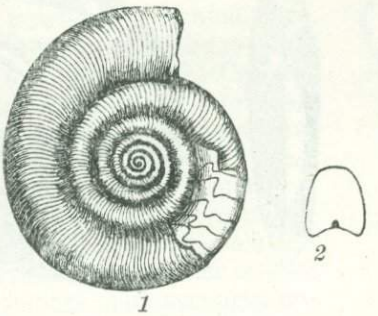



Рис. 344. *Clymenia*. Верхний девон.

*1* — *Clymenia undulata*; *2* — то же, схема поперечного сечения оборота. По Гюмбелю и Циттелю.

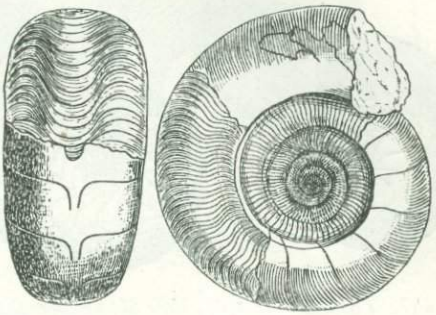


Рис. 345. *Anarcestes lateseptatus*. Средний девон. По Барранду.

Род *Clymenia* (верхний девон, изредка самая нижняя часть нижнего карбона), разбитый на ряд новых родов, стоит особняком среди аммоноидей и отличается от всех остальных представителей этого отряда тем, что сифон у него приближен к внутренней (а не к наружной) стороне оборота (рис. 344). Раковина имеет широкий пупок. Обороты снаружи округлены. Перегородочная линия гониатитового типа, но у многих видов наружная лопасть, характерная для прочих аммоноидей, заменяется срединным наружным седлом.

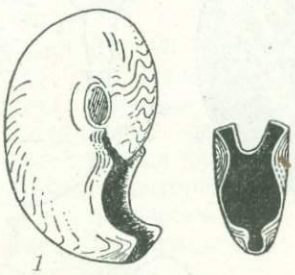



Рис. 346. *Agoniatites*.

*1* — общий вид и форма устья; *2* — реставрация животного. По Г. Шмидту.

В противоположность климениям, у всех остальных родов, к описанию которых мы здесь переходим, — сифон приближен к наружной стороне оборота.

Род *Anarcestes* (нижний и средний девон) с гладкой раковиной, имеющей широкий пупок, является представителем группы, характеризующейся очень простой перегородочной линией, в которой четко выражена узкая наружная лопасть, боковая же лопасть широкая и низкая (рис. 345). Жилая камера длинная.

Род *Agoniatites* (нижний и средний девон) имеет столь же простую перегородочную линию, как анарцестес (рис. 346). Поперечное сечение оборота довольно высокое, пупок узкий. Устье у наружной стороны с довольно глубокой выемкой. Жилая камера короче, чем у анарцестеса.

Род *Tornoceras* (средний и верхний девон) имеет раковину с узким пупком или без пупка (рис. 347). Поперечное сечение оборота довольно высокое, округленное с наружной стороны. Наружная лопасть перегородочной линии короткая, неразделенная, остроконечная; единственная боковая лопасть глубокая, обычно округленная.

Рис. 347. *Tornoceras simplex*. Верхний девон. По Циттелю.

Рис. 348. *Manticoceras intumescens*. Верхний девон.

*1* — общий вид ископаемого сбоку, ест. вел.; *2* — перегородочная линия. По Г. Шмидту.

Рис. 349. *Timanites acutus*. Верхний девон. По Гольцапфелю.

Род *Manticoceras* (верхний девон) относится тоже к настоящим гониатитам (рис. 348). Раковина обычно гладкая, с узким пупком. Поперечное сечение ее высокое. Наружная лопасть разделена срединным седлом.

Род *Timanites* (верхний девон). Раковина гладкая, с узким пупком (рис. 349). Поперечное сечение очень высокое, заостренное с наружной стороны. Кроме наружной лопасти, имеются две заостренные боковые лопасти.

Рис. 350. *Glyphioceras sphaericum*. Нижний карбон. По Циттелю.

Род *Glyphioceras* (нижний карбон). Поперечное сечение молодых оборотов раковины (рис. 350) обычно низкое, но с возрастом оно становится более высоким. Пупок узкий. Лопасти перегородочной линии глубокие и заостренные.

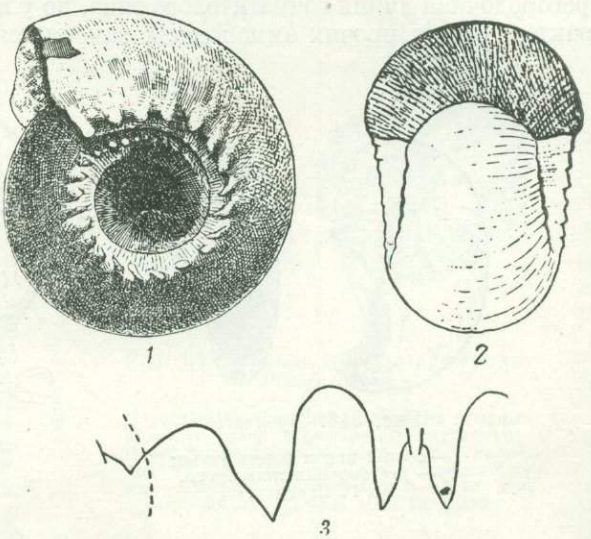



Рис. 351. *Gastrioceras listeri*. Верхний карбон.

*1* — вид сбоку, × 3/4; *2* — со стороны устья, ×1/2; *3* — перегородочная линия. По Геннигу.

Род *Gastrioceras* (карбон и пермь). Раковина (рис. 351) с широким пупком; поперечное сечение низкое. На поверхности обычно имеются тонкие спиральные ребрышки, а также поперечные утолщения по бокам оборотов. Окончания лопастей более округленные, чем у предыдущего рода. Наружная лопасть двухраздельная.

Род *Pronorites* (карбон—пермь) замечателен тем, что в его перегородочной линии (рис. 352) вершина первой (ближайшей к наружному седлу) боковой лопасти

начинает разделяться на две части, и этим уже намечается переход к перегородочной линии цератитового типа. Один из дальнейших этапов этого развития в ту же сторону представляет пермский род *Parapronorites* (рис. 353).

Род *Medlicottia* (пермь). Раковины представителей этого рода — плоские, дисковидные, с узким пупком и объемлющими оборотами (рис. 354). Сечение очень высокое, узкое; оно слегка суживается к наружной стороне. Наружная сторона узкая; посредине ее проходит глубокая срединная бороздка, ограниченная двумя килями. На боковой стороне раковины, ближе к этим килям, иногда наблюдаются поперечные ребра, переходящие на кили. Весьма своеобразна перегородочная линия. Наружная лопасть длинная и узкая; обе стороны ее рассечены. Многочисленные боковые лопасти — двухконечные. Находящиеся между ними седла чаще простые, языковидные, но иногда трехраздельные. Наружное седло широкое, двухраздельное, очень высокое и сильно рассеченное.

Род *Ceratites* часто встречается в нижнем и среднем триасе (рис. 355). Раковина с довольно широким пупком. Обороты утолщаются к наружной стороне, которая довольно широка и либо округлена, либо уплощена. По бокам имеются простые или ветвящиеся радиальные ребра. Для представителей рода характерна цератитовая перегородочная линия: седла не рассечены, а лопасти рассечены (зазубрены) в своих нижних частях.

Представители другого триасового рода *Monophyllites* (рис. 356) имеют гладкую раковину, на поверхности которой могут быть лишь изгибающиеся струйки нарастания. Обороты умеренной высоты и сжаты с боков. Пупок довольно широкий. Лопасти перегородочной линии зазубрены. Верхняя часть каждого седла остается нерассеченной и имеет форму овального листка. На вершине каждого седла имеется только один такой овальный листок.

Рис. 352. *Pronorites cyclolobus*. Нижний карбон. По Иловайскому.

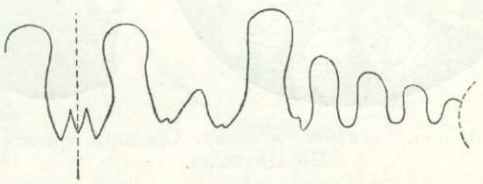
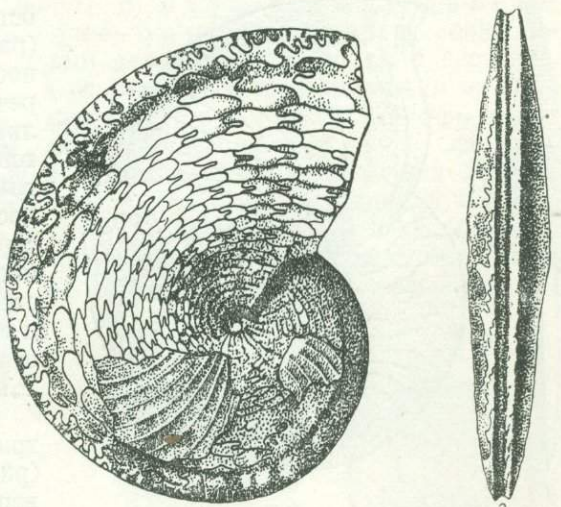


Рис. 353. *Parapronorites*. Нижняя пермь. Перегородочные линии различного возраста. По Иловайскому.



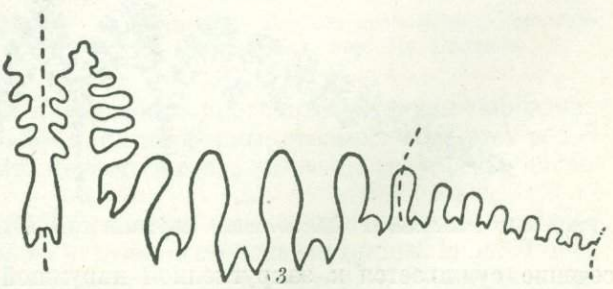




Рис. 354. *Medlicottia orbignyana*. Нижняя пермь.
*1* — вид сбоку; *2* — вид с наружной стороны; *3* — перегородочная линия. По Вернейлю (*1* и *2*) и Карпинскому (*3*).

*Monophyllites* принадлежит к группе триасовых форм, из которых, повидимому, произошли некоторые важные аммониты юры. Этих последних мы рассмотрим ниже, а теперь познакомимся еще с двумя триасовыми родами.

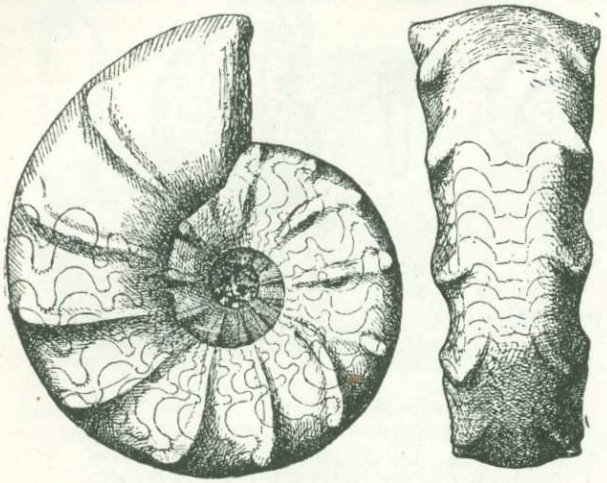


Рис. 355. *Ceratites nodosus*. Средний триас. По Циттелю.

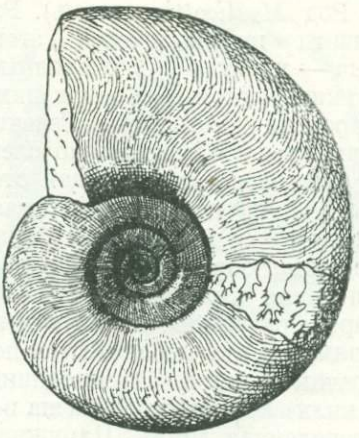
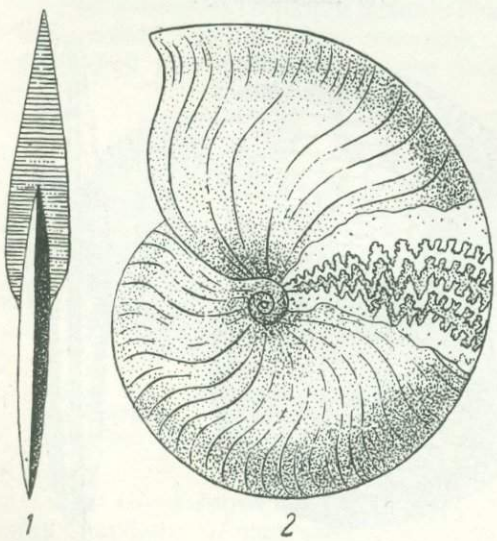


Рис. 356. *Monophyllites Simonyi*. Верхний триас. По Циттелю.

Род *Pinacoceras* (средний, особенно верхний триас) замечателен по своей изумительно сложно рассеченной лопастной линии. Раковина плоская, дисковидная, с высокими оборотами, заостренными на наружной стороне (рис. 357). Пупок узкий. Поверхность раковины гладкая или с поперечными складками. Перегородочная линия с многочисленными, весьма тонко и глубоко рассеченными лопастями и седлами. Самые большие лопасти и седла находятся не ниже середины боковой стороны. Ни у одного из известных до сих пор представителей аммоноидей триаса, юры и мела перегородочная линия не достигала такой сложности, как у *Pinacoceras*.




Род *Arcestes* (средний и верхний триас) имеет гладкую раковину (рис. 358). Пупок очень мал или совершенно отсутствует. Поперечное

Рис. 357. *Pinacoceras Metternichi*. Верхний триас. Из Г. Шмидта (*1*, *2*) и Циттеля (*3*)

сечение суживается к закругленной наружной стороне. Жилая камера очень длинная (полтора оборота). Перегородочная линия сильно рассеченная, с многочисленными боковыми лопастями, которые постепенно уменьшаются по мере приближение ко шву.

У только что рассмотренных форм и у многих других триасовых аммонитов число лопастей значительно варьирует. У некоторых триасовых аммонитов (в частности, у представителей описываемых ниже родов *Trachyceras* и *Tropites*),

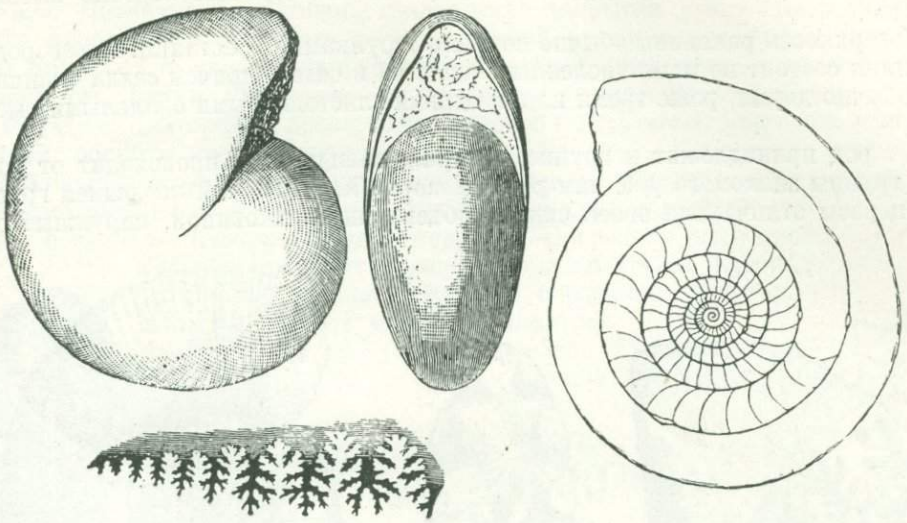


Рис. 358. *Arcestes intuslabiatus*. Верхний триас. По Циттелю.

а также у всех аммонитов юры и мела число главных лопастей становится вполне определенным, одинаковым для всех форм. Формы с цератитовой перегородочной линией в юру не переходят: с самого начала юры аммоноидеи представлены лишь формами с аммонитовой перегородочной линией.

Род *Trachyceras* (средний и верхний триас). Раковина (рис. 359) обычно с узким пупком. Многочисленные ребра несут бугорки, которые располагаются

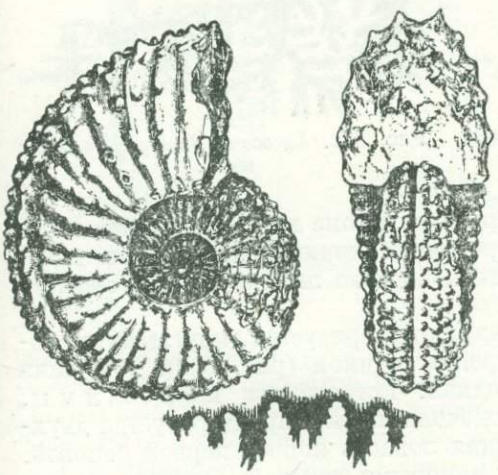


Рис. 359. *Trachyceras Archaelaus*. Верхний триас. По Мойсисовичу.

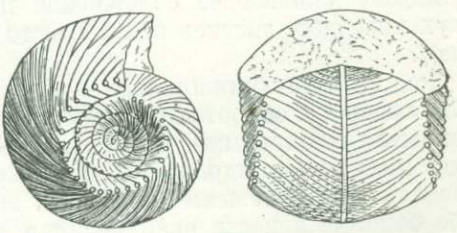


Рис. 360. *Tropites subbullatus*. Верхний триас. Ест. вел. По Циттелю.

в спиральные ряды. По наружной поверхности проходит срединная бороздка, прерывающая ребра. В среднем триасе найдены формы, связывающие этот род с *Ceratites*, от которого он происходит. Лопасти и седла умеренно зазубрены; число их невелико.

Род *Tropites* (верхний триас) характеризуется (рис. 360) очень низким поперечным сечением оборотов, несущих на наружной стороне срединный киль. Пупок глубокий. Поверхность несет ребра, на которых имеются бугорки, расположенные в один спиральный ряд на перегибе от боковой формы к пупковой. В перегородочной линии рассечены как лопасти, так и седла; число лопастей и седел небольшое.

Аммоноидеи юры и мела являются настоящими аммонитами. Теперь мы рассмотрим некоторых из этих аммонитов.

Род *Phylloceras* (нижняя юра — верхний мел). Раковина имеет сильно объемлющие обороты (рис. 361), пупок очень узкий. Поперечное сечение высокое, овальное.

Поверхность раковины обычно покрыта струйками нарастания. Перегородочная линия состоит из многочисленных лопастей и седел, причем седла оканчиваются обычно двумя, реже тремя или четырьмя, листовидными овальными выступами.

Этот род принадлежит к группе, которая, повидимому, происходит от триасовой группы знакомого уже нам рода *Monophyllites*. От этой последней группы филлоцерасы отличаются своей сильно объемлющей раковиной, наружные обо-

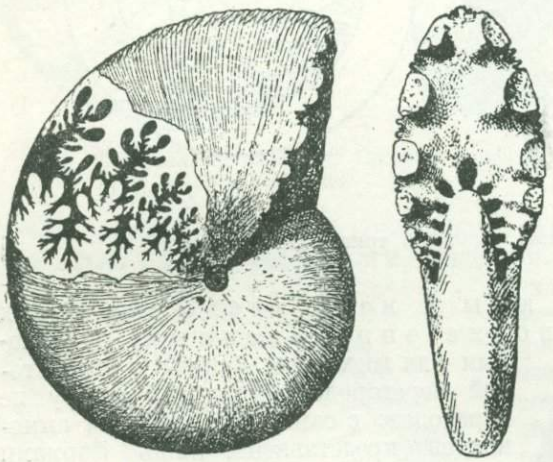


Рис. 361. *Phylloceras hetrophyllum*. Нижний лейас.

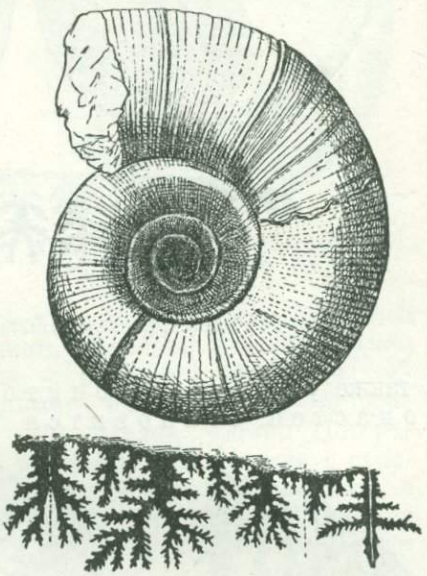


Рис. 362. *Lytoceras Liebigi*. Верхняя юра.

роты которой совершенно закрывают внутренние. Кроме того, *Phylloceras* обнаруживает дальнейшее осложнение перегородочной линии (развитие не менее двух конечных листков седла вместо одного конечного листка седла *Monophyllites*).

Род *Lytoceras* (нижняя юра — нижний мел) характеризуется округлыми, малообъемлющими оборотами раковины и широким пупком (рис. 362). Раковина покрыта радиальными ребрами, реже гладкая. Встречаются пережимы, видимые лишь на ядрах. В общем, перегородочная линия характеризуется двухраздельными боковыми лопастями. Наружная лопасть короче первой боковой. Обе боковые лопасти оканчиваются двумя длинными ветками. Внутренняя лопасть крестообразная. Этот род произошел, вероятно, от той же триасовой группы *Monophyllites*.

Виды *Phylloceras* и *Lytoceras* особенно многочисленны в средиземноморской юре (в юрских отложениях Тетиса).

К роду *Lytoceras* близки по характеру перегородочной линии некоторые формы с развернутыми раковинами, а также формы, у которых раковина завернута не в плоскую, а в улиткообразную спираль.

Род *Hamulina* (нижний мел). Раковина (рис. 363) состоит из двух выпрямленных отделов и одного перегиба. Оба выпрямленных отдела почти параллельны друг другу, но не примыкают один к другому. Наружная поверхность несет поперечные или косые ребра, на которых иногда бывают бугорки.

Род *Baculites* (верхний мел) характеризуется тем, что в юности раковина его спирально завернута, а затем она выпрямляется (рис. 364).

У представителей рода *Turrilites* (мел) раковина завернута улитковидно, как у брюхоногих, и притом обычно налево (рис. 391).

Род *Psiloceras* (нижняя часть нижнего лейаса). Раковина дискоидальная, с широким пупком (рис. 365). Поперечное сечение оборота овальное, довольно высокое. Поверхность раковины гладкая или покрытая поперечными складками. Седла простой для аммонита перегородочной линии с конечными «листками». Этот признак, по мнению многих исследователей, указывает на то, что этот род происходит, как и *Phylloceras*, от триасовой группы *Monophyllites*.

Род *Arietites* (нижний лейас, выше пластов с *Psiloceras*). Раковина с широким пупком; обороты увеличиваются медленно (рис. 366). Поперечное сечение оборота близко к четырехугольному. Боковые стороны оборота покрыты резко выраженными поперечными ребрами, которые, подходя к наружной стороне, несколько поворачиваются кпереди. Посредине наружной стороны проходит хорошо выраженный киль, который отграничен с каждой стороны бороздкой. Некоторые виды достигают метра в диаметре.

Род *Hildoceras* (верхний лейас). Раковина с довольно широким, открытым пупком (рис. 367). По-

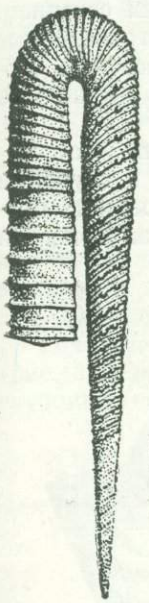


Рис. 363. *Hamulina Astieri*.

*1* — вид сбоку, × 1/4); *2* — перегородочная линия. По Роману.

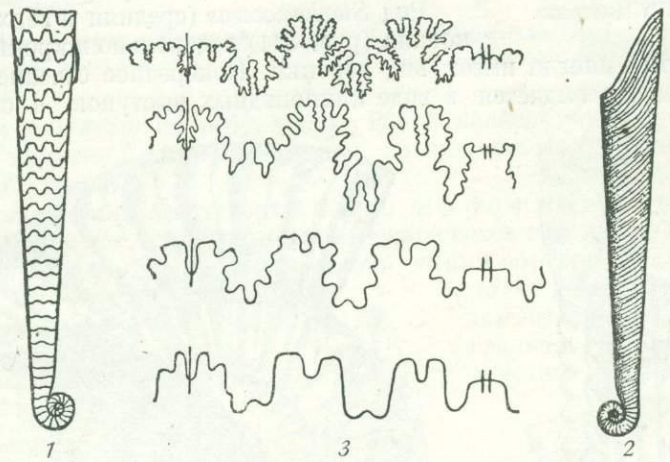



Рис. 364. *Baculites*. Верхний мел.

*1* — ядро молодой раковины со спирально завернутой частью; видны перегородочные линии; заметно изменение этих линий от юной части к более взрослой части раковины; *2* — молодая раковина со спирально завернутой частью. Более поздние стадии развития перегородочной линии показаны на фиг. *3*; *4* — *Baculites anceps*, ×1/3. По Брауну (*1—3*) и Булю и Пивето (*4*).

перечное сечение оборота, близкое к четырехугольному, довольно высокое. Боковые стороны оборотов уплощены. Посредине наружной стороны проходит острый гладкий киль. Боковые стороны с более или менее серповидными ребрами. Край устья с ушками по бокам и узким отростком с наружной стороны.

Род *Oxynoticeras* (нижняя юра). Раковина сжатая с боков, с узким пупком (рис. 368). Поперечное сечение оборота очень высокое, заостряющееся кнаружи. По периферии раковины проходит острый киль, гладкий или с мелкими зубчиками. Боковые стороны гладкие или со слабо выраженными ребрами, которые полого изгибаются вперед при приближении к килю. Этот род обычно считается происходящим от аммонитов группы *Arietites*.

К этому роду прежде относились некоторые виды, существовавшие значительно позже (в конце верхнеюрской эпохи). Но роды юрских аммонитов в подавляющем большинстве случаев недолговечны, и лишь в редких случаях переходят из одного отдела юрской системы в другой (таким относительно долговечными родами являются знакомые уже нам *Phylloceras* и *Lytoceras*, встречающиеся от нижней юры до верхнего мела включительно). Кроме того, в толще, отделяющей отложения с *Oxynoticeras* от отложений с упомянутыми сходными верхнеюрскими формами, не найдено форм, которые могли бы быть отнесены к той же родовой

группе. Эти соображения заставляют исследователей думать, что верхнеюрские, похожие на *Oxynoticeras*, аммониты относятся к другому роду, который не связан филогенетически с *Oxynoticeras*. Этот верхнеюрский род был назван *Garnieria* (рис. 369). Правильность выделения этого рода подтверждается тем, что, наряду с упомянутыми верхнеюрскими плоскими формами с острым периферическим килем, в том же горизонте верхней юры встречаются тесно с ними связанные формы с довольно толстыми раковинами, наружная сторона которых округлена.

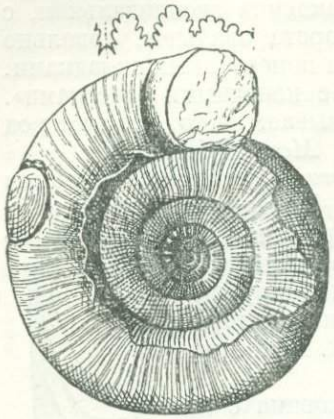


Рис. 365. *Psiloceras planorbis* с анаптихом. Самая нижняя часть лейаса. По Циттелю.

Представители рода *Garnieria* известны из верхней части верхней юры и в нижнем мелу.

Род *Amaltheus* (средний лейас). Раковина (рис. 370) дисковидная, с довольно узким пупком, с высоким, заостряющимся кверху, поперечным сечением. Имеется срединный киль, несущий многочисленные косые бороздки и напоминающий веревочку. Поверхность покрыта слабо выдающимися ребрами, на которых иногда бывают бугорки.

Род *Stephanoceras* (средняя и верхняя юра). Раковина (рис. 371) с довольно широким и глубоким пупком, который иногда имеет вид воронки. Поперечное сечение оборота низкое. По бокам оно выдается в виде клиновидных выступов, в связи с чем на

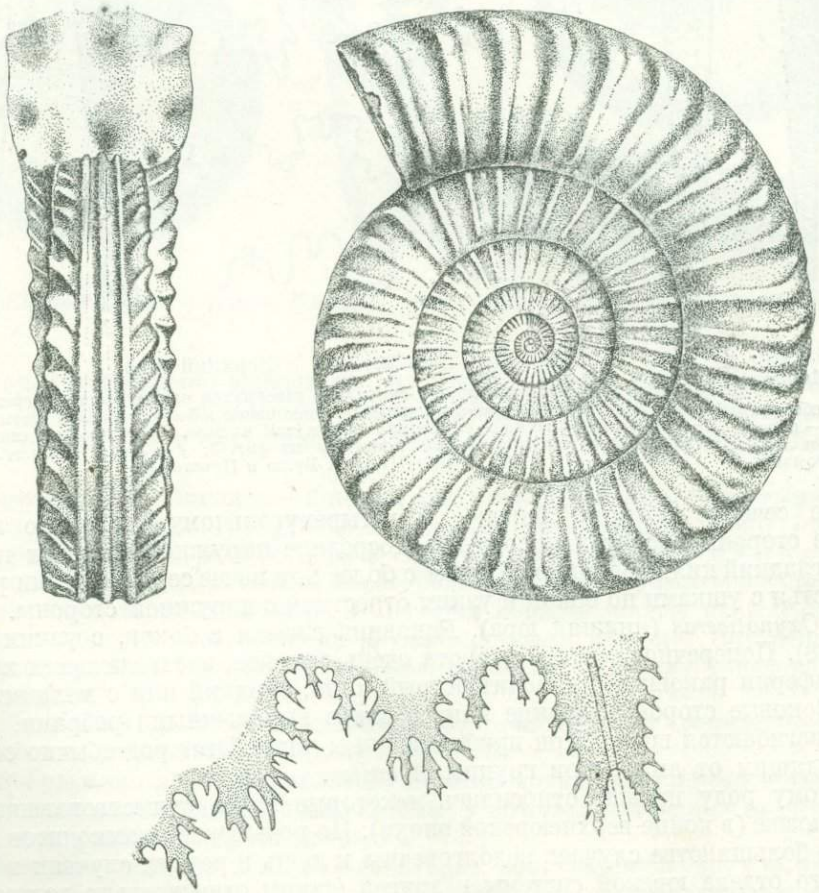


Рис. 366. *Arietites bucklandi*. Нижний лейас. По д'Орбиньи.

каждом боку оборота имеется тупой киль. Поверхность раковины покрыта прямыми ребрами, которые делятся на две-три ветви. В местах ветвления, на бо-

ковом киле, наблюдаются бугорки. У небольших экземпляров по бокам края устья имеются ушки, которые на более крупных раковинах не наблюдаются.

Род *Macrocephalites* (средняя и верхняя юра). Раковина с узким пупком (рис. 372). Поперечное сечение оборота довольно высокое, суживающееся к наружной стороне, где оно закругляется. Боковые стороны покрыты многочисленными ребрами, каждое из которых делится близ пупка на две

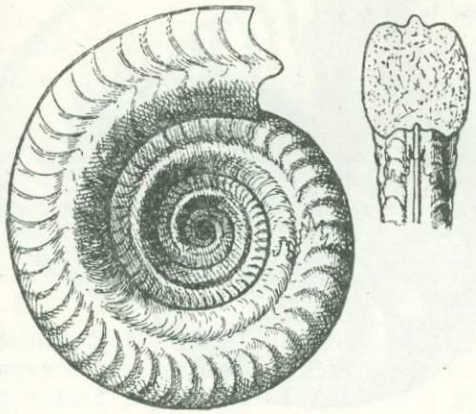


Рис. 367. *Hildoceras bifrons*. Верхний лейас. По Циттелю.

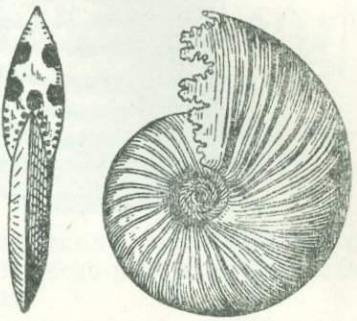


Рис. 368. *Oxynoticeras oxynotum*. Нижний лейас. По Циттелю.

или три ветви; бугорков на ребрах нет. Ребра каждой боковой стороны продолжаются на наружной стороне, где они, не прерываясь, переходят в ребра другой боковой стороны.

Род *Cadoceras* (нижняя часть верхней юры). В з р о с л ы е обороты раковины (рис. 373) имеют низкое, утолщенное поперечное сечение и довольно широкий и глубокий (воронковидный) пупок, напоминая, таким образом, род *Stephanoceras*, но отличаясь от последнего тем, что наружная сторона их гладкая, без ребер, которые заметны на боковой стороне

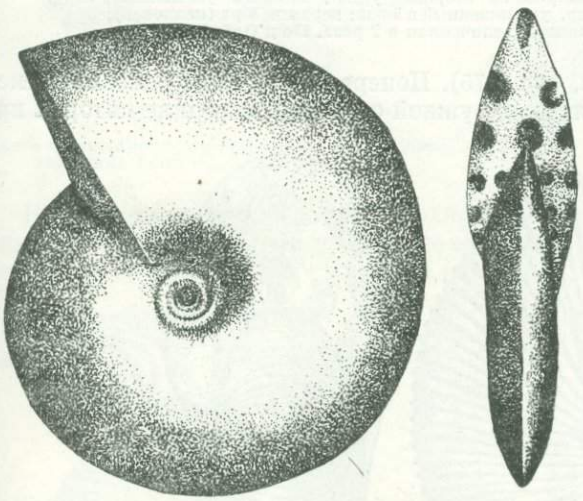


Рис. 369. *Garnieria catenulata*. Верхний мальм. По Иловайскому.

Рис. 370. *Amaltheus margaritatus*. Средний лейас. По Циттелю.

лишь между швом и боковым килем. Однако на более ю н ы х оборотах ребра огибают наружную сторону и у *Cadoceras* (рис. 373[2]).

Род *Quenstedticeras* (нижняя часть верхней юры). Раковины этого рода (рис. 374) характеризуются сильно развитыми ветвящимися ребрами, причем ребра одной боковой стороны соединяются на наружной стороне с ребрами другой боковой стороны. Более древние виды этого рода очень похожи на *Cadoceras* и отличаются от последнего лишь тем, что у них ребра посредине наружной стороны образуют угол, обращенный вершиной вперед, причем здесь намечается киль (рис. 374[1]).

У более новых видов поперечное сечение становится высоким (рис. 374[3]) и заостряется к наружной стороне.

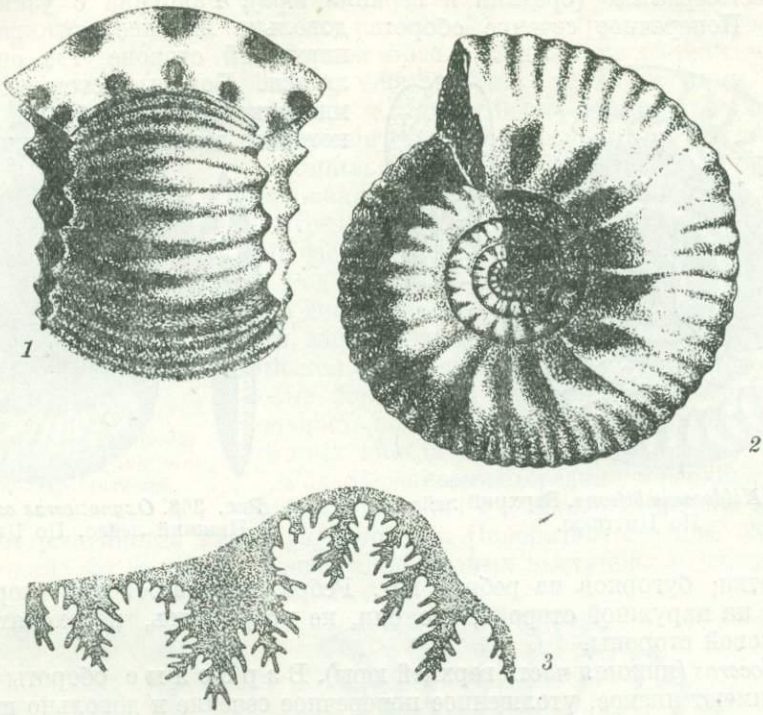



Рис. 371. *Stephanoceras coronatum.*

*1* — экземпляр средних размеров со стороны устья, немного уменьшено;
*2* — более крупный экземпляр, уменьшенный в 5 раз; верхняя юра (келловей);
*3* — перегородочная линия, увеличенная в 2 раза. По д'Орбиньи.

Род *Cardioceras* (верхняя юра, рис. 375). Поперечное сечение раковины имеет сердцевидное очертание, заостряясь к наружной стороне, посредине которой про-

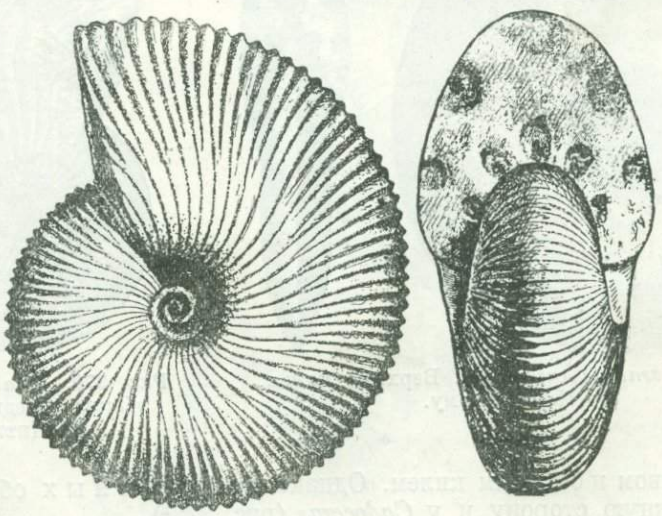


Рис. 372. *Macrocephalites macrocephalus.* Нижний мальм. По Циттелю.

ходит киль, сжатый с боков. Раковина имеет довольно узкий пупок. Поверхность покрыта ребрами, которые обычно ветвятся, причем в точках ветвления часто наблюдаются бугорки. Киль усажен зубчиками или бугорками. У более древних

форм реберные ветви одной стороны поднимаются на киль и там соединяются с реберными ветвями другой стороны; на киле ветви образуют каждая по одному

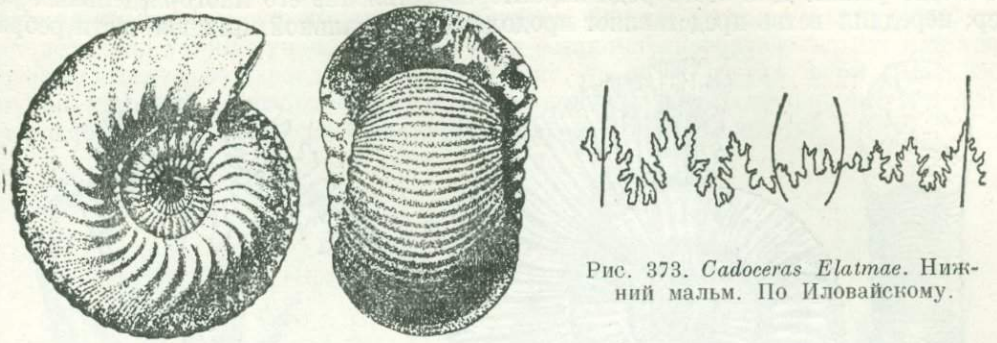


Рис. 373. *Cadoceras Elatmae*. Нижний мальм. По Иловайскому.

зубчику. У более новых форм бока киля сглаживаются, на гребне же его сохраняются мелкие зубчики, число которых превышает число реберных ветвей. Этот род связан переходными формами с предыдущими.

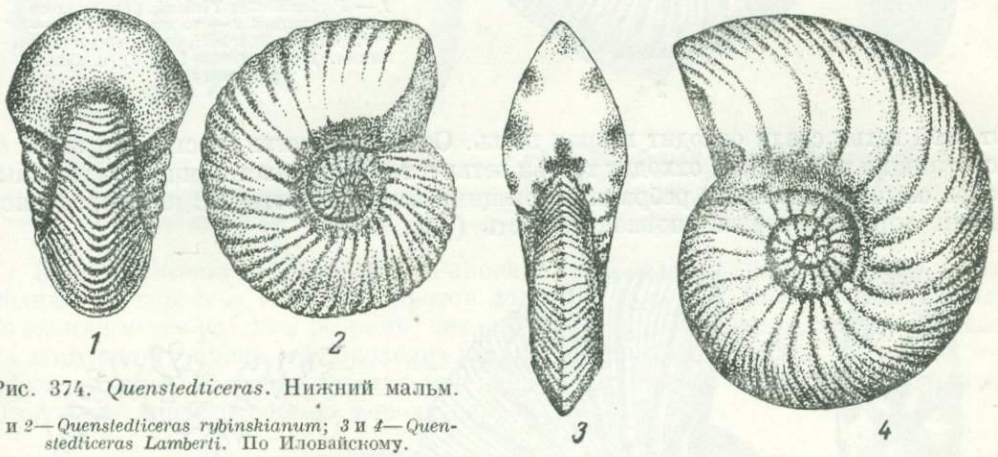



Рис. 374. *Quenstedticeras*. Нижний мальм.

*1* и *2* — *Quenstedticeras rybinskianum*; *3* и *4* — *Quenstedticeras Lamberti*. По Иловайскому.

Род *Perisphinctes* (средняя и верхняя юра) содержит формы с довольно широким пупком (рис. 376). Наружная поверхность несет поперечные ребра, которые, направляясь от пупковой стороны к наружной, делятся на две (или более) ветви;

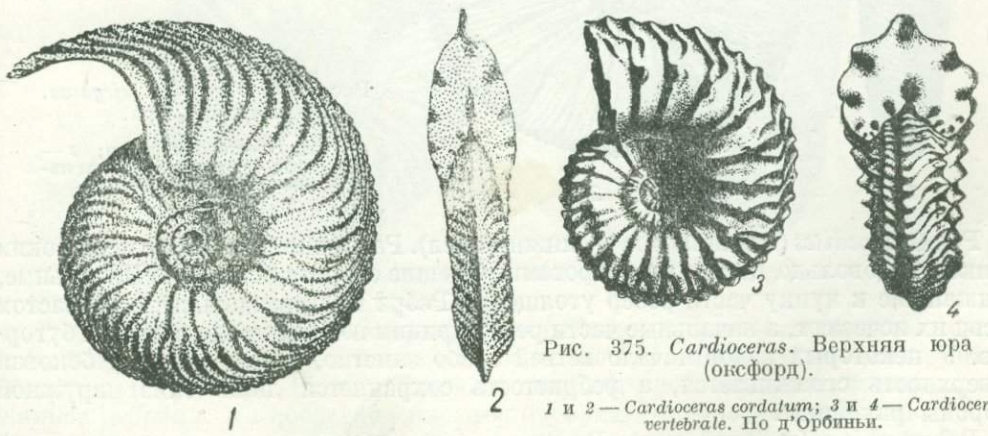
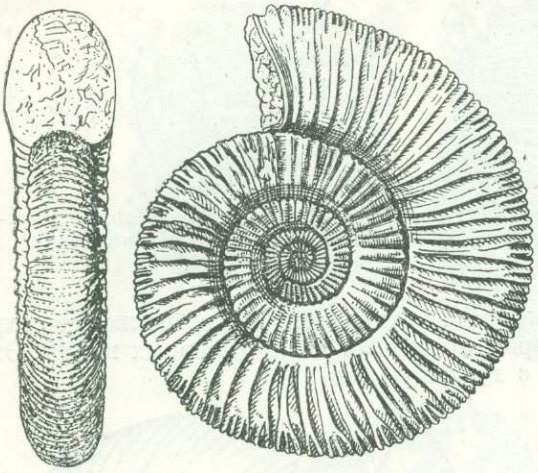



Рис. 375. *Cardioceras*. Верхняя юра (оксфорд).

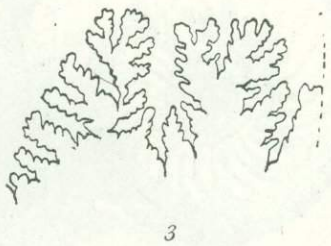
*1* и *2* — *Cardioceras cordatum*; *3* и *4* — *Cardioceras vertebrale*. По д'Орбиньи.

последние обычно без перерыва огибают наружную сторону оборотов. Обычно имеются пережимы. В перегородочной линии сильно развита грубокая шовная лопасть, причем вторая боковая лопасть, которая гораздо короче первой боковой, нередко теряет самостоятельное значение (рис. 376[3]).

Род *Virgatites* (верхние горизонты верхней юры). Обороты довольно высокие (рис. 377), округленные или несколько уплощенные с наружной стороны. Пупок довольно узкий. Для этого рода характерно ветвление его многораздельных ребер; передняя ветвь представляет продолжение начальной, нижней части ребра.



1 2

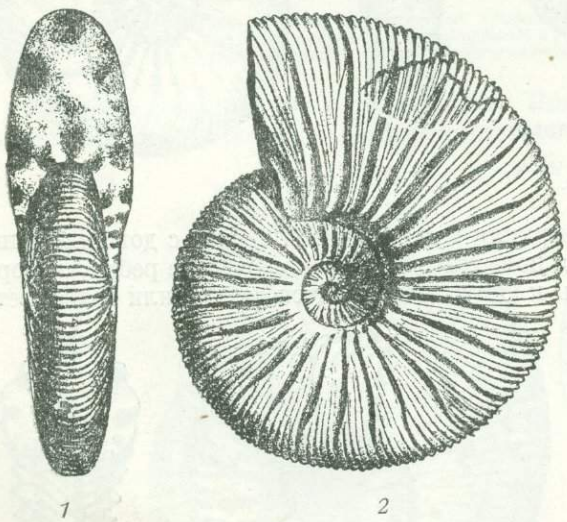


3

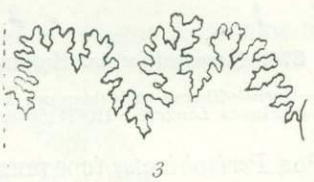
Рис. 376. *Perisphinctes*. Верхняя юра.

*1* — *Perisphinctes Tiziani*, раковина со стороны устья; *2* — то же, сбоку; *3* — *Perisphinctes Martelli*, перегородочная линия. По Циттелю (*1* и *2*) и Семирадскому (*3*).

От этой ветви сзади отходит вторая ветвь. От второй ветви, несколько выше ее основания и тоже сзади, отходит третья ветвь и т. д. С возрастом многораздельные ребра обычно сменяются ребрами, имеющими всего две ветви. В перегородочной линии хорошо развита шовная лопасть (рис. 377[3]).



1 2



3

Рис. 377. *Virgatites virgatus*. Верхняя юра.

*1* — вид со стороны устья; *2* — вид сбоку; *3* — перегородочная линия. По Михальскому.

Род *Craspedites* (верхняя юра — нижний мел). Раковина (рис. 378) с нешироким пупком и довольно высокими оборотами. Сечение оборота овальное. Начальные, ближайшие к пупку части ребер утолщены. Ребра многораздельны; с возрастом ветви их исчезают, а начальные части ребер принимают вид продолговатых бугорков. У некоторых видов начало ветвей слабо заметно, у других форм боковая поверхность сглаживается, а ребристость сохраняется лишь близ наружной стороны раковины.

*Polyptychites* (нижний мел). Раковина (рис. 379) с округленной наружной стороной, с толстым поперечным сечением оборотов и обычно с довольно узким пупком. Поверхность раковины имеет хорошо выраженные ребра. Близ шва начинаются мощные ребра, которые уже сравнительно недалеко от шва разветвляются на несколько ребер, нередко делящихся еще раз.

Род *Simbirskites* (нижний мел). Раковина (рис. 380) с округленной наружной стороной и обычно невысоким поперечным сечением оборотов. Близ шва начинаются мощные ребра, которые далее делятся на несколько ветвей. В точке ветвления имеется хорошо выраженный бугорок. Формы, близкие к типу рода, имеют довольно узкий пупок, а ребра у них остаются многораздельными или трехраздельными и во взрослом состоянии (рис. 380[1]); у других форм (рис. 380[3]) пупок широкий, а ребра с возрастом становятся двухраздельными. В перегородочной линии у многих видов отсутствует шовная лопасть.

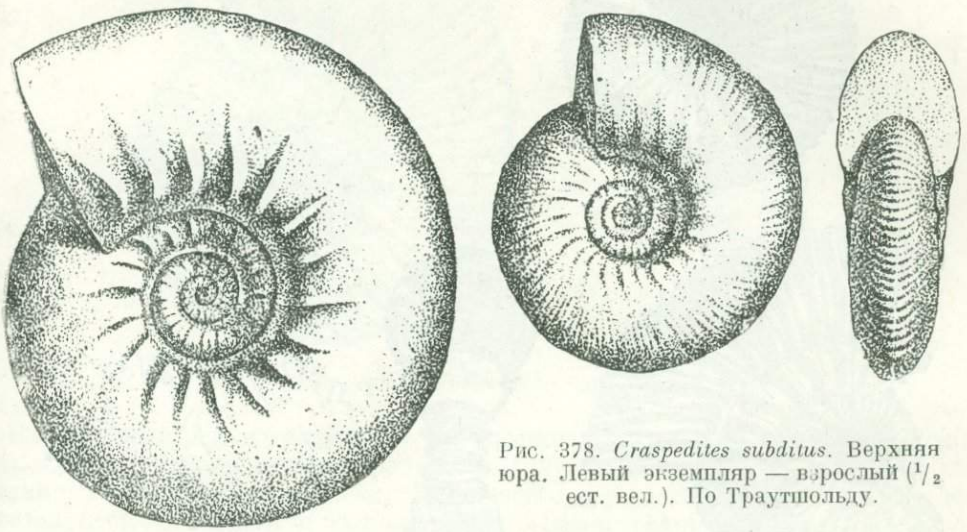


Рис. 378. *Craspedites subditus*. Верхняя юра. Левый экземпляр — взрослый ($^1/_2$ ест. вел.). По Траутшольду.

Род *Parkinsonia* (средняя юра). Раковина (рис. 381) с широким пупком, дисковидная. Поперечное сечение оборотов довольно высокое. Поверхность покрыта более или менее резкими ребрами, которые делятся на две ветви, прерывающиеся на наружной стороне, где проходит гладкая срединная бороздка. По краям этой бороздки, а также в точках ветвления наблюдаются слабо обособленные бугорки. Наружная лопасть обычно короче первой боковой.

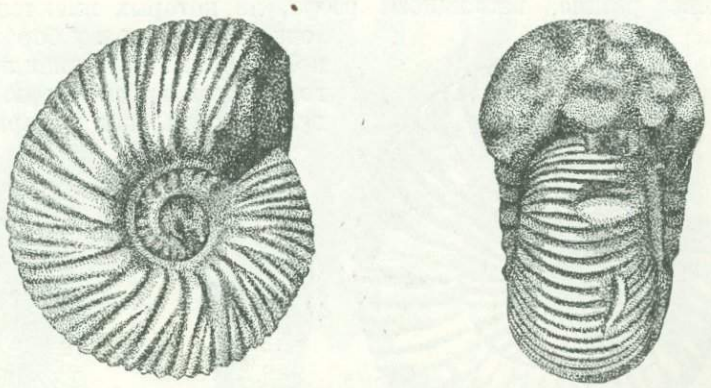


Рис. 379. *Polyptychites Michalskii*. Нижний мел. По Иловайскому.

Род *Cosmoceras* (средняя и верхняя юра). Раковина с довольно узким пупком (рис. 382). Сечение оборота более или менее шестиугольное. Наружная сторона оборотов уплощенная. Боковые стороны покрыты многочисленными разветвляющимися ребрами. На последних имеются бугорки, расположенные в три ряда на каждой из боковых сторон оборота: один ряд недалеко от пупка, другой — в точках ветвления ребер, а третий — у края наружной стороны; ближайший к пупку ряд бугорков у некоторых видов не развит. Устье часто с боковыми ушками, которые иногда сильно вытянуты. В перегородочной линии наружная лопасть большей частью короче первой боковой.

Род *Hoplites* (верхняя юра — нижний мел). Поперечное сечение оборота обычно несколько суживается к наружной стороне (рис. 383 и 384). На наружной

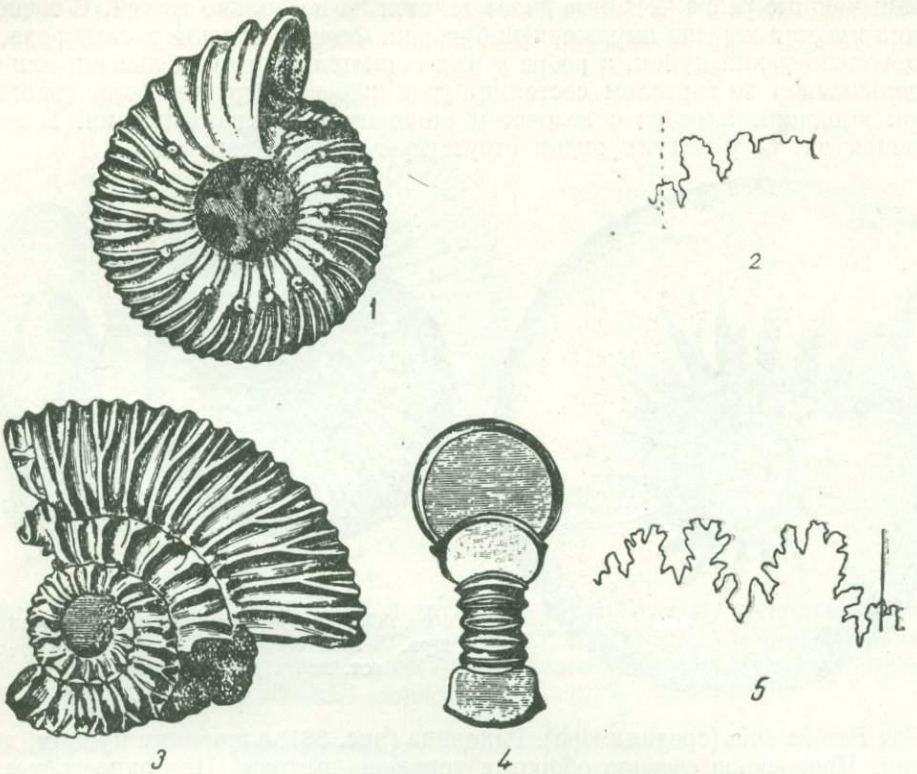



Рис. 380. *Simbirskites*. Нижний мел.

*1* — *Simbirskites Decheni*, — вид сбоку; *2* — перегородочная линия; *3, 4, 5* — *Simbirskites versicolor*. По Иловайскому (*1, 3, 4, 5*) и А. П. Павлову (*2*).

стороне обычно наблюдается срединная бороздка. Поверхность раковины несет более или менее резкие, ветвящиеся ребра, на которых имеются бугорки в точке ветвления и у бороздки наружной стороны. Наружная лопасть перегородочной линии обычно короче первой боковой, как у паркинсонии.

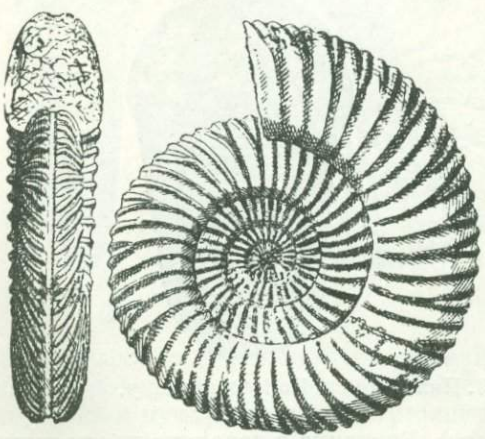


Рис. 381. *Parkinsonia Parkinsoni*. Средняя юра. По Циттелю.

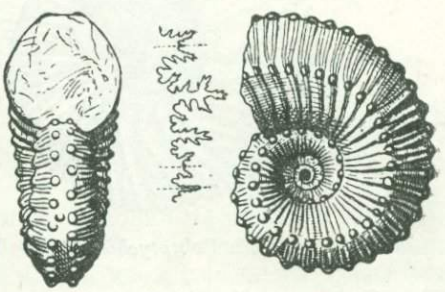


Рис. 382. *Cosmoceras ornatum*. Нижний мальм. По Циттелю.

Род *Douvilleiceras* (верхняя часть нижнего мела — нижняя часть верхнего мела). Поперечное сечение оборотов (рис. 385) довольно низкое, закругленное снаружи. Ребра мощные, широкие, одиночные, иногда делящиеся надвое. Каждое ребро несет обычно несколько бугорков. Посредине наружной стороны ребра несколько понижаются.

К обширной группе, включающей рода *Parkinsonia*, *Cosmoceras*, *Hoplites* и *Douvilleiceras*, причисляют обычно некоторые развернутые формы, сходные с перечисленными родами в отношении перегородочной линии и скульптуры раковины.

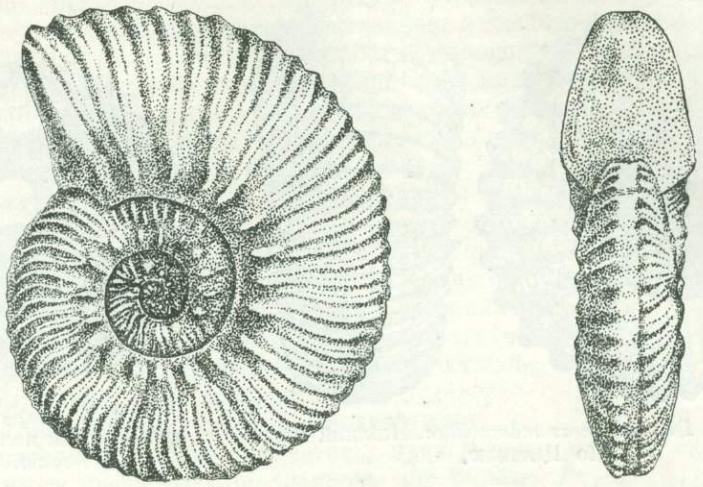


Рис. 383. *Hoplites eudoxus*. Верхняя юра. По д'Орбиньи.

Из этих развернутых аммонитов мы рассмотрим здесь род *Scaphites* (верхний мел). Раковина начинается спирально завернутыми, сильно объемлющими оборотами с узким пупком (рис. 386). Далее она сразу развертывается, причем становится несимметричной и выпрямляется. Затем раковина делает некоторый изгиб, поворачиваясь устьем в сторону своей начальной части.

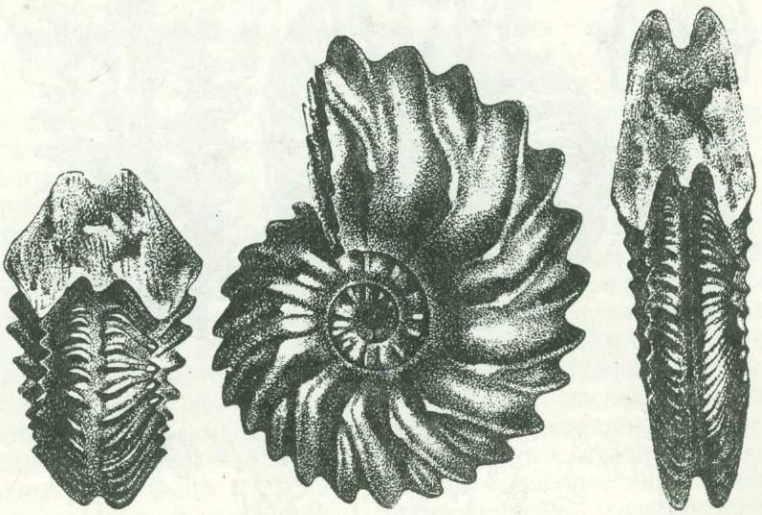


Рис. 384. *Hoplites dentatus*. Нижний мел. По д'Орбиньи.

Род *Schloenbachia* (мел). Раковина (рис. 387) с более или менее широким пупком. Вдоль наружной стороны тянется гладкий срединный киль. На раковинах с сохранившимся устьем видно, что этот киль выдается вперед в виде узкого выступа. Ребра одиночные и двухраздельные. На них часто имеются бугры.

В верхнемеловую эпоху появляются так называемые п с е в д о ц е р а т и т ы — аммоноидеи, которые имеют перегородочную линию цератитового типа. Меловые псевдоцератиты являются, очевидно, потомками каких-то форм, имевших сложно рассеченную перегородочную линию, так как подавляющее большинство меловых аммонитов и все юрские аммониты, как мы знаем, имели именно такую перегородочную линию, а не цератитовую.

Из меловых псевдоцератитов мы рассмотрим род *Tissotia* (верхний мел). Раковины представителей этого рода (рис. 388) имеют узкий пупок. Посредине наружной стороны проходит киль, который иногда распадается на бугорки; с

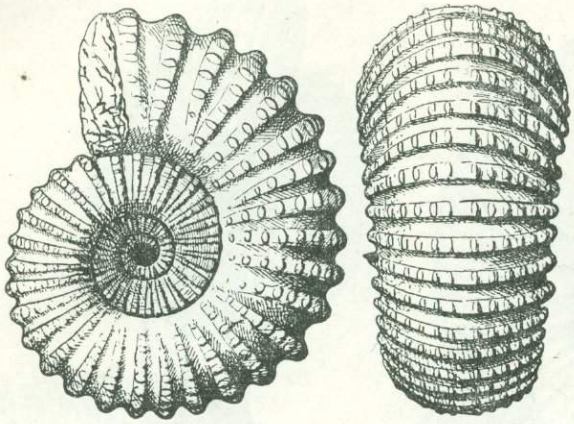


Рис. 385. *Douvilleiceras mammilare*. Нижний мел. По Циттелю.

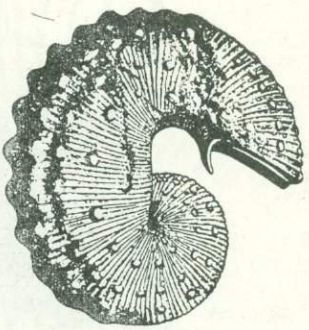


Рис. 386. *Scaphites spiniger*. Верхний мел. По Циттелю.

каждой стороны киля проходит еще по одному ряду бугорков. На боковой поверхности раковины имеются невысокие простые ребра, на которых ближе к

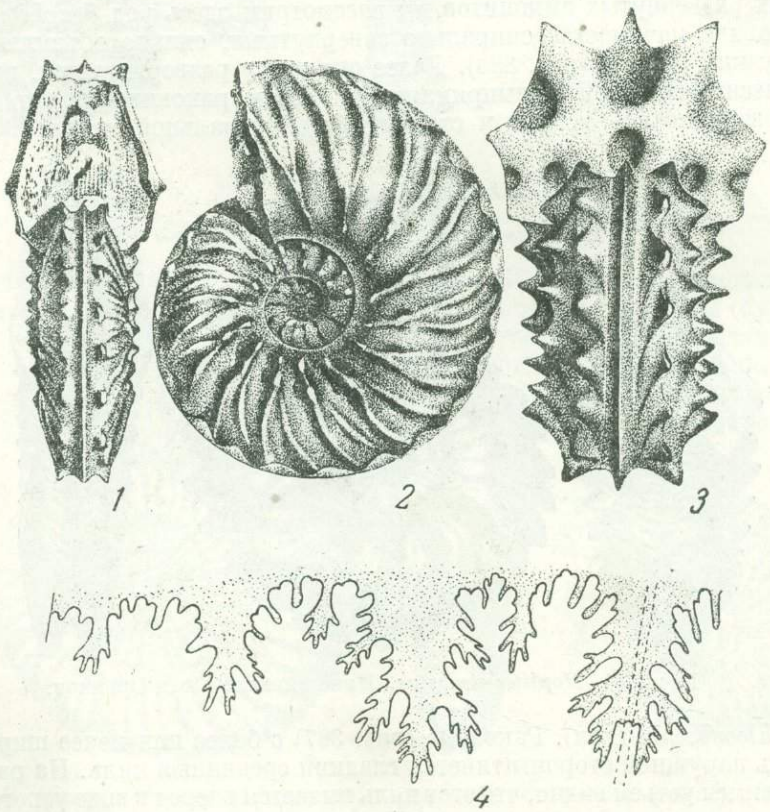



Рис. 387. *Schloenbachia varians*. Верхний мел.

*1* и *2* — экземпляр с узким сечением оборотов; *3* — экземпляр с широким поперечным сечением оборотов, $\times 1/2$; *4* — перегородочная линия. По д'Орбиньи.

наружной стороне наблюдаются слабо выраженные бугорки. Наружное седло перегородочной линии разделено слабо намеченной лопастью на две доли; остальные седла либо ровны, не разделены, либо разделены на две доли едва

выраженным вдавлением. Лопасти слабо рассеченные (каждая с несколькими зубцами).

Эти формы, которые нельзя считать сохранившимися до верхнего мела цератитами, происходят от настоящих аммонитов с рассеченной перегородочной линией. Это дает повод некоторым ученым говорить о том, что псевдоцератиты являются «вырождающимися» аммонитами и что упрощение перегородочной линии есть один из признаков вымирания аммонитов, которое имело место в конце мелового периода. Вопрос о предполагаемом «вырождении» аммоноидей мы рассмотрим в следующем разделе этой главы.

Образ жизни наутилоидей и аммоноидей. Нелегко изучать образ жизни животных обширнейшего подкласса, который имел на протяжении двух геологических эр чрезвычайно широкое распространение, но в нынешней фауне представлен всего лишь одним родом. Тем не менее, дело это далеко не безнадежное; и то сравнительно немногое, что сделано до сих пор в направлении выяснения экологии наружнораковинных головоногих, дает нам право рассчитывать на большие успехи подобных исследований в ближайшем будущем, если этим исследованиям будет уделяться то внимание, которого они заслуживают.

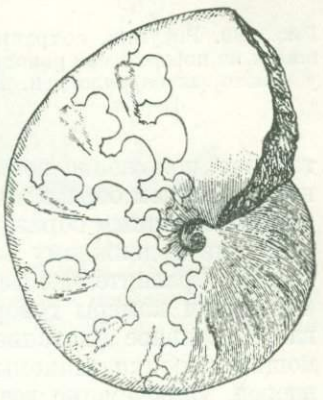


Рис. 388. *Tissotia Fourneli*. Верхний мел. По Бейлю.

Два обстоятельства следует отметить, прежде чем мы приступим к рассмотрению вопроса об образе жизни различных групп наутилоидей и аммоноидей по ископаемым остаткам.

Во-первых, для успешного изучения образа жизни ископаемых форм надо воспользоваться всем тем, что известно о закономерностях экологии их ныне живущих родичей, а таковыми для всех наружнораковинных являются немногие продолжающие еще существовать виды рода *Nautilus*. Надо заметить, что строение и экология этих видов, а также их онтогенетическое развитие изучены пока еще мало. Мы знаем, что это — плотоядные животные, живущие преимущественно на дне, по которому они ползают с помощью своих «рук»; но в то же время наутилусы могут подниматься в более высокие слои воды и могут неплохо плавать, выбрасывая воду через воронку.

Во-вторых, желая подойти к расшифровке образа жизни вымерших наутилоидей и аммоноидей, мы должны иметь в виду одно постоянное и общее для всех групп свойство раковины: приспособление к понижению удельного веса животного. Это приспособление выражается, с одной стороны, в развитии содержащих газ «воздушных» камер, плотно закрытых перегородками, которые не пропускают ни воды, ни воздуха, а с другой стороны, — тонкостенностью раковины. Тонкостенность особенно бросается в глаза, если мы сравним раковины знакомых нам уже наружнораковинных с раковинами двустворок. Этот последний класс содержит много толстостенных форм; вспомним хотя бы устриц, спондилиусов, рудистов. Толстостенные раковины — явление весьма обычное среди двустворок самых разнообразных групп. Да и среди брюхоногих имеется много форм с весьма солидной, толстостенной раковиной, хотя брюхоногие в общем более активные и более подвижные животные, и раковины их обычно не достигают такой массивности, какая наблюдается у многих двустворок. У наружнораковинных же раковина всегда более или менее равномерно тонка: даже ребра и бугры, видимые на ее поверхности, обычно полы и потому передаются на внутренних ядрах соответствующими выступами.

Итак, животное вместе с раковиной имеет довольно низкий удельный вес, более низкий, чем у большинства моллюсков других классов. Это условие должно было, конечно, значительно облегчать движение в водной среде. Поэтому большинство наружнораковинных, повидимому, обладало способностью плавать. Это, впрочем, еще не значит, что все они были настоящими нектонными животными, так как наутилус, как мы знаем, ведет преимущественно донный образ жизни, хотя может плавать.

Посмотрим теперь, какие указания относительно образа жизни дают ископаемые остатки вымерших наружнораковинных.

Очень многие из древнейших наутилоидей имели, как мы уже знаем, прямую раковину. Какое положение имела обычно раковина при жизни животного? Относительно некоторых форм можно считать вполне установленным, что обычным их положением было горизонтальное или почти горизонтальное. Это доказывается окраской раковины: на одной стороне раковины виден совершенно явственный рисунок (рис. 389). Эта сторона должна быть спинной, так как у морских организмов, имеющих окраску, верхняя, спинная, сторона бывает окрашена отлично от нижней и притом интенсивнее, чем нижняя (например у рыб). Это явление наблюдается, правда, не часто, но окраска, вообще говоря, лишь в исключительных случаях наблюдается у ископаемых, в особенности у таких древних ископаемых, как наутилоидеи с прямой раковиной. Тем не менее подобная окраска наблюдалась у ископаемых этой группы из нижнего и верхнего силура, девона и карбона как в Европе, так и в Америке. Горизонтальное положение возможно, однако, как при нектонном, так и при подвижном бентонном образе жизни (оно несовместимо, конечно, с планктонным и с сидячим бентонным образом жизни). Нам остается, следовательно, решить, к нектону или подвижному бентосу надо отнести эти древние, подобные ортоцерасу, формы. Сравнительно легкий вес раковины и герметически закрытые, наполненные газом камеры говорят, повидимому, в пользу способности плавать. Активное плавание могло совершаться как у наутилуса с помощью воронки знакомым уже нам способом — задним концом тела вперед. Впрочем, не все такие наутилоидеи были пловцами: некоторые из них были, очевидно, ползающими животными. Таковы, повидимому, формы, у которых раковины сильно приплюснуты в верхненижнем направлении. Однако вполне возможно, что по крайней мере некоторые наутилоидеи с прямой раковиной плавали в вертикальном положении, причем раковина была обращена своим устьем книзу, а верхушкой — кверху.

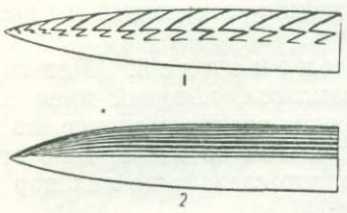


Рис. 389. Рисунки, сохранившиеся на поверхности раковин у некоторых наутилоидей. По Берри.

Рассмотрим теперь формы, имеющие типичную для наружнораковинных спирально завернутую двусторонне-симметричную раковину. Возьмем сначала плоские дисковидные раковины с объемлющими оборотами, которые суживаются к заостренной наружной стороне (рис. 390). Такие раковины наблюдаются у палеозойских гониатитов и у мезозойских аммонитов. Едва ли можно представить себе животное, помещающееся в такой раковине, ползающим по дну: для ползающего бентонного животного крайне неудобна и невыгодна подобная форма раковины, которая, кстати сказать, обычно весьма тонкостенна. Наоборот, для активно плавающего животного такая форма была бы чрезвычайно выгодной, так как она как бы рассчитана на наименьшее сопротивление воды. Животные с такой раковиной были нектонными и, повидимому, были быстрыми пловцами. Такие раковины нередки среди аммоноидей. В общем, можно, повидимому, присоединиться к мнению тех исследователей, которые считают признаками наилучшего приспособления к активному плаванию плоскую раковину с суживающимся кнаружи поперечными сечением, острую или резко килеватую наружную сторону, объемлющие обороты и отсутствие резких, высоких ребер и других украшений поверхности. Соответственно этому из уже знакомых нам родов лучшими пловцами должны были быть *Timanites* (верхний девон), *Pinacoceras* (главным образом верхний триас), *Oxynoticeras* (нижняя юра) и некоторые представители рода *Garnieria* (верхняя юра — нижний мел). Эти аммониты имели раковину обтекаемой формы. Киль у подобных аммонитов помогал им продвигаться в воде. Надо заметить, что не у всех аммонитов

Рис. 390. Поперечное сечение плоской раковины аммонита, заостряющейся к наружному краю. По М. Дэвису.

срединный киль наружной стороны мог выполнять такую функцию: так, например, у знакомого нам *Arietites* киль, довольно слабо выдающийся на широкой наружной стороне, конечно, не мог «прорезывать» воду при активном плавании. Наоборот, формы с толстыми и низкими оборотами (вроде изображенного на рис. 371 стефаноцераса), лишенные срединного киля наружной стороны, повидимому, были плохими пловцами, особенно если они к тому же имели очень резкие и высокие ребра или шипы. Не могли быть хорошими пловцами те представители рода *Hoplites*, которые имели раковину с низким поперечным сечением оборотов и с высокими ребрами (рис. 384). Все такие формы, вероятно, жили преимущественно на дне, но сохраняли способность перемещаться, то поднимаясь, то опускаясь в воде. Между этими двумя крайними типами строения раковины существуют средние.

Но среди наутилоидей и аммоноидей имеются и настоящие бентонные формы — это формы с раковиной, завернутой по нисходящей спирали. Такие улиткообразные формы от времени до времени появляются на протяжении всей истории данного подкласса от силура до верхнего мела. Так, высокая, башенковидная раковина рода *Turrilites* (рис. 391) не могла принадлежать нектонному животному: она слишком громоздка для сколько-нибудь быстрого движения в воде. Животные с подобными раковинами, повидимому, ползали по дну. Сравнительно легкая, в связи с присутствием воздушных камер, раковина, по всей вероятности, позволяла этим аммонитам ползать и по мягкому и листому грунту, без риска погрузиться в осадок. По той же причине они, вероятно, были вообще подвижнее, чем донные брюхоногие. При ползании по дну раковина этих улитковидных аммонитов должна была приподыматься над поверхностью дна вследствие легкого удельного веса ее части, занятой воздушными камерами.

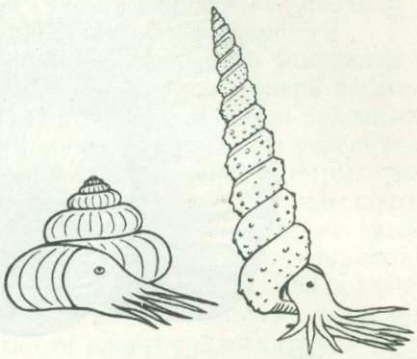


Рис. 391. *Turrilites*. Животные изображены в том положении, которое они, вероятно, имели при ползании по дну. По Берри.

К бентосу относят обычно род *Nipponites* из верхнего мела Японии (рис. 392). Раковины у представителей этого рода неправильно закручены, несколько напоминая неподвижных бентонных верметусов из класса брюхоногих. Большинство исследователей полагает, что *Nipponites* также вел неподвижный донный образ жизни. Но так как раковина этого своеобразного аммонита не утратила воздушных камер, которые по меньшей мере излишни для прикрепленного животного, то вопрос об образе жизни ниппонитеса не может считаться окончательно решенным. Во всяком случае, совершенно исключается возможность его активного плавания.

По мнению некоторых ученых, многие наружнораковинные приспособились к пассивному плаванию. Такие формы указываются в самых разнообразных группах этих животных. Сюда относят, например, наутилоидей с короткими прямыми раковинами, встречающихся от силура до карбона, в частности род *Gomphoceras* (рис. 333). Животные, принадлежащие к этому роду, плавали головой вниз, так как воздушные камеры находились на противоположном конце раковины. У взрослого животного устье раковины сильно суживается и становится якоревидным. Это сужение устья является, вероятно, приспособлением для защиты от врагов. Выбрасывая воду через воронку, животные, повидимому, могли подниматься в воде. В качестве одного из примеров пассивно плавающих наутилоидей указывают на род *Lituites* (нижний и верхний силур). У представителей этого рода первые три оборота завернуты в плоскую спираль обыкновенным способом (рис. 393). Соответственно этому юные животные, повидимому, активно плавали, подобно другим спирально завернутым наутилоидеям. После этой стадии диаметр устья значительно расширяется, и далее раковина продолжает расти в виде прямой трубки. Жилая камера у взрослого животного была очень велика; оно, возможно, плавало в почти вертикальном положении, голо-

вою вниз и задней частью раковины вверх, подбирая пищу со дна или близ дна. Такой же образ жизни приписывается и некоторым меловым развернутым формам, например, представителям рода *Marcoscaphites* (рис. 394) и верхнемеловым видам рода *Scaphites* (рис. 386). Полагают, что подобные формы в юной стадии активно плавали; позже раковина выпрямлялась, и животные плавали уже пассивно головою вниз, а еще позже раковина снова загибалась, и взрослые особи плавали близ дна при вертикальном положении средней части своей раковины, как это изображено на рис. 394. В пользу этого говорят следующие соображения.

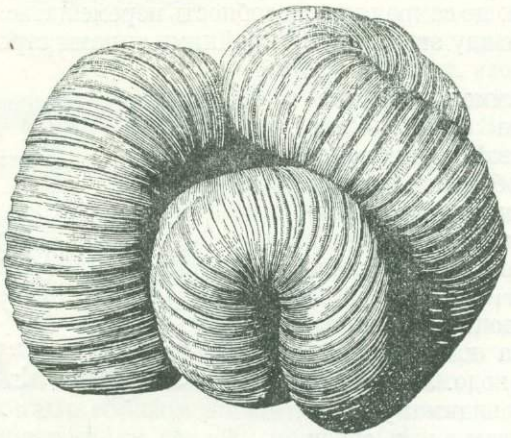


Рис. 392. *Nipponites mirabilis*, аммонит (вероятно, «сидящий») из верхнего мела Японии. × $^3/_4$. По Абелю.

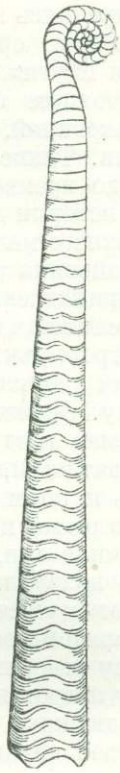


Рис. 393. *Liturites*. Нижний силур. Уменьшено в 3 раза. По Берри.

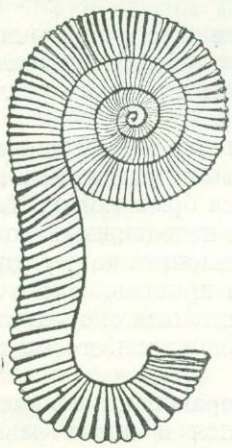


Рис. 394. *Macroscaphites*. Нижний мел. По Берри.

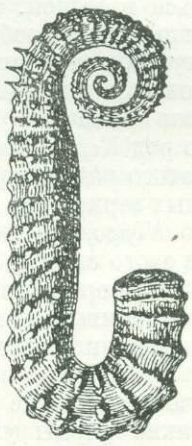


Рис. 395. *Ancyloceras Matheroni*. Нижний мел. По Штейнманну.

Взрослый макроскафитес не мог быть ползающей формой: нельзя себе представить, как могло ползать животное, имеющее раковину, устье которой находится как раз против спирально завернутой части. Трудно мыслить подобное животное и активно плавающим. Но легко представить такие формы пассивно плавающими в указанном на рис. 394 положении. При этом, благодаря изогнутости ближайшей к устью части раковины, голова была всегда приподнята над этой частью раковины, и при плавании не касалась дна. Надо заметить, что подобное положение головы, действительно, представляет выгоду для животного, пассивно плавающего в описанном положении над дном. Несмотря на эту относительную пассивность, животное, повидимому, сохраняло до некоторой степени способность

с помощью воронки активно передвигаться в воде. Некоторые из ученых, которые таким образом восстанавливают экологию подобных форм, полагают, что последние, будучи переносимы движением воды, могли захватывать добычу с поверхности дна. Следовательно, этим формам приписывается образ жизни, который ближе всего подходит к планктонному, но заметно отличается от образа жизни знакомых нам нынешних планктонных животных. Хотя этот вопрос нельзя еще считать решенным, нет оснований считать невозможным для форм, подобных *Lituites* и, в особенности, *Macroscaphites*, изложенный способ передвижения. Во всяком случае весьма вероятно, что образ жизни таких форм изменялся на протяжении индивидуального развития, чему, повидимому, и соответствует изменение формы раковины. Далее, изложенная гипотеза дает удовлетворительное объяснение крючковидной загнутости крайней части раковины — свойству, которое не поддается пока объяснению каким-либо иным способом.

Ясно, что вопрос об экологии животных с такими своеобразными раковинами далек еще от окончательного решения. Мы, однако, должны уже теперь категорически отвергнуть навсегда то объяснение причин возникновения подобных раковин, которое нередко предлагается авторами солидных трудов и учебников палеонтологии в отношении всех тех наутилоидей и аммоноидей, у которых раковина уклоняется от «нормальной», спирально завернутой в одной плоскости формы и проявляет «склонность» к разворачиванию или к улитковидному завиванию. Эти авторы любят говорить, что подобные отклонения от «нормального» состояния объясняются вырождением тех групп, у которых они наблюдаются: когда спирально завернутые головоногие вырождаются, раковина их начинает принимать «ненормальные», уродливые, формы; потом наступает вымирание. Эти ученые считают, что ниппонитес, «уродливо» крючковатые скафитес и анцилоцерас (рис. 395), выпрямленный бакулитес, улиткообразно завернутый туррилитес и подобные им «ненормальные» формы носят на себе печать вырождения. Эта теория объясняет понижением жизнеспособности развитие новых видов, даже в о з н и к н о в е н и е н о в ы х р о д о в и с е м е й с т в. Многие из таких форм имеют широкое распространение, например *Scaphites aequalis*, руководящий верхнемеловой вид, известный и в Западной Европе и на Мангышлаке. Таким образом, эти формы претерпевали значительное филогенетическое развитие, распространяясь на обширнейших пространствах, и все это указанная теория пытается объяснить якобы падающий жизнеспособностью обреченных на гибель ветвей класса головоногих. Все сводится к причине весьма таинственного характера, потому что ученые, поддерживающие эту теорию, не могут дать никакого разумного объяснения подобному угасанию филогенетических линий.

Итак, эта теория, вместо того, чтобы приблизить нас к пониманию причин развития своеобразных форм головоногих, пытается перенести эти причины в недосягаемую и мрачную глубину вечной тайны. Сторонники этой теории часто «объясняют» вырождение «расовой старостью», старостью целых филогенетических ветвей животного мира, одряхлением, подобным аналогичному явлению в индивидуальной жизни. Но это «объяснение» исходит из допущения какой-то сверхъестественной жизненной силы, не зависящей от явлений доступной нашему изучению природы,— силы, подчиненной каким-то особым мистическим закономерностям.

Не может быть никакой речи о том, что спирально завернутая с и м м е т р и ч н а я раковина есть какой-то идеал, какая-то норма, верх совершенства п р и в с я к и х у с л о в и я х. При определенном образе жизни (нектонном) и на определенном этапе эволюционного развития такой тип раковины, пожалуй, является наилучшим, самым совершенным, но при некотором изменении образа жизни такая раковина может оказаться менее совершенной, менее приспособленной, чем раковины более или менее развернутые или улитковидные.

Надо коснуться и вопроса о значении большей или меньшей сложности перегородочной линии. Не может быть сомнения в том, что сложная, рассеченная перегородочная линия аммонитов является признаком высокой специализации, связанным с какими-то важным жизненными функциями. Едва ли роль этой линии ограничивалась упрочнением раковины, так как это могло быть достигнуто иными путями не менее успешно (например, развитием ребер).

Высказывалось предположение, что рассеченность перегородочной линии упрочивала связь между мягким телом и раковиной. В связи с этим напомним читателю, что у наутилуса прикрепление тела к раковине осуществляется с помощью пары м у с к у л о в, которые, как видно на рис. 327, прилегают собственно к стенке раковины, а не к перегородке. Таким образом, приведенное выше предположение не подтверждается способом прикрепления тела к раковине у современного наутилуса и остается пока чисто гипотетичным.

Другое и притом более обоснованное объяснение значения рассеченности перегородочной линии состоит в следующем. Согласно этому объяснению, рассеченность перегородочной линии есть приспособление к быстрому и значительному изменению давления при значительных вертикальных перемещениях аммонита в водной среде. Если животное совершает такие перемещения, то весь заполненный газом отдел раковины должен быть построен так, чтобы она могла выдержать давление как снаружи, так и изнутри. Когда животное опускается на значительную глубину, резко возрастает давление воды, которое прижимает тело животного к последней перегородке. Когда же животное подымается к поверхностным слоям воды, то давление воды на тело животного резко падает, в то время как давление газа, содержащегося в последней воздушной камере, на последнюю перегородку остается постоянным. Если бы перегородка не была достаточно прочно прикреплена к стенкам раковины, то в обоих случаях животному грозила бы большая опасность: в первом случае — быть вдавленным внутрь раковины, а во втором — быть выброшенным вон из раковины. Перегородки, следовательно, не выдержали бы колебаний давления воды при вертикальных перемещениях. Рассеченность перегородочной линии сильно увеличивает поверхность прикрепления перегородки к стенкам раковины и этим значительно упрочивает соединение перегородки с раковиной. Согласно такому объяснению, наиболее рассеченную перегородку должны иметь те аммониты, которые совершают наиболее значительные вертикальные перемещения в воде. У форм, которые приспособляются к жизни на одной и той же постоянной глубине, перегородочная линия упрощается.

Далее, надо учесть то обстоятельство, что тело всякого наружнораковинного головоногого периодически отстает от последней перегородки и передвигается вперед. Этот момент, непосредственно предшествующий выделению новой перегородки, является к р и т и ч е с к и м для животного; тело не опирается на перегородку, а потому, при вертикальном перемещении животного вверх или вниз, вследствие резкого изменения внешнего давления, м у с к у л ы, прикрепляющие тело к раковине, легко могут оторваться от раковины, и тогда животное выпадет из последней. Совершенно ясно, что для животного выгодно максимальное сокращение такого критического периода. Но для завершения этого периода необходимо, чтобы задняя часть мантии выделила газ в количестве, достаточном для новой воздушной камеры. Это количество газа будет выделено тем быстрее, чем обширнее та поверхность задней части мантии, которая выделяет этот газ. Но чем сложнее рассечена перегородочная линия, тем больше поверхность перегородки, а следовательно, и поверхность той задней части мантии, которая вплотную прилегает к этой перегородке до момента перемещения животного вперед.

Итак, рассеченность перегородочной линии, во-первых, упрочивает прикрепление перегородки к раковине, а во-вторых, увеличивает поверхность части тела, прилегающие к перегородке, способствуя этим быстрому выделению газа, необходимого для воздушных камер. И то, и другое является приспособлением к частым и значительным вертикальным передвижениям в воде.

У с л о в и я п о г р е б е н и я и с о х р а н е н и я в о с а д к а х. Наружнораковинные имеют большое стратиграфическое значение, особенно аммоноидеи, которые являются исключительно ценными руководящими ископаемыми. Значение их повышается тем, что они обычно распространены на обширнейших пространствах и позволяют параллелизовать отложения местностей, отделенных друг от друга огромными расстояниями. Это широкое распространение аммоноидей объясняется прежде всего нектонным образом жизни большинства и, может быть, более или менее планктонным образом жизни, свойственным некоторым группам.

Далее этому широкому распространению ископаемых остатков способствовал, до известной степени, перенос раковин после смерти морскими течениями. Дело в том, что мягкое тело животного (за исключением сифона) после смерти его часто выпадает из раковины (животное, как мы знаем, прикреплено к раковине не особенно прочно), вследствие чего раковина, содержащая газ в своих воздушных камерах, поднимается в воде. То же самое может происходить и в том случае, если значительная часть мертвого тела разлагается или пожирается какими-либо плотоядными животными. Поднявшись в более высокие слои воды, раковины плавают долго и переносятся волнами и течениями на весьма значительные расстояния. Эти плавающие раковины мертвых моллюсков образуют так называемый мертвый планктон (некропланктон).

Итак, широкое географическое распространение многочисленных ископаемых наутилоидей и аммоноидей связано с тем, что они в большинстве своем принадлежат к плавающим организмам (нектонным и реже планктонным), а также с тем, что пустые раковины их могут переноситься как мертвый планктон.

При погребении раковин этих головоногих на дне моря осадки наполняют жилую камеру, а затем через сифонное отверстие могут проникать в первую воздушную камеру; во вторую же воздушную камеру осадки обычно не проникают. Но с течением времени в воздушные камеры проникает все же вода; растворенные в ней вещества отлагаются здесь и постепенно заполняют эти камеры. Вот почему в глинах ядра аммоноидей так часто состоят из пирита, а в известковистых породах — из кристаллического кальцита. Тонкая раковина нередко растворяется, и ископаемые сохраняются в виде внутренних ядер, на которых заметны перегородочные линии, не видимые, конечно, на поверхности раковины.

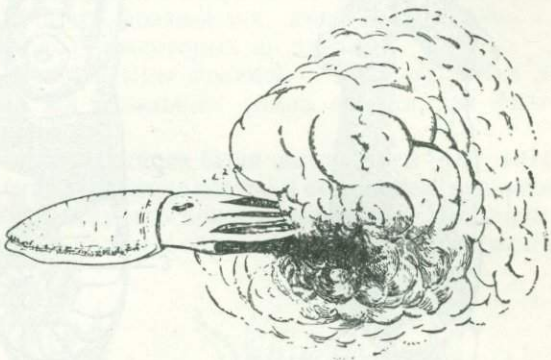


Рис. 396. *Sepia officinalis*. Животное в момент, когда оно выбрасывает из чернильного мешка темную жидкость, образующую заметное «облако». По Дёфлейну.

**Подкласс Endocochlia (внутреннераковинные).** Животные, относимые к этому подклассу, нередко называются двужаберными, так как ныне живущие виды характеризуются присутствием двух жабер. Это общеизвестные ныне живущие головоногие: осьминоги, каракатицы, кальмары и др. В большинстве случаев они — подвижные хищные животные с высокоорганизованными органами чувств. «Руки» имеются в небольшом числе: их никогда не бывает более десяти. Они вооружены крючками или присосками.

Для животных этого подкласса характерно присутствие так называемого чернильного мешка, который содержит черную жидкость. Выброшенная через воронку, эта жидкость вызывает помутнение окружающей воды, создает подобие дымовой завесы (рис. 396), скрывая, таким образом, животное от врага (приспособление, весьма ценное для животных, не имеющих наружной раковины).

На рис. 397 дано изображение одного из видов рода *Spirula*, распространенного в теплых морях. Спирулы живут глубоко под поверхностью моря и являются активно плавающими животными. Они имеют спирально завернутую раковину, разделенную перегородками на камеры, с хорошо развитым сифоном. Раковина, помещающаяся в задней части тела и закрытая мантией, завернута в направлении, противоположном направлению заворачивания раковины наутилуса (рис. 397[2]): наружная сторона последней камеры соответствует спинной, а не брюшной стороне животного.

У других ныне живущих представителей подкласса раковина развита менее полно, у многих она рудиментарна, а у некоторых совершенно исчезает.

Подкласс эндокохлий обычно делят на два отряда: *Decapoda*, или десятиногих, и *Octopoda*, или восьминогих.

Отряд *Decapoda* (десятиногие) содержит многочисленные роды, представители которых имеют десять рук, из которых две, более длинные, носят название щупалец (впрочем, эта пара у некоторых форм редуцируется). Раковина у этих форм известковая или роговая; рудиментарной она является лишь у немногих представителей отряда.

Наиболее полно и сложно развита раковина у представителей вымершего подотряда *Belemnoidea*, у остальных десятиногих те или иные части раковины более или менее изменяются, редуцируются и даже исчезают. Таким образом,

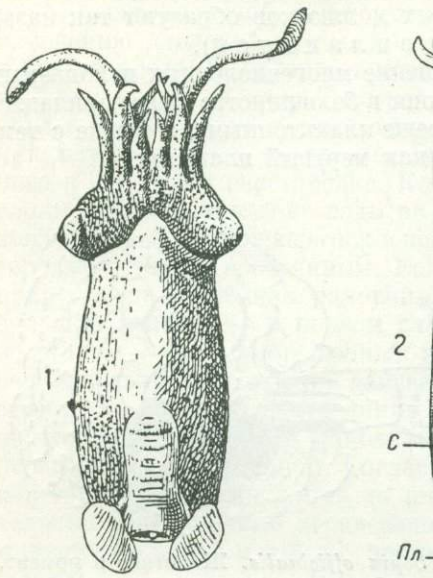



Рис. 397. *Spirula australis*. Женская особь.

*1* — со спинной стороны; *2* — с правого бока; *В* — воронка; *А* — анальное отверстие; *Пч* — отверстие почки; *ПК* — последняя камера; *С* — сифон; *Пл* — плавник. По Абелю.

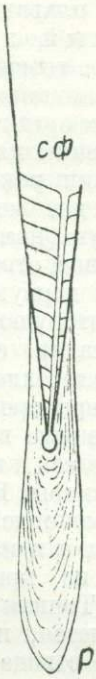



Рис. 398. Схематический продольный разрез *Belemnites*.

*сф* — сифон; *р* — ростр. По М. Павловой.

Рис. 399. Раковина белемнита с брюшной стороны (вверху) и в продольном разрезе (внизу).

*Пр* — проостракум; *фр* — фрагмокон. По М. Дэвису.

для понимания морфологии представителей любой группы этого отряда необходимо знать морфологию раковины белемноидей. Надо заметить, что подотряд *Belemnoidea* в то же время является наиболее важной для палеонтолога и геолога группой внутреннераковинных.

Подотряд *Belemnoidea* (белемноидеи). Относящихся сюда животных нередко называют просто белемнитами, потому что прежде всех их причисляли к одному роду *Belemnites*. Появляются они в триасе, где еще продолжают существовать последние ортоцерасы, которых белемноидеи напоминаютпо своему строению.

Представители рода *Belemnites* в широком смысле слова имеют в начале своего индивидуального развития раковину с перегородками и сифоном,—подобно ортоцерасу. Но уже у очень молодых животных известковая раковина оказывается заключенной внутри быстро растущих мягких частей тела, и в ней можно различать три части (рис. 398): первоначальную перегородчатую часть, которая называется фрагмокон; пластинчатый выступ спинного, верхнего края фрагмокона, так называемый проостракум, и заднюю, более или менее сигаровидную часть, так называемый ростр, в котором имеется коническое углубление для помещения задней части фрагмокона.

Рассмотрим подробнее эти три части раковины.

Фрагмокон (рис. 398 и 399) соответствует всей раковине ортоцераса и имеет форму конуса. На вершине этого конуса имеется начальная «зародышевая» камера в виде пузырька. От нее начинается сифон (рис. 398), который приближен к брюш-

ной стороне фрагмокона. На наружной поверхности фрагмокона видны струйки нарастания. Проостракум, длинный и широкий выступ задней части стенки фрагмокона, очень тонок и редко сохраняется. Связь его с фрагмоконом ясно видна по направлению струек нарастания этого последнего. Форма роста бывает различна: цилиндрическая, коническая или сигарообразная. Задний конец его заострен. Ростр есть обычно единственная сохраняющаяся в ископаемом состоянии часть раковины. Он обладает значительной прочностью. Вследствие этого ростры, вымытые из осадков, в которых они были первоначально погребены, во многих случаях сохраняются во вторичном залегании в породах более позднего возраста, иногда вместе с гальками неорганического происхождения. Ростр состоит из лучеобразно расходящихся игл кальцита, что видно на его поперечном разломе (рис. 400), где заметны и концентрические кольца, указывающие на последовательность нарастания этой части раковины. Альвеола, т. е. ячейка, в которую входит задняя часть фрагмокона, имеет вид конуса, обращенного назад вершиною. У некоторых из древнейших форм из верхнего триаса и нижней юры фрагмокон доходит почти до заднего конца ростра, у большинства же остальных длина ячейки для фрагмокона значительно меньше длины ростра.

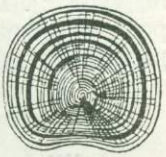


Рис. 400. Поперечный разрез ростра белемнита. По М. Павловой.

Нет сомнения в том, что вся раковина белемнита была внутренней (рис. 401). Об этом прежде всего свидетельствует существование ростра и его концентрическое строение: он мог отлагаться лишь облекавшим его кожным покровом. При индивидуальном развитии белемнита первою по времени образования частью раковины

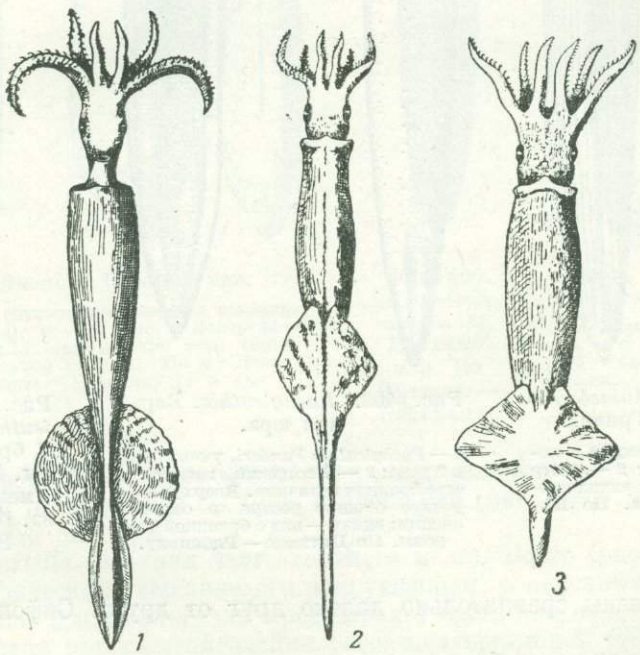



Рис. 401. Реставрация белемнитов.

*1 — Belemnites semihastatus*, верхний доггер; *2 — Cuspiteuthis acuarius*, лейас; *3 — Belemnites spinatus*, доггер. По Абелю.

является начальная камера фрагмокона; затем раковина нарастает вперед, подобно раковине ортоцераса. Сначала мягкое тело помещается целиком в углублении фрагмокона, которое аналогично жилой камере наутилоидей. Но скоро часть мантии начинает облекать молодой фрагмокон и на его поверхности отлагать слои ростра. В пользу внутреннего положения раковины говорят и «отпечатки» кровеносных сосудов, которые у некоторых форм заметны на поверхности ростра. Наконец, в исключительных случаях были находимы белемниты со следами мягкого тела, причем можно было убедиться, что последнее облекало раковину.

Древнейшие белемноидеи, встречающиеся в триасовых отложениях, имеют много общего с теми наутилоидеями, которые группируются вокруг рода *Orthoceras*, и связывают настоящих белемнитов юры и мела с этой древней группой отряда *Nautiloidea*.

Характерным представителем древнейших белемноидей является род *Aulacoceras* (триас). Прямой ростр (рис. 402) покрыт резко выраженными продольными ребрами. Фрагмокон не менее чем в два раза длиннее ростра, очень постепенно расширяющийся кпереди и покрытый тонкими продольными ребрами. Перегородки расположены сравнительно далеко друг от друга. Сифон приближен к брюшной стороне.

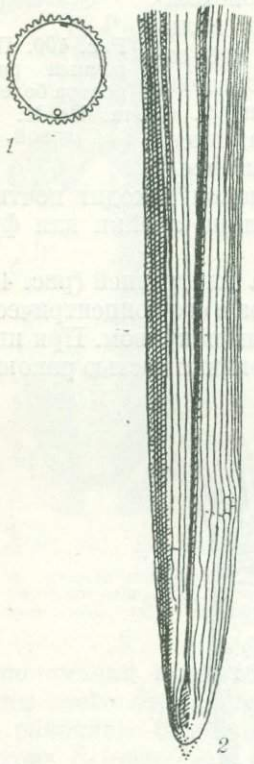



Рис. 402. *Aulacoceras sulcatum*. Триас.

*1* — ячейка (альвеола) в поперечном разрезе; *2* — ростр с левой стороны; видна продольная бороздка. По Бюлову.

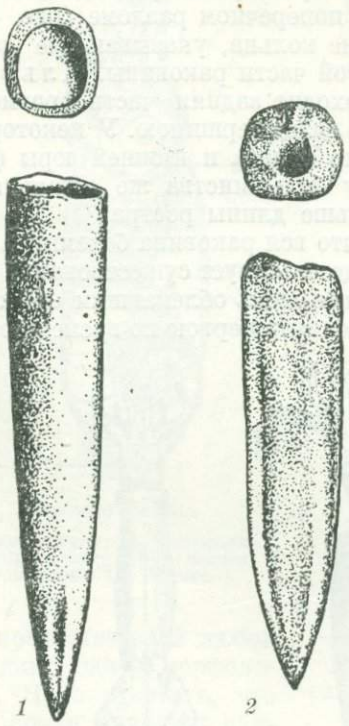



Рис. 403. *Pachyteuthis*. Верхняя юра.

*1* — *Pachyteuthis Panderi*, уменьшено в 2 раза; *2* — *Pachyteuthis russiensis*, естественная величина. Вверху—поперечное сечение ростра в области ячейки; внизу — вид с брюшной стороны. По Циттелю — Рябинину.

Рис. 404. *Cylindroteuthis absoluta*. С брюшной стороны. Верхняя юра. Уменьшено в 2 раза. По Циттелю — Рябинину.

Для различения родов белемнитов имеет немаловажное значение присутствие или отсутствие продольных бороздок на ростре. Особенно часто бывает развита бороздка, проходящая посредине брюшной стороны. У некоторых родов на брюшной стороне ростра имеется срединная щель, рассекающая стенку альвеолы (ячейки для фрагмокона).

К роду *Belemnites* до сих пор часто относят весьма разнообразные формы, которые заслуживают выделения в особые роды. Виды, относимые к роду *Belemnites* в широком смысле слова (нижняя юра — нижний мел), не имеют срединной щели на брюшной стороне.

К числу родов, на которые подразделен теперь род *Belemnites* в широком смысле, относится род *Pachyteuthis* (рис. 403). Под этим родовым названием объединяются верхнеюрские и нижнемеловые виды с коротким толстым ростром, который

несколько уплощен с брюшной стороны. От заднего, заостренного конца ростра на брюшной стороне этого последнего идет срединная бороздка, которая сходит на-нет уже на коротком расстоянии от конца ростра.

Род *Cylindroteuthis* (верхняя юра) характеризуется длинным ростром, который в своей передней части имеет цилиндрическую форму (рис. 404). От заднего конца ростра на брюшной стороне идет вперед срединная бороздка, которая обычно довольно коротка, но у некоторых видов достигает значительной длины.

Кроме этих двух родов, которые еще сравнительно недавно причислялись многими учеными к роду *Belemnites* в широком смысле, рассмотрим еще несколько родов, которые значительно отличаются от только что рассмотренных.

Род *Duvalia* (верхняя юра — нижний мел Средиземноморской области) характеризуется бороздкой, проходящей посредине спинной стороны ростра, и весьма

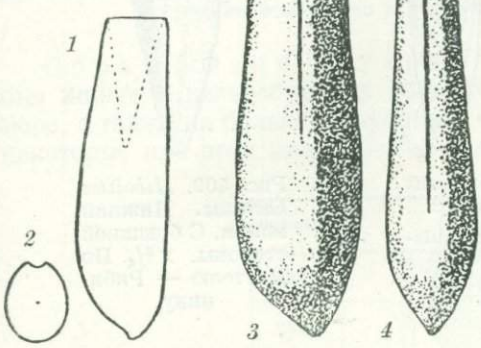



Рис. 405. *Duvalia*. Нижний мел.

*1* — ростр, сбоку (пунктирной линией показана ячейка фрагмокона); *2* — то же, в поперечном сечении; *3* — *Duvalia lata*, нижний мел, сбоку; *4* — то же, со спинной стороны. По М. Дэвису (*1* и *2*) и Циттелю — Рябинину (*3* и *4*).

Рис. 406. *Belemnitella mucronata*. Верхний мел. По Циттелю — Рябинину.

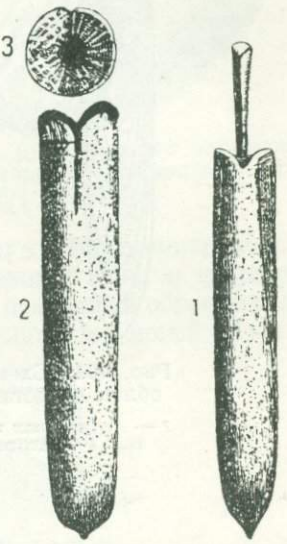



Рис. 407. *Actinocama quadratus*. Верхний мел.

*1* — со спинной стороны; *2* — с брюшной стороны; *3* — сверху. Немного уменьшено. По Циттелю—Рябинину.

своеобразной формой довольно короткого и сильно сжатого с боков ростра, задняя часть которого расширена в срединной плоскости (рис. 405). Брюшная сторона ростра выпуклее спинной.

Род *Belemnitella* (верхняя часть верхнего мела). Ростр (рис. 406) более или менее цилиндрический; вершина его закругленная, с конечным острием в виде короткого шипа. Длина альвеолы представляет треть или половину длины всего ростра. Брюшная стенка этой ячейки рассечена срединной щелью, которая не достигает заднего конца ячейки. На поверхности ростра видны «отпечатки» кровеносных сосудов.

Род *Actinocamax* (верхний мел). Ростр (рис. 407) также цилиндрический, с конечным острием и брюшной щелью, рассекающей стенку ячейки для фрагмокона. Отличается от белемнителлы листоватой и хрупкой передней частью ростра, которая всегда более или менее разрушается, так что сохраняющаяся часть ростра охватывает лишь самую заднюю часть фрагмокона. В связи с этим у некоторых видов этого рода раковина более или менее заострена на своем переднем конце (рис. 408).

Род *Hibolites* (средняя юра — нижняя часть верхнего мела). Ростр (рис. 409) более или менее веретеновидный. Поперечное сечение его в части, лежащей позади альвеолы, более или менее сжато сверху вниз. Имеется брюшная бороздка.

Все другие десятиногие отличаются от белемноидей менее полно развитой раковиной. Ростр совершенно отсутствует или является рудиментарным у подавляющего большинства форм. Более заметный ростр в виде короткого, довольно крупного шипа имели лишь немногие сравнительно примитивные формы из третичных отложений.

Вся раковина уже знакомого нам рода *Spirula* (рис. 397) соответствует фрагмокону белемнита. Ростр у спирулы отсутствует.

У каракатицы (род *Sepia*) в своеобразно изменившейся раковине перегородки сильно сближены и занимают наклонное положение (рис. 410); ростр представляет собой маленький, короткий шип.

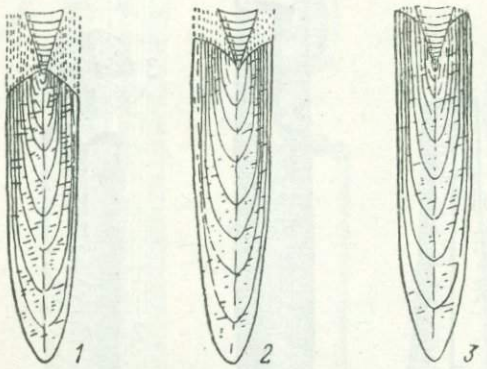



Рис. 408. Схемы, поясняющие обычный облик представителей рода *Actinocamax*.

*1 — Actinocamax verus; 2 — Actinocamax granulatus; 3 — Actinocamax quadratus.* По Крику.

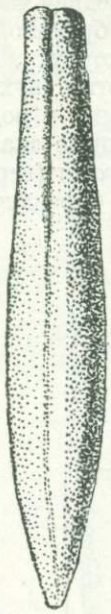


Рис. 409. *Hibolites hastatus*. Нижний мальм. С брюшной стороны. $\times 3/4$. По Циттелю — Рябинину.

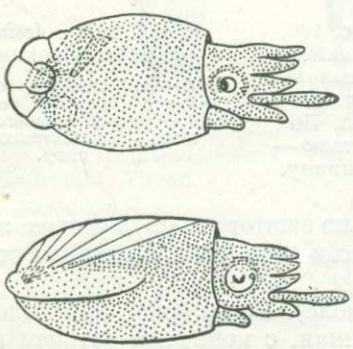


Рис. 410. Схема строения *Spirula* (*1*) и *Sepia* (*2*). По Нэфу.

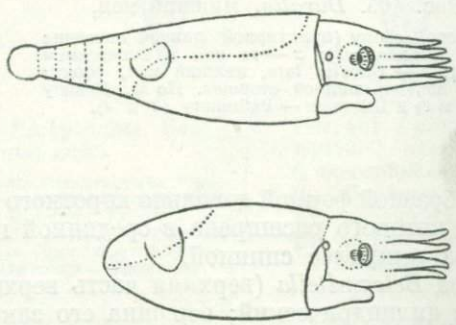


Рис. 411. Морфологические схемы *Decapoda* (десятиногих) и *Octopoda* (восьминогих).

*1* — схема строения *Decapoda*; *2* — схема строения *Octopoda*. У восьминогих во взрослом состоянии имеется не более как пластинковидный рудимент внутренней раковины (положение его намечено пунктирной линией). Явственных остатков фрагмокона у них никогда не бывает. По Нэфу.

У некоторых форм раковина состоит из рогоподобного вещества и не содержит извести.

Отряд *Octopoda* (восьминогие) характеризуется наличием восьми рук (рис. 411), соединенных между собой более или менее широкой кожной перепонкой. Раковина, если она имеется, слабо развита и состоит из органического вещества. У некоторых форм раковины нет.

Своеобразен род *Argonauta* (плиоцен — ныне). У представителей этого роды самка во много раз крупнее самца (рис. 412). У самки концы рук одной пара-

оканчиваются большими лопастевидными расширениями, которые обычно прижаты к двусторонне-симметричной, спирально закрученной тонкостенной раковине. Вещество, из которого построена раковина, выделяется только что упомянутыми двумя руками, и, таким образом, раковина самки *Argonauta* не имеет ничего общего с раковиной других головоногих.

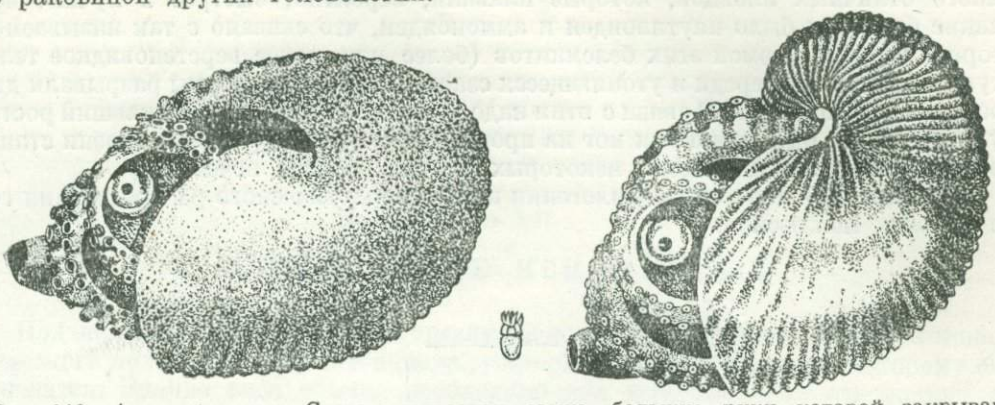


Рис. 412. *Argonauta argo*. Слева — взрослая самка, большие руки которой закрывают раковину. Справа—то же, с большими руками, спрятанными в раковину (для защиты). Посредине изображен в том же масштабе самец. × 1/2. По Нэфу.

Образ жизни внутреннераковинных. Внутреннераковинные живут в разнообразных областях моря: в прибрежной зоне, в открытом море, а также на больших глубинах. Одни из них ведут нектонный образ жизни; некоторые при этом принадлежат к лучшим пловцам нынешних морей. Другие

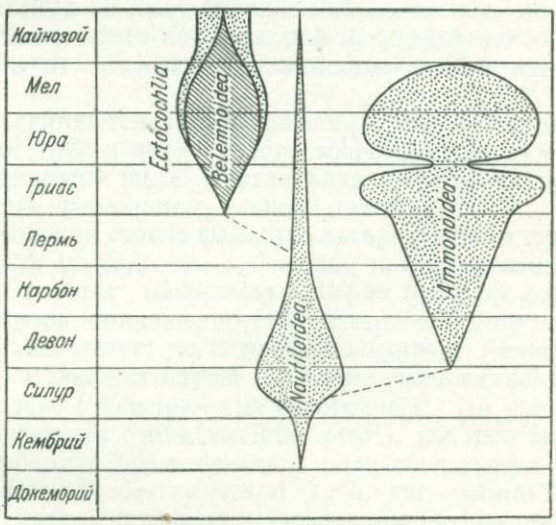



Рис. 413. Схема геохронологического распределения головоногих моллюсков.

ведут планктонный образ жизни. Третьи живут на дне. Имеются формы, у которых вследствие пребывания в слабо освещенных областях моря наблюдается соответственная специализация глаз; один вид, ведущий роющий образ жизни на значительной глубине, совершенно утратил зрение.

Образ жизни важнейших для нас представителей данного подкласса — белемнитов — был предметом специальных исследований, произведенных некоторыми выдающимися палеонтологами. Белемниты, согласно этим исследованиям, были хищниками, подобно ныне живущим представителям рассматриваемого подкласса. Они не были обитателями глубоких слоев моря. Одни из них были нектонными, другие — бентонными; были даже планктонные белемниты. Нектонные обладали

длинным тонким ростром и плавали в горизонтальном положении острием ростра вперед. Ростр служил для прорезания толщи воды при плавании или для продвижения в массе водорослей. Продольные бороздки, наблюдаемые на ростре белемнитов, соответствуют местам прикрепления плавников. Среди белемнитов было много отличных пловцов, которые плавали, вероятно, быстрее и лучше, чем какие бы то ни было наутилоидеи и аммоноидеи, что связано с так называемой торпедовидной формой этих белемнитов (более или менее веретеновидное тело, тупо коническое спереди и утоняющееся сзади). Бентонные формы разрывали дно острием своего ростра. В связи с этим надо думать, что покров, облекавший ростр, у этих форм был тонок; он мог на протяжении индивидуальной жизни становиться кожистым и далее в некоторых случаях совсем исчезал.

На рис. 413 дана схема филогении и геохронологического распределения головоногих моллюсков.

ГЛАВА XII

# ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИСКОПАЕМЫХ

Под определением ископаемого организма подразумевается выяснение таксономического положения этого организма, установление рода и вида, к которому он относится. Знание вида обычно необходимо для использования ископаемых в целях определения возраста пород, их содержащих. Поэтому не только палеонтологу, но и всякому геологу нужно уметь определять виды.

В вводной части этой книги мы говорили уже о различных таксономических единицах, в частности и о виде. О виде говорят часто как о низшей, основной единице систематики организмов; говорят о нем, как о собрании особей, которые так похожи друг на друга, что их можно обозначить одним и тем же именем, или как о совокупности особей, настолько близких друг к другу по своему строению, насколько близки друг к другу дети одних и тех же родителей. Но легко видеть, что подобные определения не дают сколько-нибудь четкого представления ни о содержании, ни об объеме этого понятия; они не указывают никакого критерия для установления степени «близости» или «сходства» особей, относимых к одному виду.

Сходные виды объединяются, как мы знаем, в род, который понимается как совокупность близких друг к другу видов, происходящих от одного и того же более древнего «предкового» вида. Иногда виды делятся на подвиды, которые в палеозоологии чаще называются разновидностями.

После видового названия ставят фамилию автора данного видового названия, а в некоторых случаях полезно, во избежание недоразумений, указывать год установления вида. Примеры: *Globigerina bulloides* d'Orbigny, 1826. Чаще фамилия автора пишется сокращенно, например: *Orbulina universa* d'Orb. Название разновидности следует за видовым названием: *Productus cora* d'Orb. *lineatus* Waagen. В данном случае название разновидности согласовано с родовым названием (слово *Productus* — мужского рода). Но часто после видового названия пишут сокращенно слово varietas (var.), которое значит «разновидность», и с этим латинским словом женского рода согласуется следующее далее название разновидности: *Productus cora* d'Orb. var. *lineata* Waagen.

Для определения видов ископаемых, к сожалению, до сих пор почти нет определителей, подобных тем, которые существуют, например, для определения видов ныне живущих растений. Такие определители содержат таблицы, по которым мы сначала устанавливаем принадлежность данного объекта к одной из высших, более крупных таксономических единиц и затем постепенно уточняем это определение, переходя от отряда к семейству, от семейства к подсемейству, от подсемейства к роду и от рода, наконец, к виду. Пока не созданы подобные палеонтологические определители, нам во всех случаях приходится пользоваться многочисленными книгами и статьями, в которых описаны и изображены ископаемые. Если мы не знаем ни геологической системы, из которой происходят подлежащие определению ископаемые, ни рода, к которому они принадлежат, то мы бываем вынуждены просматривать огромное количество литературных источников. При этом необходимо, конечно, начать с работ, представляющих обширные сводки по тем или иным крупным группам организмов. Наиболее полной справочной книгой на русском

языке для таких случаев являются переработанные «Основы палеонтологии» (Палеозоология) Циттеля.

В большинстве случаев нам удается выяснить определенный и не слишком обширный круг монографий и статей, по которым надо определять имеющиеся у нас окаменелости. При этом нам приходится не только просматривать все рисунки форм более или менее сходных с подлежащими определению ископаемыми, но и читать описания этих форм. Если окажется, что мы недостаточно знакомы с характеристикой группы, к которой относится то или иное ископаемое, то мы должны тщательно и по возможности подробно изучить характеристику и классификацию этой группы и морфологию ее представителей.

При чтении палеонтологической литературы нельзя не заметить, что в различных работах одной и той же таксономической единице, например, одному и тому же виду, нередко даются различные названия. В других случаях приходится убеждаться в том, что под одним и тем же названием (например видовым) различные авторы разумеют разные таксономические единицы. Неопытному читателю трудно решить, какое же название вида (или рода) является правильным. Поэтому при ознакомлении с описаниями тех или иных таксономических единиц животного мира необходимо знание правил зоологической номенклатуры. Мы здесь познакомимся лишь с основами этой номенклатуры. Главное правило зоологической номенклатуры называется законом приоритета и заключается в том, что действительным следует считать то название вида или рода, которое является старейшим. Все более новые названия того же вида или того же рода называются синонимами и должны быть отброшены. Из этого следует, что по правилам зоологической номенклатуры замена одного видового или родового названия другим, вообще говоря, не допускается. Впрочем, иначе и быть не может: если бы каждый из нас менял по своему вкусу существующие названия, могло бы получиться бесчисленное множество подобных названий, и работа по систематике представляла бы невероятные трудности.

Но чем же все-таки объясняются нередкие в литературе случаи, когда одни и те же виды (или роды) по-разному называются различными авторами? Подобные явления зависят от разных причин. Очень часто бывало так, что исследователь, давая название тому или иному виду или роду, просто не знал, что это название было уже применено ранее другим исследователем. Так, Рейсс ввел название *Spaniodon* для одного рода двустворок из миоцена юго-восточной Европы. Но это название было ранее использовано Пикте для одного рода сельдевых рыб из меловых отложений. На этом основании Н. И. Андрусов переименовал название *Spaniodon* Reuss в *Spaniodontella*. Другой пример: в 1875 г. И. Ф. Синцов описал из сарматских отложений Бессарабии один вид под названием *Cardium papyraceum*. Название это следует считать недействительным, так как задолго до Синцова оно было дано Гмелином одному из ныне живущих видов.

В других случаях автор, описывая вид (или род), может не знать, что этот вид (или род) уже описан ранее другим автором под каким-нибудь другим названием. В таких случаях действительным считается лишь первое по времени установления название. Так д'Орбиньи описал в 1826 г. новый род корненожек под названием *Biloculina*, не зная, очевидно, что тот же самый род был описан в 1824 г. Дефрансом под названием *Pyrgo*. По закону приоритета название, данное Дефрансом, должно быть сохранено, а название, позднее предложенное д'Орбиньи, должно быть отброшено как синоним.

Тем же условиям должны удовлетворять и названия разновидностей (подвидов). По закону приоритета имеет силу лишь первое — по времени опубликования — название, а последующие должны быть отброшены как синонимы. Вообще с точки зрения номенклатуры названия подвидов равноценны названиям видов, а названия подродов — названиям родов.

Для того, чтобы новое название, данное тому или иному виду или подвиду, считалось действительным, оно должно быть опубликовано в печати и должно сопровождаться тем или иным описанием или определенной ссылкой на описание. По существу дела необходимо и изображение вводимого вида (или подвида).

Если опубликовано лишь голое название вида, безо всякого описания его, то название это остается недействительным.

Новый род может быть введен и без описания, если дается ссылка на вид, который является типичным для этого рода. Такой типичный вид должен существовать для каждого рода.

Закон приоритета касается лишь названий, введенных согласно двойной номенклатуре, которая была установлена Линнеем в 1758 г. Закон этот не распространяется на названия, которые существовали до указанного года; эти последние не могут считаться действительными с точки зрения двойной номенклатуры.

Кроме того, следует иметь в виду, что номенклатура зоологическая не связана с ботанической; поэтому название животного не может быть отброшено только на том основании, что оно тождественно с названием какого-либо растения.

Однажды опубликованное видовое или родовое название не может уже быть изменено или отброшено даже его автором: в частности, совершенно недопустима замена одного названия другим на основании несоответствия его смысла данной таксономической единице или неудачности его, а тем более на основании неблагозвучия первого названия или по каким-либо эстетическим соображениям. Например, если родовое название указывает на отсутствие зубов у двустворки, которая их имеет, то это не может служить основанием для замены подобного видового названия новым. Вид, названный «плоским», не может быть переименован даже в том случае, если раковины этого вида окажутся не плоскими, а выпуклыми.

Нередко, однако, исследователям приходится разбивать тот или иной вид (или род) на два или несколько новых. В таких случаях первоначальное имя сохраняется за одной из таксономических единиц. Другим же новым единицам (видам или родам) даются новые названия. Если какой-либо вид переносят из того рода, к которому причислял данный вид автор последнего, в другой род, то фамилия автора вида ставится в круглые скобки. Так, Г. Брейди установил вид *Globigerina aequilateralis* H. B. Brady. Значительно позже этот вид был отнесен к роду *Globigerinella* Cushman. Поэтому название этого вида теперь пишется так: *Globigerinella aequilateralis* (H. B. Brady). Надо, впрочем, заметить, что многие ученые не следуют этому правилу и не ставят в подобных случаях фамилию автора вида в скобки.

Иногда исследователи ископаемых приходят в выводу, что несколько видов (или несколько родов) в сущности представляют один вид (или один род). В таких случаях отпадают все названия соответствующих таксономических единиц, кроме одного — самого старого (согласно закону приоритета).

Таксономические единицы выше рода не подчиняются тому категорическому правилу, которое существует для родов, подродов, видов и разновидностей.

Название семейства тех или иных животных образуется присоединением окончания *idae* к основе названия рода, типичного для данного семейства. Примеры: *Spiriferidae* (род *Spirifer*), *Cardiidae* (род *Cardium*). Название подсемейства образуется прибавкой окончания *inae* к основе названия типичного рода. Примеры: *Spiriferinae*, *Cardiinae*.

Заметим, что названия ботанических семейств и подсемейств имеют иные окончания, а именно, — названия громадного большинства семейств оканчиваются на *aceae*, а названия подсемейств на *oideae*.

В работах, которыми приходится пользоваться для определения ископаемых, каждый вид обыкновенно описывается под особым заглавием. Непосредственно под заглавием чаще всего дается указание на рисунки, приведенные тут же, в тексте или, чаще, на особых таблицах, которые прилагаются к данной работе. Затем следует так называемая синонимика, т. е. ссылки на описания того же вида (под тем или иным названием) в ранее опубликованных работах.

*Tapes vitalianus* (d'Orb.).

(Табл. II, рис. 16—27)

1844. *Venus vitalianus*. d'Orbigny. Paléontologie in Hommaire de Hell. т. III, стр. 486, табл. V, рис. 22—25.

1899. *Tapes vitaliana*. Соколов. Слои с *Venus konkensis*, стр. 19, табл. II, рис. 14—21.

1917. *Tapes vitaliana*. Андрусов. Конкский горизонт, стр. 214 и 215, табл. XVII, рис. 70—71.

В каждой ссылке приводятся следующие данные: 1) год опубликования цитируемой работы; 2) название, под которым описана данная форма в этой работе; 3) название самой работы и 4) места в цитируемой работе, где описана и изображена рассматриваемая форма (номера страниц и рисунков).

Из разобранного нами примера явствует, что по автору взятой нами работы данная форма называется *Tapes vitalianus* (d'O r b.), названия же, приведенные в синонимике (*Venus vitalianus* и *Tapes vitaliana*), им отвергаются.

После синонимики следует самое описание вида и сравнение его с более или менее близкими к нему формами. При каждом описании вида обычно даются размеры либо всего ископаемого, либо частей его, чаще всего в миллиметрах для небольших объектов. Например, для раковин пластинчатожаберных обычно даются длина, высота и толщина (рис. 274; горизонтальная прямая указывает длину раковины, а вертикальная — высоту ее), для брюхоногих — высота и

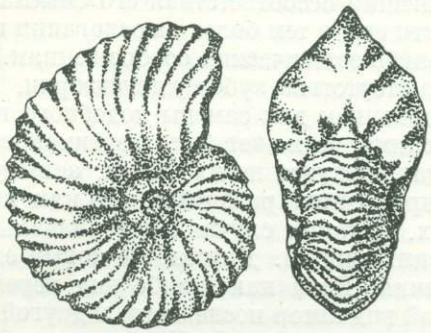


Рис. 414. *Cardioceras rotundatum*. По Никитину.

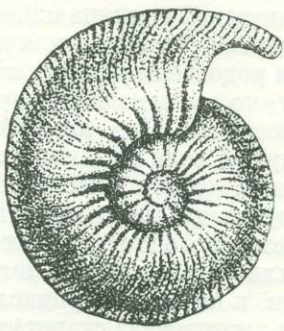


Рис. 415. *Cardioceras tenuicostatum*. По Никитину.

ширина (рис. 289; вертикальная линия показывает высоту, а горизонтальная — толщину). Впрочем, авторы работ обыкновенно указывают, как они производят измерения описываемых ими объектов.

Во многих случаях точно определить вид ископаемого оказывается невозможным (например, при плохой сохранности). В таких случаях нередко даются приблизительные определения. Когда принадлежность к данному виду вероятна, но не достоверна, то между родовым и видовым названиями ставятся буквы cf. (сокращение слова conformis, которое по-латыни значит «похожий»). Примеры: *Aporrhais* cf. *pes-pelecani* L., *Mactra* cf. *Eichwaldi* L a s k. Помещаемый в том же месте символ aff. (affinis, по-латыни — родственный) означает, что определяемая форма близка, но не тождественна данному виду. Примеры: *Cardium* aff. *gracile* P u s c h, *Spirialis* aff. *Andrussovi* K i t t l. Если же невозможно заметить близкие отношения данной окаменелости к тому или иному виду, то приходится ограничиваться определением только до рода, что выражается символом sp., который ставится после названия рода: *Buccinum* sp., *Turritella* sp. (sp.=species, по-латыни — вид).

Чтобы дать читателю некоторое представление о том, как отличают виды одного и того же рода, рассмотрим четыре вида верхнеюрского рода *Cardioceras* (стр. 428, рис. 375, рис. 414 и 415). Среди отличительных признаков этих аммонитов не указаны особенности перегородочной линии, которые очень важны для распознавания больших групп (т. е. родов и более крупных таксономических единиц), но имеют меньшее значение для выделения видов и разновидностей.

Наконец, считаем не лишним особенно предостеречь читателя от ошибок, проистекающих от поспешного определения окаменелостей на основании сходства строения раковин или скелета в случаях так называемой г о м е о м о р ф и и. Сущность гомеоморфии заключается в сходстве, иногда поразительно близком,

двух или нескольких различных форм, принадлежащих к одной и той же группе организмов, но не связанных непосредственно друг с другом филогенетически.

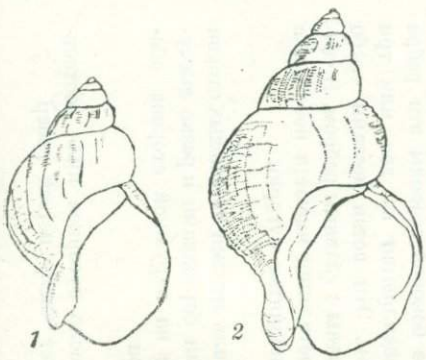
Поскольку такие виды ведут начало от одной группы «предковых форм», от одного «корня», не удивительно, что в результате эволюционного развития в сходных условиях существования они оказываются очень похожими друг на друга. Это тем более естественно, что даже развитие групп, принадлежащих к весьма отдаленным друг от друга ветвям животного мира, иногда, сходных

1 2 3

Рис. 416. Пример гомеоморфии у пластинчатожаберных.

*1* — *Cardium Fittoni*, верхний миоцен; *2* — *Kaladacna Steindachneri*, нижний плиоцен; *3* — *Kaladacna Escheri*, средний плиоцен. Третья форма произошла от второй, а не от первой.

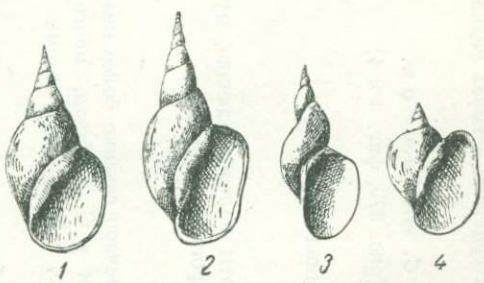
условиях, приводит к наружно похожим формам (так рудисты уподобились одиночным кораллам, стр. 163). Но в последнем случае мы имеем дело с конвергенцией, и сходство остается поверхностным, и похожие виды, относящиеся к отдаленным друг от друга классам, обычно легко распознаются. В случаях же гомеоморфии определение представляет значительные трудности, и опасность ошибок тем более велика, чем ближе друг к другу исходные формы, давшие



1 2

Рис. 417. *Buccinum undatum*. Ныне живущий вид.

*1* — раковина мужской особи; *2* — раковина женской особи. По Дакке.



1 2 3 4

Рис. 418. *Limnaea stagnalis* (ныне живущая форма) из различных водоемов.

*1* — из озер Германии; *2* — из озер с богатой растительностью; *3* — деформированная раковина из стариц Дуная в Вюртенберге; *4* — толстостенная береговая форма из сильно подвижной воды Баденского озера. × 2. По Бухнеру.

начало параллельным линиям развития, которые привели к гомеоморфным видам. В качестве примеров гомеоморфии можно указать хотя бы на знакомых уже нам «грифей» нижней юры и мела (рис. 233), а также на роды *Oxynoticeras* и *Garnieria* из аммонитов (стр. 227, рис. 368 и 369). Еще пример: развитие форм с редкими шиповатыми ребрами среди верхнемиоценовых кардиумов (*Cardium Fittoni*), с одной стороны, и в одном из верхнеплиоценовых подродов этого рода (*Kaladacna Escheri*) — с другой (рис. 416). Каждая из этих форм имеет свою «предковую» линию, свою родословную, и филогения вполне убеждает нас, что виды *C. Fittoni* и *K. Escheri* развились совершенно независимо один от другого.

При определении ископаемых надо остерегаться отнесения к разным видам особей, которые хотя и отличаются друг от друга по каким-либо признакам, но все-же, несомненно, относятся к одному виду. Такую осторожность надо

**Сравнительная характеристика четырех видов рода *Cardioceras* из верхней юры (оксфордский ярус)**

| *C. cordatum* Sow. (рис. 375, фиг. 1 и 2) | *C. vertebrale* Sow. (рис. 375, фиг. 3 и 4) | *C. rotundatum* Nik. (рис. 414) | *C. tenuicostatum* Nik. (рис. 415) |
|---|---|---|---|
| Раковина слабо вздутая, более или менее сжатая с боков. | Раковина вздутая | Раковина вздутая | Раковина более или менее сжатая с боков |
| Пупок довольно широкий | Обороты малообъемлющие, пупок широкий, открытый | Обороты более объемлющие, чем у *C. vertebrale*, пупок более узкий и довольно глубокий | Пупок неширокий |
| Поперечное сечение — вытянутый в высоту овал | Поперечное сечение более низкое, чем у *C. cordatum*, многоугольное, с выпуклыми боками | Поперечное сечение более высокое, чем у *C. vertebrale*, вогнутое по сторонам киля | Поперечное сечение округлоовальное |
| Главные (начинающиеся от пупка) ребра длинные; посредине боковой стороны оборота от каждого из них отходят две, реже три ветви. Иногда между двумя главными ветвями вставляется добавочное ребро. В точке ветвления ребра отгибаются вперед | Ребра более редкие, чем у *C. cordatum*, резко выступающие. Главные ребра слабо наклонены назад. В ближайшей к периферии половине боковой стороны эти ребра расщепляются на две или три ветви. Эти ветви местами слабо связаны с главным ребром. В точке ветвления имеются небольшие приподнятые бугорки | Главные ребра короткие; они представляют собою вытянутые косые бугорки близ границы между наружной и пупковой сторонами; от них отходят по две, реже по три ветви, которые бывают слабо связаны с бугорками. Эти ветви слегка загибаются назад, затем поворачиваются вперед | Ребра тонкие, весьма многочисленные. Главные ребра короткие; кнаружи от них идут пучки тонких ребер, из которых одни являются ветвями главных ребер, а другие — добавочными ребрами, не соединенными с главными |
| Киль резко выдается на наружной стороне оборотов | Киль отделен от боковых сторон двумя бороздками и резко выступает на наружной стороне оборотов | Наружная сторона с килем не обособлена от боковых сторон, являясь их продолжением | Киль резко выдается на наружной стороне оборотов |
| Число бугорков киля соответствует числу ветвей ребер | Число бугорков киля соответствует числу ветвей ребер | Число бугорков киля соответствует числу ветвей ребер | Каждому ребру соответствует килевой бугорок, поэтому киль является мелкобугорчатым |

соблюдать, например, в отношении микросферических и мегасферических особей фораминифер, принадлежащих к одному и тому же виду (стр. 48); признаки, которыми отличаются поколения одного и того же вида, иногда могут быть ошибочно приняты за видовые отличия.

Надо иметь также в виду, что у многих брюхоногих раковины самок отличаются теми или иными признаками от раковин самцов (рис. 417). То же наблюдается и среди пластинчатожаберных (например, у представителей рода *Unio*).

Кроме того, во многих случаях особи одного и того же вида заметно отличаются друг от друга, в зависимости от тех условий, в которых они развивались (см., например, рис. 418, где изображены раковины одного и того же вида *Limnaea*, взятые из различных водоемов).

Далее, надо принимать во внимание также и возрастные изменения, чтобы избежать отнесения к разным видам особей одного вида, отличающихся друг от друга по возрасту. Такие ошибки иногда совершаются, например, при определении аммонитов, у которых, как мы знаем, морфология раковины с возрастом претерпевает значительные изменения (см. стр. 227 и рис. 373, 374, 377).

Приступая к определению ископаемых, мы должны стараться отличать признаки, подобные только что приведенным, от признаков, которые, действительно, имеют таксономическое значение.

ГЛАВА XIII

# ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

Тип членистоногих является одним из обширнейших типов животных и охватывает огромное количество живущих ныне форм (раки, пауки, насекомые и т. д.). Сюда же относятся многочисленные ископаемые формы. Некоторые группы ископаемых членистоногих имеют весьма большое стратиграфическое значение.

Многие из ныне живущих членистоногих являются предметом специальных отраслей зоологии, так как эти членистоногие играют огромную роль для народного хозяйства и для народного здоворья. Нет надобности перечислять все эти группы более или менее полезных и более или менее вредных, с точки зрения человека, членистоногих. Многие из них достаточно знакомы каждому из обыденной жизни (полезные: пчелы, шелкопряды, съедобные раки и т. д.; вредные: различные вредители сельского хозяйства, возбудители и распространители болезней и т. д.). Но, несмотря на огромное распространение различных членистоногих в настоящее время, мы здесь сосредоточим наше внимание на очень немногих группах, имеющих исключительно выдающееся значение для исторической геологии.

Членистоногие обычно двусторонне-симметричны, и лишь ничтожное меньшинство их утратило двустороннюю симметрию. Тело членистоногих обычно заключено в твердый хитиновый, иногда обизвествленный панцырь. Этот панцырь, являющийся внешним скелетом, выделяется всей поверхностью тела. Он защищает животное, а кроме того, служит для прикрепления мускулов. Заметим, что наличие защитного наружного панцыря было условием, облегчавшим переход от водного образа жизни к наземному. Действительно, эволюционная история членистоногих показывает, что представители различных групп с большим успехом приспособлялись к жизни на суше; среди таких наземных групп членистоногих особенно важное место принадлежит насекомым.

Для членистоногих характерна членистость тела, т. е. деление его на сегменты, расположенные в ряд и более или менее похожие друг на друга по своему строению. Из всех прочих беспозвоночных только кольчатые черви обладают не менее развитой членистостью тела. У многих высокоорганизованных членистоногих некоторые сегменты, срастаясь, образуют хорошо различимые отделы тела: голову, грудь и брюшко. В некоторых случаях процесс такого слияния шел дальше, — вместо первых двух отделов возникала г о л о в о г р у д ь.

Далее, как это указывает самое название типа, членистоногие обладают настоящими конечностями, состоящими из члеников и служащими для передвижения тела; многие, а нередко даже все, членики тела несут по одной паре конечностей. И у кольчатых червей бывают конечности, но эти конечности, имеющие вид нерасчлененных выступов тела, резко отличаются от членистых конечностей членистоногих. Конечности у членистоногих служат не только в качестве органов передвижения по твердому субстрату; у тех или иных форм они могут нести функции плавания, хватания, дыхания, жевания, откладывания яиц или быть носителями органов чувств.

Членистоногие имеют хорошо развитую нервную систему. Из органов чувств особого внимания заслуживают глаза, имеющиеся у всех почти членистоногих:

лишь в сравнительно немногих случаях глаза отсутствуют, что обычно может быть без труда объяснено редукцией и исчезновением этих органов в связи с приспособлением к такому образу жизни, при котором они становятся излишними. Глаза бывают либо простые, т. е. имеющие по одному хрусталику, либо сложные, т. е. имеющие множество хрусталиков и по существу состоящие из многочисленных маленьких глазков.

Большое разнообразие наблюдается в строении органов дыхания. Многие членистоногие имеют жаберное дыхание, другие дышат легкими, третьи — так называемыми трахеями, которые представляют собою тонкие, длинные разветвленные трубочки, содержащие воздух.

Одно явление чрезвычайно характерно для членистоногих — линька. Заключенное в твердой панцырь тело членистоногого не могло бы развиваться и расти, если бы оно не сбрасывало периодически этого панцыря. Только в короткие промежутки времени, наступающие непосредственно после сбрасывания панцыря, т. е. после линьки, животное может расти. Оно сохраняет эту способность до тех пор, пока новая наружная оболочка тела не затвердеет и не превратится в новый твердый панцырь.

Значительное сходство между примитивными членистоногими и кольчатыми червями делает весьма вероятным происхождение рассматриваемого типа от каких-то древнейших докембрийских кольчатых червей. Тип членистоногих может быть подразделен на следующие классы; 1) *Trilobitae* (трилобиты), 2) *Crustacea* (ракообразные), 3) *Arachnomorpha* (паукообразные), 4) *Protracheata* (первичнотрахейные), 5) *Myriapoda* (многоножки) и 6) *Insecta* (насекомые).

## Класс Trilobitae (трилобиты)

Трилобиты представляют в одно и то же время и самую примитивную и самую важную для геолога группу членистоногих.

С важнейшими чертами строения трилобитов мы познакомимся на примере рода *Triarthrus*. Палеонтологам удалось очень подробно изучить строение одного из представителей этого рода по прекрасно сохранившимся образцам из нижнесилурийских отложений Северной Америки (рис. 419).

Панцырь трилобита может быть разделен на верхнюю — спинную часть и на нижнюю — брюшную. Спинная часть панцыря довольно толста и прочна (рис. 419[1]); обычно только она и сохраняется при благоприятных условиях в ископаемом состоянии, тогда как брюшная часть очень нежна и потому сохраняется в породах чрезвычайно редко (рис. 419[2]). Мы начнем описание строения со спинной стороны. Здесь панцырь может быть подразделен на три части: переднюю часть, или головной щит, среднюю, или туловищный щит, и заднюю, или хвостовой щит. От переднего конца тела к заднему тянется срединная, осевая часть, которая более или менее выпукла. Справа и слева от осевой части лежат боковые части, которые обособлены от осевой явственными продольными бороздками. Таким образом панцырь оказывается разделенным на три части: одну среднюю, осевую, и две боковые. Такое подразделение панцыря характерно для всего класса *Trilobitae*; этим-то и объясняется название трилобитов (trilobos по-гречески—трехчленный). Рассматривая панцырь трилобита, мы убеждаемся в том, что тело делится на членики. Головной щит обнаруживает некоторые признаки подразделения на членики лишь в своей осевой части. Эта осевая часть головного щита называется глабеллой. Глабелла отделена от боковых частей головного щита продольными бороздками. Она делится поперечными боковыми бороздками на лопасти, которые и представляют собой остаток членистости. Средняя часть глабеллы не пересекается этими бороздками и остается совершенно гладкой. Только задняя полоса глабеллы, непосредственно прилегающая к туловищному щиту, четко обособляется от всей остальной глабеллы поперечной бороздкой и, таким образом, сильно напоминает те членики, из которых состоит туловищный щит. Но этот задний членик головного щита неподвижно сросся с расположенной впереди него частью этого щита.

Таким образом, мы видим, что членики головного щита утратили свою самостоятельность, слились в единое образование, которое, правда, сохранило определенные следы членистости. Боковые части головного щита, лежащие по обе стороны от глабеллы, называются щ е к а м и. Углы, образованные боковыми краями и задним краем щек, называются щ е ч н ы м и у г л а м и. Каждая щека делится на две части так называемым л и ц е в ы м ш в о м, т. е. более или менее углубленной узкой бороздкой, которая начинается у описываемого трилобита на заднем краю головного щита, у самого щечного угла. Отсюда лицевой шов идет вперед, к глазам, огибает их с внутренней стороны и далее до-

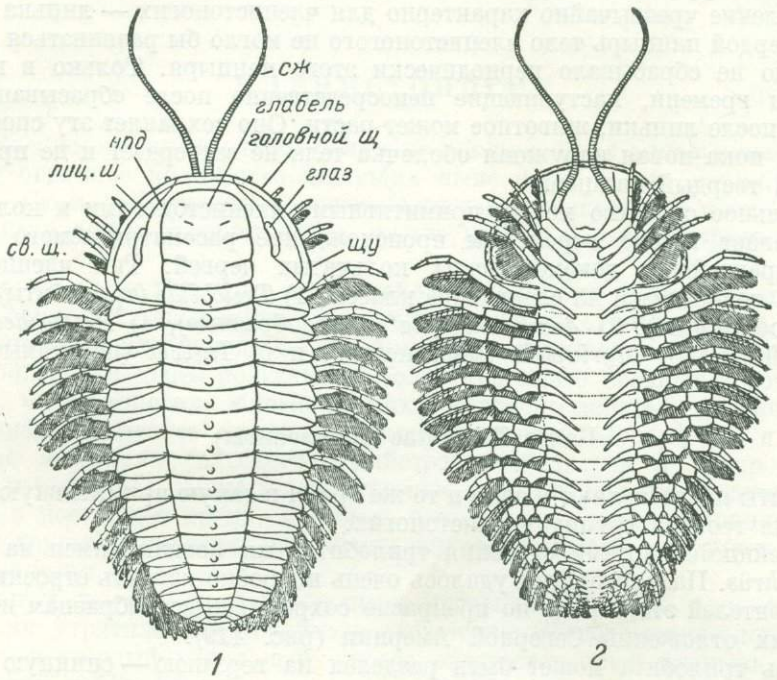



Рис. 419. *Triarthrus becki.*

*1* — вид сверху; *Сж* — сяжки; *Глаз* — глаза; *Нпд* — неподвижная щека; *Лиц. ш* — лицевой шов; *Св. щ* — свободная, подвижная щека; *Головной щ* — головной щит; *щу* — щечный угол; *2* — вид снизу. Впереди по обе стороны от «верхней губы» видны длинные сяжки. За «верхней губой» изображена маленькая «нижняя губа». Между обеими «губами» находится рот (ср. с рис. 421). По Бичеру.

стигает переднего края головного щита. Та часть щеки, которая прилегает к глабелле, называется н е п о д в и ж н о й щ е к о й; та же часть щеки, которая лежит кнаружи от лицевого шва, называется с в о б о д н о й, или п о д в и ж н о й, щ е к о й. Это последнее название не должно давать повод думать, что подвижные щеки были, действительно, подвижными при жизни животного, но их соединение с остальный частью головного щита вдоль лицевого шва было менее прочным, чем соединение других отдельных элементов головного щита. Поэтому-то после смерти животного головной щит нередко распадался по лицевому шву, и в подобных случаях в ископаемом состоянии сохранялись разъединенные части головного щита.

Какое же значение мог иметь этот лицевой шов, столь характерный не только для рассматриваемого рода, но и для трилобитов вообще? Этот шов есть линия, вдоль которой щит делился при линьке.

Когда совершалась линька, глаза раньше других частей тела освобождались от спадавшего покрова, а это являлось несомненной выгодой для животного в момент жизни, который мы с полным правом можем назвать критическим. Таким образом, лицевой шов является, повидимому, образованием, приспособленным к линьке: будучи линией естественного и легкого разделения головного щита, он облегчает его линьку, и в первую очередь линьку глаза, который у три-

лобитов обычно покрыт сплошной роговой оболочкой, а эта последняя, конечно, подлежит линьке.

Туловищный щит трилобита состоит из подвижно соединенных друг с другом члеников. Число таких члеников у различных трилобитов колеблется от двух до сорока и более. У рассматриваемого нами вида, изображенного на рис. 419, этих члеников 14. Каждый членик имеет среднюю, осевую, часть и две боковые (плевры).

Наконец, хвостовой щит представляет собой единое образование, состоящее из неподвижно соединенных члеников. Этим хвостовой щит отличается от туловища и сходен с головным щитом.

Мы познакомились в общих чертах с верхней стороной панцыря нашего трилобита. Мы должны помнить, что в подавляющем большинстве случаев сохранность окаменелостей позволяет нам изучить только эту сторону; поэтому весьма важно уметь разбираться в деталях строения спинной стороны панцыря и подмечать здесь особенности, свойственные различным представителям этой важной группы.

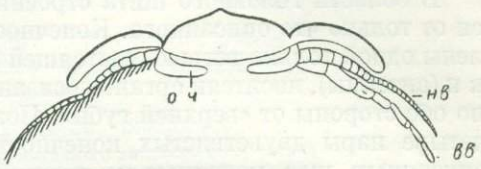



Рис. 420. Поперечный разрез туловища трилобита (схема).

*о. ч.*— основная часть ноги; *н. в.* — наружная ветвь; *в. в* — внутренняя ветвь. Слева изображена наружная ветвь (на ней видны волоски, которые не показаны на наружной ветви правой ноги). По М. Дэвису.

Познакомимся теперь с важнейшими особенностями нижней стороны тела и с прикрепленными к ней конечностями. Для этого нам нужно изучить рис. 419[2], изображающий нижнюю сторону триартруса, рис. 420, представляющий схематический поперечный разрез тела того же вида, и рис. 421, где мы имеем схематический продольный разрез трилобита. Последний рисунок изображает трилобита, несколько отличающегося по деталям своего строения (например, по числу члеников туловища) от нашего вида, но он поможет нам представить себе некоторые основные черты строения трилобита вообще и нашего вида в частности. Жирная черная линия изображает здесь твердый наружный панцырь трилобита. Мы видим, что этот твердый панцырь тянется от переднего конца трилобита к его заднему концу, а кроме того, несколько подворачивается вниз как у переднего конца, так и у заднего. Остальная часть нижней поверхности тела изображена тонкой линией; это указывает на то, что здесь покров тела остается тонким и нетвердым. На рис. 421 в передней части нижней стороны, за передним концом головы мы видим хитиновую пластинку, которая иногда именуется верхней губой. Эта «верхняя губа» изображена на рис. 419[2]. Она расположена, как мы видим, на нижней, брюшной, стороне тела. Непосредственно за этой пластинкой помещается рот, а за последним — «нижняя губа». Следует заметить, что палеонтологам удалось восстановить строение пищеварительного канала некоторых трилобитов по очень удачным находкам экземпляров, где пищеварительный канал был заполнен илом, который впоследствии затвердел и образовал как бы внутреннее ядро пищеварительных органов. На нашей схеме (рис. 421) мы видим, что рот открывается в короткий пищевод, который расширяется в желудок, расположенный в пределах головного щита. Кзади желудок открывается в тонкую длинную кишку, которая заканчивается анальным отверстием в области задней части хвостового щита.

Рис. 421. Схематический продольный разрез трилобита.

Верхняя часть панцыря показана жирной линией. Пищеварительный канал покрыт точками. На нижней стороне жирной линией показана: впереди (слева на рисунке) — «верхняя губа», за нею — рот, а за ртом — маленькая «нижняя губа». Из Берри.

На рис. 419[2], изображающем нижнюю сторону нашего трилобита, мы видим все его конечности. Как правило, каждый членик тела имеет по паре конечностей.

Как устроены эти конечности? На рис. 420 мы видим поперечный разрез одного из туловищных члеников и прикрепленные к этому членику конечности. Каждая конечность состоит из основной части и двух ветвей — наружной и внутренней. Таким образом, конечность трилобита является двуветвистой, или, как иногда говорят, расщепленной, а это, между прочим, наблюдается и у ракообразных. Основная часть конечности прикреплена к членику у самого края осевой части членика — на границе между осевой и боковой частями последнего. Далее эта основная часть продолжается в виде отростка в направлении срединной линии нижней стороны членика. Наружная ветвь усажена длинными плоскими волосками. Такое строение наружной ветви указывает на то, что она является плавательной. Внутренняя ветвь служила для хождения по дну.

В области головного щита строение конечностей более или менее отклоняется от только что описанного. Конечности первой, самой передней пары, представлены одной только ветвью, состоящей из многочисленных члеников; это — с я ж к и (антенны), носители органов осязания, расположенные, как видно на рис. 419[2], по обе стороны от «верхней губы». Позади сяжков расположены, одна за другой, четыре пары двуветвистых конечностей, которые по своему строению подобны описанным уже конечностям члеников туловища. Таким образом, в области головного щита имеется пять пар конечностей. Если принять во внимание, что каждый членик, вообще говоря, имеет по паре конечностей, то можно думать, что головной щит образовался слиянием не менее как пяти члеников. Это предположение подтверждается тем фактом, что поперечные боковые бороздки глабеллы нашего трилобита намечают ее деление на пять частей. Надо заметить, что основные части конечностей области головного щита имеют характерные особенности: направленные в сторону срединной линии отростки этих основных частей (рис. 420) уплощены и перекрывают друг друга наподобие черепицы (рис. 419[2]). Отростки эти функционировали как челюсти и размельчали пищу перед поступлением ее в рот.

Таким образом, конечности триартруса служили для хождения, плавания, захватывания и размельчения пищи, а первая пара — для восприятия ощущений. Кроме того, они, повидимому, служили и для дыхания: этому благоприятствовало, с одной стороны, то, что наружные ветви их, усаженные волосками, имели обширную поверхность, покрытую тонкой кожицей, а с другой стороны, то, что работа этих ветвей обеспечивает постоянное быстрое движение воды.

Направления эволюции и подразделение трилобитов. Изучение огромного количества видов трилобитов позволило палеонтологам наметить некоторые закономерности в эволюции этой обширной палеозойской группы ракообразных.

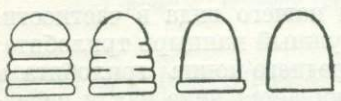


Рис. 422. Схема, поясняющая исчезновение поперечных бороздок глабели у трилобитов. Слева — примитивное состояние: пять поперечных бороздок, пересекающих всю глабель. У некоторых трилобитов совершенно исчезают следы каких-либо поперечных бороздок, и глабелла становится совершенно гладкой (крайний правый рисунок). По Суиннертону.

Головной щит трилобита образовался, как мы уже отмечали, вследствие слияния нескольких передних члеников тела; этот процесс завершился еще в докембрийские времена. Признаки членистости заметны на глабелле лучше, чем на других частях головного щита. Иногда от одного бока глабеллы к другому идут четыре поперечные бороздки, делящие глабеллу на пять частей, которые соответствуют пяти слившимся членикам головного щита (рис. 422). В процессе эволюции отдельных ветвей класса трилобитов наблюдается ослабление, а затем и исчезновение следов членистости глабеллы. В результате этого процесса глабелла некоторых трилобитов стала совершенно гладкой. Некоторые основные этапы этого развития показаны на рис. 422.

Нам уже известна роль лицевого шва и его положение по отношению к глазам. Замечателен тот факт, что наиболее примитивные трилобиты не имеют лицевого шва. Большинство же трилобитов имеет лицевой шов. По положению задней части этого шва, лежащей за глазом, эти последние трилобиты делятся на две группы. У трилобитов одной группы эта задняя часть шва пересекает

задний край головного щита. Эта группа называется *Opisthoparia* (заднещечные). У представителей второй группы задняя, расположенная за глазом, часть лицевого шва пересекает боковой край головного щита впереди от щечного угла. Эта вторая группа получила название *Proparia* (переднещечные). Эти отношения видны на рис. 423. На рис. 423[1] изображен головной щит трилобита, у которого лицевого шва нет вовсе; на рис. 423 [2] — головной щит заднещечного трилобита, а на рис. 423[3] — переднещечного. Группы *Opisthoparia* и

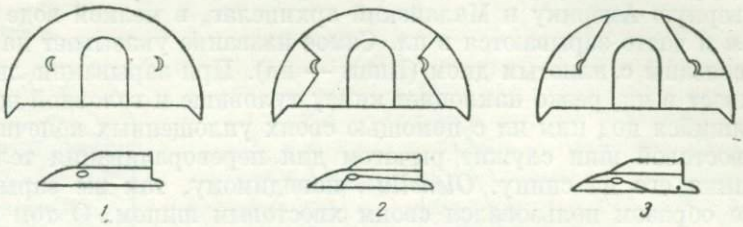



Рис. 423. Схемы головных щитов трилобитов.

*1* — схема головного щита трилобита, не имеющего лицевого шва, сверху и сбоку; *2* — схема головного щита заднещечного трилобита, сверху и сбоку; *3* — схема головного щита переднещечного трилобита сверху и сбоку.

*Proparia* развились, повидимому, совершенно независимо друг от друга из древнейших трилобитов, лишенных лицевого шва; поэтому положение задней части лицевого шва является весьма важным признаком, лежащим в основании классификации трилобитов.

Следует отметить также процесс эволюции хвостового щита. У наиболее примитивных трилобитов не было особого хвостового щита, так как все членики тела до последнего оставались свободными, подвижно сочлененными друг с другом. В процессе эволюции членики задней части становятся неподвижно соединенными друг с другом, образуя хвостовой щит. Хвостовой щит одних трилобитов остается маленьким в сравнении с размерами головного щита и туловища, у других же он достигает значительных размеров; иногда он равен по величине головному.

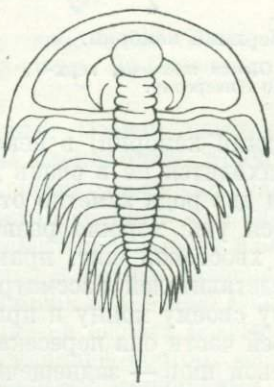


Рис. 424. *Olenellus*. Нижний кембрий. По Ниверсону.

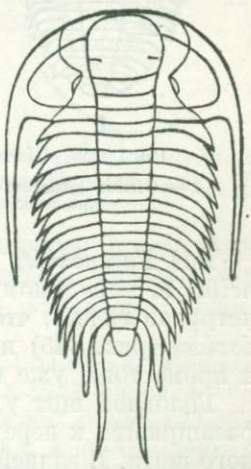


Рис. 425. *Paradoxides davidis*. Средний кембрий. Уменьшено в 6 раз. По Ниверсону.

Рассмотренный род *Triarthrus* принадлежит к группе заднещечных. Теперь мы ознакомимся с некоторыми другими родами, имеющими большое значение для исторической геологии, причем начнем с одного из древнейших и примитивнейших родов трилобитов, лишенных лицевого шва, — *Olenellus*.

Род *Olenellus* (рис. 424) известен из нижнекембрийских отложений Европы и Северной Америки. Глабелла делится поперечными бороздками на пять частей, соответствующих членикам. Большие полулунные глаза сильно приближены к глабелле. Лицевой шов отсутствует. Щечные углы и концы боковых частей туловищных члеников вытянуты в шипы. Всего имеется четырнадцать туловищных члеников. Третий из них шире остальных, и бока его обычно вытянуты в более длинные шипы, чем другие. На месте пятнадцатого членика туловища имеется большой мощный шип. Хвостового щита совершенно нет.

Описанное строение данного рода позволяет подойти к вопросу об экологических особенностях этого трилобита. Тело его напоминает тело нынешнего рода *Limulus*, относимого к так называемым ракоскорпионам (рис. 458). Дейст-

вительно, в обоих случаях мы видим полукруглый, твердый головной щит с глазами, приближенными к продольной оси животного и отдаленными от краев головного щита, более или менее треугольную форму всего остального тела и длинный хвостовой шип. Это наружное сходство животных, относящихся к различным классам, является, очевидно, примером конвергенции и объясняется сходством образа жизни этих организмов. Поэтому-то знакомство с образом жизни современных лимулусов поможет нам подойти к разгадке экологии нижнекембрийских оленеллусов. Лимулусы живут в морях, омывающих дальневосточные страны, Северную Америку и Малайский архипелаг, в мелкой воде на глубине от 3 до 12 *м* и часто зарываются в ил. Самое название указывает на то, что эти животные связаны с илистым дном (limus — ил). При зарывании лимулус вонзает свой хвост в ил, резко наклоняет книзу туловище и головной щит и выгребает находящийся под ним ил с помощью своих уплощенных конечностей. Кроме того, хвостовой шип служит рычагом для переворачивания тела в случае опрокидывания его на спину. *Olenellus*, повидимому, так же зарывался в ил и таким же образом пользовался своим хвостовым шипом. О том же говорит и положение глаз, которые приближены к оси и отдалены от краев (чтобы быть вне ила).

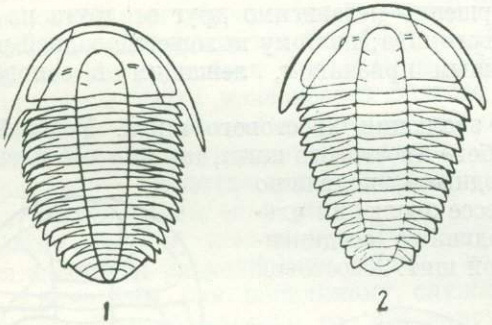



Рис. 426. *Olenus*. Верхний кембрий.

*1 — Olenus gibbosus; 2 — Olenus micrurus*, верхний кембрий. По Ниверсону.

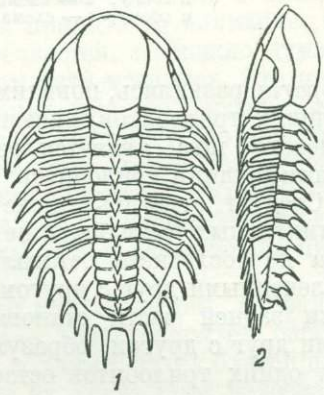



Рис. 427. *Dorypyge Lakei*. Средний кембрий. × 3. По Цителю — Рябинину.

Род *Paradoxides* (средний кембрий) в некоторых отношениях похож на *Olenellus* и, повидимому, находится не в очень далеком родстве с ним. Но все же нетрудно видеть, что эти два рода заметно отличаются один от другого: у *Paradoxides* (рис. 425) имеется уже хорошо развитый лицевой шов, глаза меньше, а кроме того, уже есть хвостовой щит, правда, небольшой.

Головной щит у представителей рассматриваемого рода большой. Глабелла расширяется к переднему своему концу и приближена к переднему краю головного щита. В задней своей части она пересекается тремя непрерывными поперечными бороздками. Лицевой шов — заднещечного типа. От каждого из щечных углов назад тянется длинный шип. Туловище длинное, состоящее из многочисленных (17—23) члеников. Концы боковых частей туловищных члеников тоже вытянуты в шипы, причем шипы задних туловищных члеников длиннее, чем шипы передних. Шипы последнего туловищного членика у некоторых видов весьма длинные и выдаются далеко назад от заднего конца хвостового членика. Хвостовой щит маленький. Парадоксидесы — крупные трилобиты. Некоторые представители рода достигают весьма значительной для трилобита величины (почти 0,5 *м* в длину).

Род *Olenus* (верхний кембрий) тоже несколько напоминает *Olenellus*, но легко отличается от последнего прежде всего присутствием явственного лицевого шва заднещечного типа (рис. 426). Головной щит широкий. Глаза маленькие. Свободные щеки приблизительно такой же величины, как и неподвижные. Глабелла с поперечными бороздками. От ее передней части к передним концам глаз тянутся прямые валики. Щечные углы вытянуты в шипы. Туловище состоит

из 12—15 узких члеников, которые на концах заострены и отогнуты назад. Хвостовой щит маленький; в нем явственно отграничена осевая часть.

Род *Dorypyge* (средний кембрий) имеет довольно большой головной щит с выпуклой гладкой глабеллой, которая близко подходит к переднему краю головного щита, и здесь несколько сужается (рис. 427). По характеру лицевого шва этот род принадлежит также к заднещечным. Имеется поперечная бороздка, отграничивающая спереди заднюю полосу головного щита, соответствующую последнему из сегментов, вошедших в состав головного щита. Имеются щечные

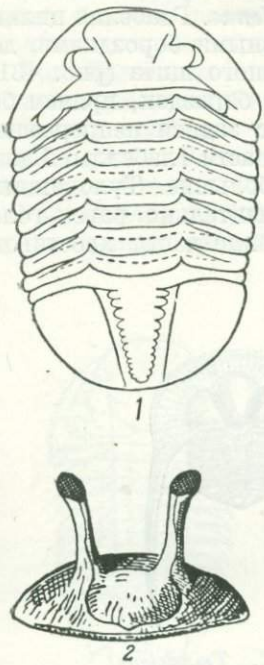


Рис. 428. *Asaphus*. Нижний силур.

*1* — *Asaphus expansus*, немного уменьшено; *2* — *Asaphus kowalewskyi*, нижний силур. Головной щит спереди. Видны высокие стебельки, на которых находятся глаза. По Геккеру (*1*) и Абелю (*2*).

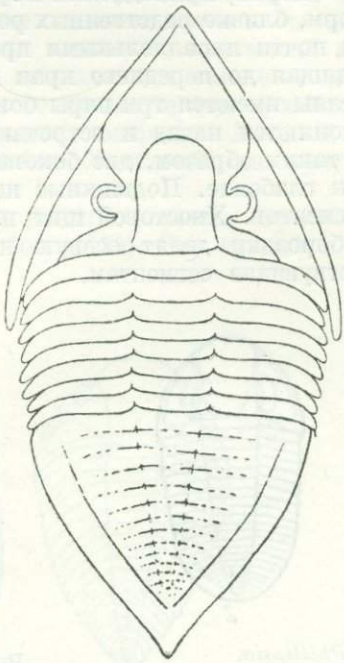


Рис. 429. *Megalaspsis limbata*. Нижний силур. По Геккеру.

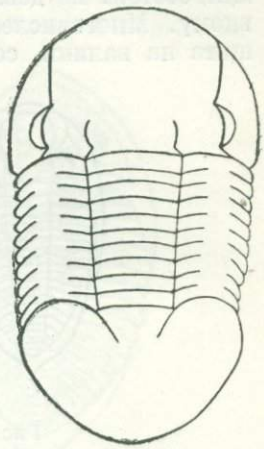


Рис. 430. *Illaenus Esmarcki*. Нижний силур. По Геккеру.

остроконечия. Осевая часть хвостового щита сохраняет следы членистости, причем каждый из слившихся сегментов несет здесь по одному срединному шипу. Края хвостового щита с шипами.

Род *Asaphus* (рис. 428), представители которого известны из нижнего силура Европы, Азии и Америки, относится к группе заднещечных трилобитов. Головной и хвостовой щиты почти одинаковой величины. Глабелла выпуклая, гладкая, без следов членистости. Глаза сидят на особых возвышениях, а иногда даже на высоких стебельках (рис. 428[2]). Туловище состоит из восьми члеников. Осевая часть хвостового щитка с явственными признаками членистости (поперечные бороздки), на боковых же частях хвостового щита эти поперечные бороздки слабо намечены.

Род *Megalaspis* (нижний силур) довольно близок к азафусу и характеризуется (рис. 429) тем, что передняя часть головного щита вытянута и копьевидно заострена, а щечные углы образуют довольно длинные остроконечия. Таким образом, головной щит имеет как бы трехлучевую форму. Лицевые швы подходят к переднему концу головного щита, где они соединяются на большом расстоянии от глабеллы. Глабелла маленькая. На хвостовом щите имеется плоская краевая полоса, обособленная от остальной части его наружной поверхности. Он часто также заостряется на своем дистальном конце.

Род *Illaenus* (рис. 430) часто встречается в нижнем и верхнем силуре Европы, Азии и Северной Америки. Этот род также принадлежит к группе заднещечных. Головной и хвостовой щиты приблизительно одинаковых размеров. Глабелла

неясно отграничена и гладка: она совершенно лишена признаков членистости. Число туловищных члеников равно десяти. В хвостовом щите осевая часть также не вполне отграничена от боковых и лишена следов членистости.

Представители трех последних родов, повидимому, также зарывались в ил. К такому зарыванию была приспособлена гладкая поверхность головного щита. Возможно, что в то время, как все тело погружалось в ил, более или менее высоко стоящие глаза возвышались над поверхностью последнего, и, таким образом, животные могли выслеживать добычу, оставаясь скрытыми в осадках дна.

Род *Phillipsia* (карбон — пермь) принадлежит к группе, которая, быть может, происходит от одной из форм, близко родственных роду *Olenus*. Глабелла цилиндрическая, отграниченная почти параллельными продольными бороздками, доходящая или почти доходящая до переднего края головного щита (рис. 431). На задней половине глабеллы имеются три пары боковых бороздок, причем бороздки задней пары отклоняются назад и встречаются с задней непрерывной бороздкой, отграничивая, таким образом, две боковые лопасти глабеллы. Глаза длинные, приближенные к глабелле. Подвижные щеки большие. Туловищный щит состоит из девяти сегментов. Хвостовой щит приблизительно равен головному. Многочисленные бороздки делят осевую и боковые части хвостового щита на валики, соответствующие сегментам.

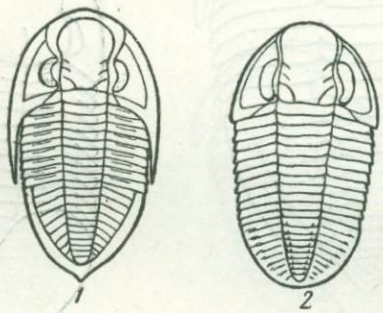



Рис. 431. *Phillipsia*.
*1* — *Phillipsia Eichwaldi*, нижний карбон; *2* — *Phillipsia derbiensis*, нижний карбон. По Ниверсону.

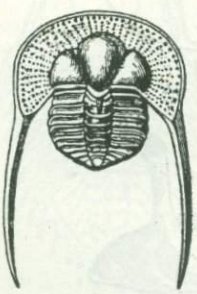


Рис. 432. *Trinucleus Goldfussi*. Нижний силур. По Циттелю.

Род *Trinucleus* (рис. 432) хорошо известен из нижнего силура Европы и Америки. Сюда относятся своеобразно специализированные формы, лишенные лицевого шва и глаз. Головной щит гораздо больше, чем хвостовой. Впереди глабеллы и прилегающих к ней выпуклых боковых лопастей головного щита лежит широкая плоская кайма, покрытая многочисленными мелкими ямками. У каждого из щечных углов эта кайма вытягивается с каждой стороны в длинные тонкие щечные шипы. Глабелла иногда сохраняет слабые следы членистости. Туловище состоит из шести члеников. Хвостовой щит явственно членист.

Тринуклеусы были слепы, но некоторые близкие к ним трилобиты имели глаза и лицевой шов заднещечного типа. Это указывает на то, что тринуклеусы являются лишь своеобразно специализированными представителями заднещечных. Потеря глаз связана, очевидно, с приспособлением к жизни в иле. Для животных, приспособленных к роющему образу жизни и постоянному пребыванию в иле, глаза совершенно излишни даже в том случае, если эти животные населяют неглубокие области моря. С исчезновением глаз процесс линьки упростился, и лицевой шов стал тоже излишним. Наоборот, для прочности головного щита при роющем образе жизни было целесообразно уничтожение лицевого шва, как линии слабости. Поэтому-то, повидимому, шов этот исчез, и головной щит, форма которого у тринуклеуса вполне подходяща для зарывания в ил, превратился в единое неразрывное образование. Наружная кайма головного щита значительно расширилась и приобрела, как полагают некоторые исследователи, высокую чувствительность, успешно заменившую, таким образом, утраченное зрение.

Род *Cheirurus* (рис. 433), встречающийся в силурийских и девонских отложениях Европы и Америки, может служить примером переднещечных трилобитов. Широкая глабелла имеет три пары боковых бороздок и одну непрерывную заднюю поперечную бороздку. Бороздки третьей спереди пары настолько отклоняются назад, что встречаются с задней непрерывной бороздкой. Таким образом, впереди задней бороздки обособляются две небольшие лопасти в боковых частях глабеллы. Передняя часть лицевого шва, лежащая впереди глаза, образует с задней частью лицевого шва, расположенной позади глаза, почти прямой угол. Глаза довольно маленькие. Туловище состоит из десяти-двенадцати члеников, боковые части которых вытягиваются в шипы. Хвостовой щит состоит из четырех-шести сросшихся члеников; наружный край его с шипами.

Род *Encrinurus* (силур) принадлежит также к переднещечным трилобитам и характеризуется большим головным щитом, усеянным бугорками (рис. 434). Выпуклая глабелла расширяется впереди. Лицевой шов начинается впереди щечных углов. Глаза маленькие. Хвостовой щит треугольный, сложенный мелкими сегментами.

Род *Dalmanites* (силур и девон) является представителем другой группы переднещечных трилобитов (рис. 435). Эта группа характеризуется большими

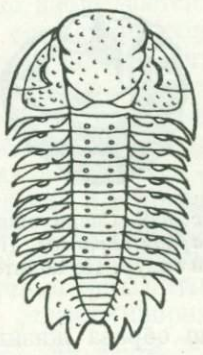


Рис. 433. *Cheirurus bimucronatus*. Верхний силур. По Ниверсону.

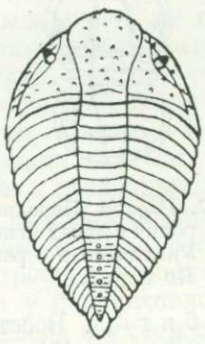


Рис. 434. *Encrinurus punctatus*. Верхний силур. По Ниверсону.

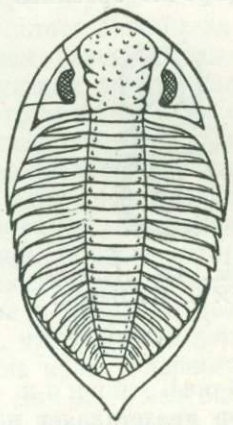


Рис. 435. *Dalmanites caudatus*. Верхний силур. По Ниверсону.

глазами и постоянным числом туловищных члеников, которое равно одиннадцати; головной и хвостовой щиты у трилобитов этой группы приблизительно равны по величине.

У видов рода *Dalmanites* глабелла кпереди становится вздутой. Довольно глубокие поперечные бороздки — одна задняя, непрерывная, и три пары коротких боковых — делят глабеллу на пять лопастей; передняя, наиболее вздутая лопасть глабеллы более или менее отделена боковыми бороздками от остальной части глабеллы Кпереди от глабеллы выступает еще полоска головного щита, так что глабелла не является самой передней частью последнего. Большие глаза лежат недалеко от глабеллы и заднего края головного щита, а потому свободные щеки довольно велики. Щечные углы головного щита вытянуты в довольно длинные шипы. Боковые части туловищных члеников тоже кончаются шипами. Хвостовой щит содержит от двенадцати до шестнадцати члеников; сзади он иногда вытягивается в большой шип.

К роду *Agnostus* (рис. 436) относятся очень мелкие трилобиты, встречающиеся в кембрии и нижнем силуре Европы, Азии и Америки. Этот род обнаруживает ряд признаков, указывающих на значительную степень специализации. Агностус лишен и глаз и лицевых швов. Головной и хвостовой щиты приблизительно одинаковых размеров. В туловищном щите всего два членика. Туловище очень невелико в сравнении с головным и хвостовыми щитами, которые могут смыкаться друг с другом наподобие створок двустворчатых моллюсков. Этот род отно-

сится исследователями трилобитов к группе переднещечных, что может показаться странным, так как агностус совершенно лишен и глаз и лицевых швов. Но дело в том, что некоторые, несомненно родственные данному роду, трилобиты имеют глаза и лицевой шов переднещечного типа. Один представитель этих зрячих родичей агностуса изображен на рис. 437. Таким образом, несомненная родственная связь между только что названным трилобитом и ангостусом позволяет нам отнести последний род к группе переднещечных, хотя у самого агностуса мы не видим основного признака трилобитов этой группы. Мы останавливаемся на этом факте, так как он имеет большое значение с точки зрения принципов естественной классификации организмов. Естественная классификация строится на знании эволюционной истории органического мира, на знании родственных отношений между группами организмов. С точки зрения естественной классификации совершенно недопустимо механически относить виды организмов к тем или иным группам лишь на основании присутствия или отсутствия отдельных признаков. Уже в предыдущих главах этой книги мы познакомились с некоторыми примерами, иллюстрирующими это положение. Агностус, происходящий от предков с нормально развитыми глазами, потерял последние в результате приспособления к жизни в темной среде: ставшие ненужными глаза исчезли, а свободные щеки прочно срослись с неподвижными.

Рис. 436. *Agnostus.* × 3. Из Берри.

Рис. 437. *Pagetia.* Переднещечный родич слепых агностусов. Увеличено в 6 раз. По Берри.

Рис. 438. Свернувшийся *Asaphus expansus.* Нижний силур. По Сольтеру.

Образ жизни трилобитов. Восстановление образа жизни трилобитов представляет немалые трудности. Попытки такого рода нередко приводят к ошибочным результатам. Для успешного изучения этой проблемы необходимо, наряду с исследованием трилобитов и условий их нахождения в палеозойских осадках, также и изучение образа жизни водных членистоногих современных бассейнов. Мы уже видели, что знакомство с биологией современного лимулуса позволяет нам подойти к выяснению образа жизни кембрийских оленеллусов.

При рассмотрении отдельных родов мы коснулись вопроса об образе жизни этих родов и видели, что они приспособлены к различным условиям существования. Но разнообразие приспособлений к различным условиям не исчерпывается теми данными, с которыми мы познакомились при изучении немногих родов.

Трилобиты, как мы уже знаем, были обитателями морей. В древне- и среднекембрийское время они, повидимому, были господствующими животными морей. Во всяком случае, в эти отдаленные времена геологической истории они не имели столь опасных врагов и столь серьезных конкурентов, какими позднее оказались рыбы и рыбообразные позвоночные, головоногие моллюски и хищные ракоскорпионы, с которыми мы скоро познакомимся. Этим, вероятно, можно объяснить тот факт, что известные доныне трилобиты кембрия не обладали способностью свертываться для закрытия нежной брюшной поверхности. Трилобиты, обнаруживающие эту способность, встречаются в геологической летописи с нижнего силура. В дальнейшем эта способность получила всеобщее распространение: повидимому, враги трилобитов стали столь многочисленными и опасными, что те трилобиты, которые не выработали этого приспособления, не могли выдерживать борьбу за существование и гибли. При свертывании, как это видно на рис. 438, головной и хвостовой щиты соприкасаются, и нежные части нижней поверхности трилобита защищены от нападения постольку, поскольку твер-

дый панцырь может служить броней против врагов. При этом следует принять во внимание, что различные части панцыря многих трилобитов были снабжены острыми шипами; надо думать, что такой трилобит, свернувшись и выставив свои шипы, едва ли представлял собой соблазнительный кусочек для хищников древнепалеозойских морей.

Трилобиты были, повидимому, животными, преимущественно ползавшими по дну и, как правило, были посредственными или даже плохими пловцами. Таким образом, в большинстве своем они были подвижными бентонными животными. Но строение наружных ветвей конечностей триартруса, как мы видели, указывает на то, что эти ветви служили для плавания. Надо думать, что те трилобиты, которые передвигались преимущественно ползанием по дну, все же до известной степени могли и плавать. Положение рта, который у рассмотренного нами триартруса и у других трилобитов помещается на нижней стороне тела, характерно для донного животного (такое положение занимает рот у некоторых донных рыб, например у скатов). Для подвижного бентонного животного характерно плоское, широкое тело. Такую форму тела мы видим у очень многих трилобитов, которые часто имеют большой плоский головной щит и широкий туловищный щит; хвостовой щит у таких трилобитов обычно невелик (большой хвостовой щит часто бывает у трилобитов сравнительно хорошо плававших).

Но в пределах каждой группы организмов в результате борьбы за жизнь обычно наблюдаются формы, приспособившиеся к самым разнообразным условиям среды; трилобиты же были одной из господствующих групп животных, и потому понятно, что различные представители этой группы перешли одни — к зарыванию в морских осадках, другие — к различным способам плавания (либо более или менее активного, либо более или менее пассивного); одни приспособились к твердым грунтам, другие — к мягким; одни стали обитателями мелких вод, другие — обитателями глубоких вод. Такого же разнообразия достигли они и в приспособлении к различным видам пищи. Коротко говоря, различные представители групп специализировались в смысле приспособления к самым разнообразным условиям, которые существовали в морях. В частности, некоторые трилобиты имеют строение, говорящее за то, что они вели нектонный образ жизни (например, глаза у них расположены близ края головного щита, так что они могли смотреть и вверх и в стороны; тело у них было менее широкое и менее плоское). Другие вели, очевидно, планктонный образ жизни. К таким относятся формы с небольшим телом и длинными тонкими шипами; значение шипов для планктонных организмов нам уже знакомо по планктонным фораминиферам.

Теперь мы рассмотрим несколько примеров, которые покажут нам приспособления трилобитов к этим разнообразным условиям существования.

Мы уже знаем, что тело оленеллуса было приспособлено к жизни на илистом дне и к частичному зарыванию в ил. Из знакомых уже нам форм до известной степени сходный образ жизни мог вести и далманитес, у которого мы видим шиповидное заострение задней части хвостового щита. Лишенный глаз тринуклеус тоже, повидимому, зарывался в ил. Относительно лишенных зрения морских животных иногда высказывалось предположение, что они жили на больших глубинах, куда не проникает свет. Но дело в том, что там, куда не проникает свет, нередко живут светящиеся животные, а потому глаза для животных глубоководных областей далеко не всегда бесполезны. Зато для животных, зарывающихся в ил, глаза не только бесполезны, но и служат помехой. Вот почему зрение должно утрачиваться прежде всего животными, зарывающимися в ил, т. е. живущими в совершенно лишенной света среде, которая не может быть освещена. Относительно некоторых трилобитов высказывалось мнение, что они жили в пловучих водорослевых «лесах» древних морей. Таковы, по мнению некоторых исследователей, знакомые нам *Agnostus* и *Olenus*. Но в данном случае вывод сделан, главным образом, на основании изучения распространения этих животных и пород, в которых они встречаются. Дело в том, что панцыри агностусов и оленусов в больших количествах встречаются в темных, так называемых квасцовых сланцах верхнего кембрия южной Швеции, которые, как думают некоторые ученые, отлагались в условиях сероводородного отравления глубоких сло-

ев воды. При этом дно должно быть почти лишенным бентонной фауны. Однако эти отложения очень богаты остатками оленусов и агностусов. Это-то и привело исследователей к мысли, что здесь оленусы и агностусы должны были жить в зарослях водорослей, на некоторой высоте над поверхностью дна. Но эти трилобиты довольно равномерно распределены на обширной площади, которую занимал тогда морской бассейн; поэтому полагают, что упомянутые только что водоросли были пловучими, а не прикрепленными, так как прикрепленные водоросли связаны с определенными глубинами и не могут покрывать столь обширные пространства дна. Строение панцыря у этих небольших и, очевидно, способных к плаванию трилобитов не противоречит такому объяснению, которое, конечно, нуждается в дальнейшей проверке.

Весьма своеобразен нижнесилурийский род *Aeglina* (рис. 439), маленький трилобит (из заднещечных) с очень крупной, сильно вздутой глабеллой и огромными глазами. Глаза простираются на брюшную сторону; у некоторых эглин глаза на брюшной стороне сливаются друг с другом. Такое животное нельзя представить себе ползающим на брюшной стороне по дну; против этого совершенно определенно говорят характерные особенности эглин: положение глаз,

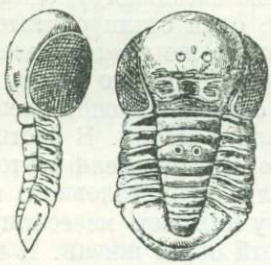


Рис. 439. *Aeglina prisca*. Нижний силур.
*1* — сбоку; *2* — сверху. ×3. По Барранду.

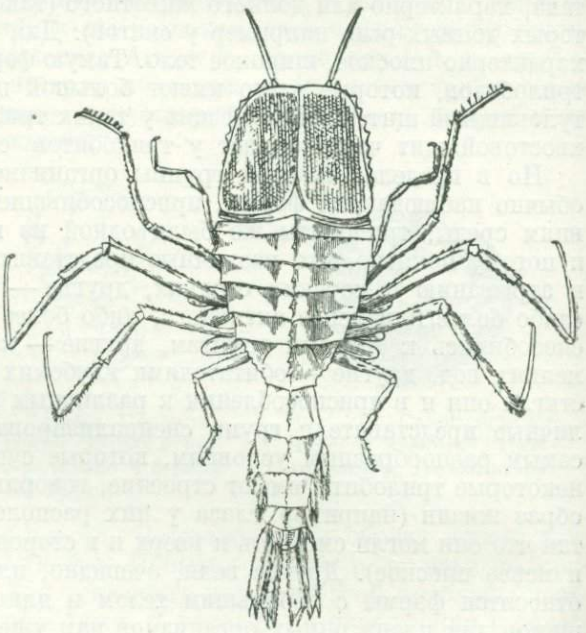


Рис. 440. *Cystosoma neptuni*, ныне живущий морской рак. Уменьшено. Из У. Томсона.

которые на брюшной поверхности занимают больше места, чем на спинной, и форма головного щита с очень большой пузыревидно вздутой глабеллой. Но как объяснить развитие у эглин огромных глаз? Дело в том, что глаза принимают необыкновенно крупные размеры у многих животных, обитающих в очень слабо освещенных областях морской среды. Такими чрезвычайно большими («телескопическими») глазами обладают некоторые донные животные глубоководных областей океанов и морей. Но эглины не могли быть животными бентонными. Для выяснения этого вопроса следует сравнить нашего трилобита с ныне живущим раком-бокоплавом *Cystosoma* (рис. 440), который живет в открытом море. Этот рак тоже имеет «телескопические» глаза, приспособленные к слабому освещению. Днем он — в глубоких слоях воды, куда слабо проникает дневной свет; ночью же он всплывает к поверхности, где плавает, держась спинной поверхностью кверху. У эглины мы видим вполне аналогичное приспособление. Однако, всплывая ночью на поверхность воды, она, надо думать, держалась брюшной стороной кверху; на это указывает положение глаз. Сильно вздутая, большая пузыревидная глабелла, очевидно, способствовала уменьшению удельного веса, что важно при таком образе жизни.

Глабелла приняла форму большого шара у рода *Deiphon* (верхний силур), маленького переднещечного трилобита (рис. 441), относящегося к той же группе, что и знакомый уже нам хейрурус. Дейфон, как и эглина, был свободно плавав-

шим трилобитом. Осевая часть его туловища представляет довольно тонкое веретено; щеки и боковые части туловищного и хвостового щитов представляют собою длинные шипы. Эти особенности, вместе с большой глабеллой, развитой в виде большого полого шара, являются приспособлениями планктонного характера. Но дейфон обладал конечностями и мог плавать активно. Положение глаз в передней части головного щита указывает на движение вперед. Обычно он плавал, надо думать, головой вверх (такое положение тела зависит от характера глабеллы).

Формами, более или менее способными к пассивному плаванию, были, повидимому, и представители заднещечного рода *Acidaspis* (силур и девон), которые имели многочисленные тонкие длинные шипы, препятствовавшие погружению тела (рис. 442).

Весьма своеобразные маленькие трилобиты рода *Ampyx* (нижний силур) несколько напоминают тринуклеусов, но отличаются от последних длинным шиповидным отростком глабеллы (рис. 443). Ампиксы не имели глаз, и можно

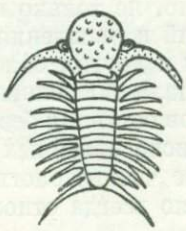


Рис. 441. *Deiphon forbesi*. Верхний силур. По Барранду.

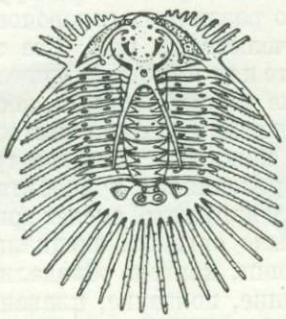


Рис. 442. *Acidaspis radiata*. Средний девон. × 2. По Р. Рихтеру.

Рис. 443. *Ampyx tetraganus*. Нижний силур. По Линарзону.

было бы думать, что они, подобно тринуклеусам, жили преимущественно в илу, если бы не тонкие и нежные, иногда очень длинные отростки, в которые вытягиваются у ампиксов передняя часть глабеллы и щечные углы. Некоторые ученые высказывали мнение, что ампиксы были свободно плававшими трилобитами и держались в воде головой кверху, причем щечные иглы позволяли им удерживать равновесие в таком положении. Это мнение вполне подтверждается находкой в нижнесилурийских отложениях ампиксов, у которых в основании передней иглы имеется шаровидное вздутие глабеллы.

Условия нахождения трилобитов в ископаемом состоянии. Находки целых панцырей трилобитов чрезвычайно редки: нижняя, брюшная сторона панцыря почти никогда не сохраняется. Таким образом, наилучше сохранившиеся ископаемые обычно представляют собой спинную сторону панцыря, состоящую из головного, туловищного и хвостового щитов. Очень часты находки подвижных щек, а также головного щита без подвижных щек, отдельных сегментов туловищного щита и других разрозненных элементов панцыря. Естественно предположить, что подобные ископаемые во многих случаях являются не остатками трупов трилобитов, а частями сбрасывавшегося при линьке наружного скелета. Сброшенный хитиновый покров имел довольно низкий удельный вес и, обладая большой наружной поверхностью при сравнительно небольшом объеме, мог продолжительное время плавать в воде. Таким образом эти образования переносились, вероятно, на значительные расстояния, подобно раковинам наутилусов и аммоноидей. Надо, однако, помнить, что такие пассивно переносимые остатки не могут быть отнесены к некропланктону, так как они возникают при жизни организмов. Из этих соображений следует сделать вывод, что находки подобных ископаемых недостаточны для суждения об усло-

виях образования осадков, их содержащих. В этом отношении гораздо ценнее более полно сохранившиеся панцыри, являющиеся остатками трупов трилобитов.

Вымирание трилобитов. Трилобиты появляются уже в нижнем кембрии; из кембрийских отложений известно не менее тысячи видов, относимых обычно ко многим десяткам различных родов. В нижнем силуре найдено еще большее число видов и родов. Однако в верхнем силуре число форм значительно меньше, чем в нижнем силуре или в кембрии, хотя все-таки выражается несколькими сотнями видов и несколькими десятками родов. Таким образом, уже в верхнем силуре начинается постепенный упадок класса трилобитов. Из девона известно лишь около двух сотен видов; упадок, следовательно, продолжается. В течение верхнего девона постепенно исчезает одно семейство за другим. В нижнем карбоне найдены лишь малочисленные представители только трех семейств. Такое сокращение числа форм продолжается до перми, где все найденные до сих пор трилобиты принадлежат к очень немногим формам лишь одного семейства. Чем можно объяснить такое угасание класса трилобитов? Не касаясь причин и обстоятельств вымирания отдельных форм в отдельных областях, мы можем сказать, что основной общей причиной вымирания трилобитов было, несомненно, вытеснение их другими организмами, развивавшимися в течение палеозоя и жившими в морях. К числу таких врагов и конкурентов рассматриваемого класса надо отнести прежде всего различных головоногих, бесчелюстных панцырных рыб, а также древнейших челюстных рыб. Все эти группы появились позже трилобитов и все они имели те или иные преимущества перед трилобитами. Многие из них, в особенности же челюстные рыбы, несомненно, не только конкурировали с трилобитами в отношении захвата местообитаний и овладения запасами пищи, но и истребляли и пожирали их. Этим группам и другим более совершенным своим младшим современникам трилобиты уступали по основным чертам строения. Действительно, наружный скелет трилобитов оставлял без защиты нижнюю сторону тела, не было органов, специально приспособленных для нападения и защиты, как клешни, какими обладали другие членистоногие; передвижение трилобитов (хождение, ползание, плавание) было всегда относительно медленным.

## Класс Crustacea (ракообразные)

Класс ракообразных охватывает группы, сильно отличающиеся друг от друга по строению тела и по образу жизни.

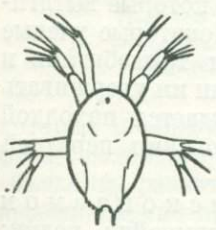


Рис. 444. Личинка (nauplius) ракообразного *Euphasia*. По Мечникову.

Относящиеся сюда членистоногие живут в воде, преимущественно в море, только немногие из них живут на суше. Соответственно этому подавляющее большинство этих животных дышит жабрами.

Хитиновый панцырь у ракообразных часто пропитан углекислой известью или фосфорнокислой известью, что увеличивает его прочность и способствует сохранению панцыря в ископаемом состоянии.

Голова, т. е. передняя часть тела, возникшая путем слияния нескольких члеников, иногда сливается с члениками груди, расположенными кзади от нее, и тогда получается так называемая головогрудь.

Ракообразные раздельнополы. У большинства низших форм из яйца вылупляется личинка, имеющая нечленистое тело, с одним средним глазом и с тремя парами конечностей (рис. 444). Высшие же ракообразные проходят такую стадию еще до выхода из яйца.

У большинства ракообразных различные пары конечностей специализированы и несут различные функции. Впереди находятся две пары сяжков (иногда называемых также щупальцами). Сяжки первой пары чаще всего функционируют в качестве органов осязания; сяжки второй пары у высших ракообразных — также органы чувств. Далее следуют три пары конечностей, преобразованных в челюсти. Все эти пять пар конечностей находятся в области головы, которая поэтому считается состоящей из пяти слившихся сегментов. Остальные конечности, отходящие от сегментов груди и брюшка, приспособлены, главным об-

разом, для передвижения или дыхания, или для обеих этих функций. Каждая такая конечность имеет, как у трилобитов (стр. 260), основную часть и две ветви — наружную и внутреннюю, и является, следовательно, двуветвистой. Наружная ветвь служит для дыхания и плавания, а внутренняя — для хождения. Впрочем, у некоторых форм одна из ветвей исчезает.

Так как различные представители класса нередко весьма резко отличаются друг от друга, то обычно этот класс делят на подклассы. Мы, однако, познакомимся лишь с теми отдельными группами ракообразных, которые имеют важное значение для геолога.

Все ракообразные могут быть разделены на два подкласса: *Entomostraca* и *Malacostraca*.

**Подкласс Entomostraca**. Этот подкласс охватывает более примитивных, обычно небольших ракообразных, которые проходят в своем индивидуальном развитии упомянутую уже стадию личинки, имеющей лишь три пары конечностей и лишенной членистости тела. Число члеников тела у этих ракообразных варьирует в очень широких пределах. Сюда относятся отряды: 1) листоногих, 2) раковинчатых и 3) усоногих.

Отряд *Phyllopoda* (листоногие). Этот отряд представляет собой низшую группу подкласса, древнейшие представители которой известны из нижнего кем-

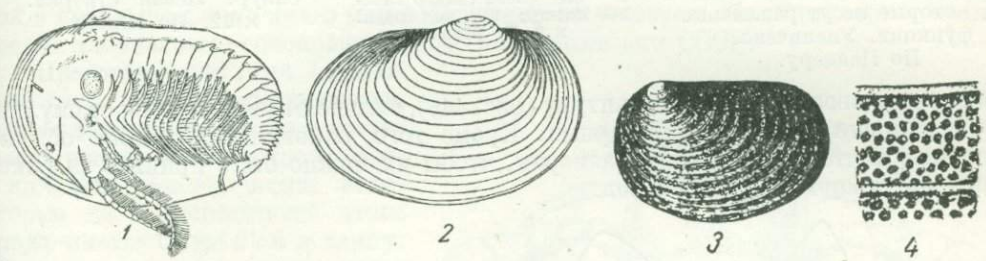



Рис. 445. *Estheria*.

*1* — *Estheria Belfragei*, ныне живущая; тело животного, видимое по удалении одной (левой) створки; *2* — то же, наружный вид (× 4); *3* — *Estheria minuta*, левая створка (× 6); *4* — небольшой участок левой створки, сильно увеличенный (× 37,5). По Шаймеру (*1* и *2*) и Циттелю—Рябинину (*3* и *4*).

брия. Некоторые формы лишены наружного скелета, другие имеют хитиновый или известково-хитиновый спинной щит, третьи—двустворчатую известковую раковину. Число сегментов тела значительно варьирует. Двуветвистые конечности обычно имеют листовидную форму и разделены на лопасти. Животные этого отряда живут в пресных, солоноватых водах, а также в морях с нормальной соленостью и в бассейнах с соленостью выше нормальной.

К этому отряду относится род *Estheria* (девон—ныне), представители которого встречаются обычно в пресноводных и солоноватоводных отложениях (рис. 445). Они имеют маленькую двустворчатую раковинку, наружная поверхность которой покрыта концентрическими линиями нарастания. Раковины эстерий легко распознаются от очень сходных с ними раковин двустворчатых моллюсков по тонкой сетчатой или точечной скульптуре, которая видна между линиями нарастания этих ракообразных.

Отряд *Ostracoda* (раковинчатые). Сюда относятся мелкие, очень часто микроскопические, ракообразные. Тело заключено в двустворчатую раковину. Членистость тела неясная. Имеется семь пар конечностей: две пары сяжков, три пары челюстей и две пары тонких грудных ножек.

Современные формы раковинчатых различаются преимущественно по строению конечностей, которые не сохраняются в ископаемом состоянии. Поэтому палеонтолог вынужден строить систематику этих ископаемых на основании свойств их панцыря — раковины. Раковина (рис. 446) бывает либо роговой, либо, что чаще, известковой. Створки при их замыкании закрывают тело. На спинном краю имеется эластическая связка, открывающая створки, а поперек створок идет сводящий мускул, замыкающий их. Отпечаток этого мускула иногда виден уже снаружи. Таким образом, механизм открывания и замыкания створок пред-

ставляет, как мы видим, значительную аналогию с пластинчатожаберными моллюсками.

Отметим черты, отличающие раковинки этих животных от двустворчатых раковин листоногих раков и раковин пластинчатожаберных моллюсков. Прежде всего на раковинках *Ostracoda* нет следов нарастания, которые так характерны для пластинчатожаберных: далее, в передней части каждой створки близ спинного края иногда бывает глазной бугорок, намечающий положение глаза (рис. 447), чего, конечно, не может быть на раковине пластинчатожаберного моллюска. Наружная поверхность многих раковинчатых ракообразных

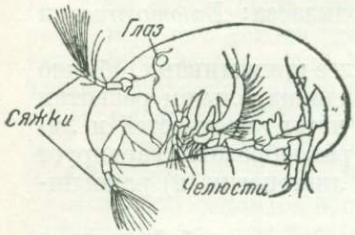



Рис. 446. *Cypris*, современная форма. Левая створка удалена. Видны членистые конечности, которые несут различные функции. Увеличено. По Ценкеру.

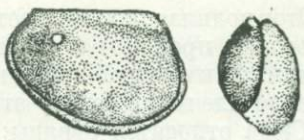



Рис. 447. *Leperditia fabulites*. Нижний силур. *1* — вид слева (видно глазное пятно); *2* — вид сзади. × 2. По Шроку.

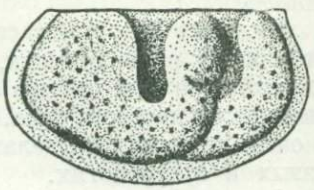


Рис. 448. *Zygobeyrichia ventripunctata*. Верхний силур. Левая створка. × 12. По Шроку.

несет очень своеобразную скульптуру (рис. 448), сильно отличающуюся от скульптуры раковин пластинчатожаберных. Кроме того, раковинки *Ostracoda* обычно слишком ничтожны по своим размерам, чтобы их можно было принять за раковины двустворчатых моллюсков.

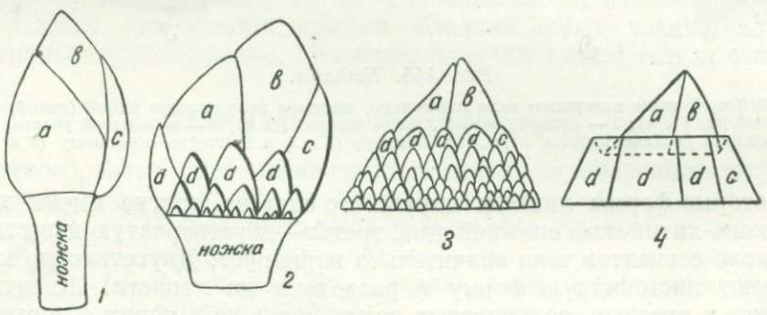



Рис. 449. Схемы, показывающие переход от морских уточек рода *Lepas* (усоногих), имеющих гибкий стебелек, посредством которого они прикреплены к субстрату, к морским желудям рода *Balanus* (усоногим, лишенным стебелька).

*1* — *Lepas*; *2* — *Polliceps*; *3* — форма близкая к *Balanus*, но имеющая многочисленные мелкие пластинки; *1* — *Balanus*. Латинские буквы на всех фигурах имеют одно и то же значение. По Бозу.

Створки одной и той же раковинки или равны по величине друг другу, или одна из них несколько больше другой и охватывает последнюю либо вверху, либо внизу (рис. 447), либо вдоль всех краев раковинки. Наружная поверхность раковинки может быть гладкой или скульптированной, и в последнем случае особенности скульптуры служат для классификации этих животных. Раковинчатые встречаются в отложениях всех периодов, начиная от кембрийского. Это — преимущественно морские бентонные животные, но они встречаются и в пресноводных отложениях. Иногда раковинки этих организмов встречаются в таком колоссальном количестве, что они составляют значительную составную часть породы, их заключающей.

Сравнительно недавно на эту группу было обращено внимание американскими геологами, изучающими нефтеносные районы. Изучение раковинчатых пород нефтеносных районов в США показало важное стратиграфическое значение этой группы, которая теперь изучается американскими нефтяными микропалеон-

тологами наряду с фораминиферами. У нас изучение микроскопических раковинчатых третичных отложений нефтеносных районов Кавказа уже выяснило возможность определять геологический возраст по этим окаменелостям. Особенно ценной эта группа оказывается для определения возраста тех из наших третичных отложений, которые образовались в бассейнах с соленостью, уклоняющейся от нормальной морской, и в которых поэтому фораминиферы встречаются в небольшом количестве или совершенно отсутствуют. Сюда относятся прежде всего плиоценовые солоноватоводные отложения юга СССР.

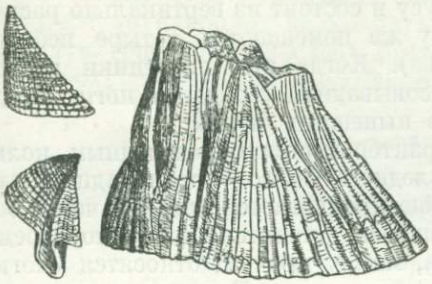


Рис. 450.
*1 — Balanus concavus.* Плиоцен. По Ч. Дарвину

Рис. 451.
*Balanus pictus.* Миоцен. По Циттелю.

Представители рода *Leperditia* (рис. 447), встречающегося от силура до карбона, достигают размеров, поистине гигантских для раковинчатых; некоторые из представителей этого рода имеют более 2 *см* в длину. Раковина гладкая, удлиненная, несколько расширяющаяся кзади. Спинной край прямой, брюшной — выпуклый. Створки неодинаковы: правая охватывает левую вдоль брюшного края. В передней части каждой створки близ спинного края имеется глазной бугорок.

Рис. 452.
*Eurypterus Fischeri.* Вид сверху. Уменьшено. По Голлу.

Отряд *Cirripedia* (усоногие). Относимые сюда ракообразные так сильно отличаются по внешнему виду от других ракообразных, да и от членистоногих вообще, что принадлежность их к классу ракообразных была выяснена лишь после ознакомления с индивидуальным развитием этих животных. Это — единственная группа ракообразных, состоящая из форм, неподвижно прикрепленных ко дну. Прикрепленный образ жизни вызвал значительные изменения в строении этих животных, которые по внешнему облику напоминают больше некоторых моллюсков, чем ракообразных. Из яйца вылупляется личинка с тремя парами конечностей и не обнаруживающая членистости тела, т. е. близка к типу личинок других групп подкласса *Entomostraca*. Личинка эта свободно плавает. После нескольких линек личинка приобретает двустворчатую раковину, похожую на раковины раковинчатых. Затем личинка прикрепляется передним концом, после чего она начинает принимать форму взрослого животного. Тело взрослого жи-

вотного заключено в мантию, покрытую известковыми пластинками, которые образуют прочный внешний скелет животного (рис. 449 и 450).

Примером может служить род *Balanus* (эоцен — ныне), который прирастает к раковинам, камням и другим предметам (рис. 450 и 451). Панцырь его более или менее близок по форме к усеченному конусу и состоит из вертикально расположенных срастающихся пластинок. Вверху же помещаются четыре небольшие, подвижные пластинки (рис. 450, слева). Когда эти пластинки расходятся, открывается щель, через которую высовываются усовидные ноги. Представители рода продолжают существовать в нынешних морях.

**Подкласс Malacostraca**. Этот подкласс характеризуется определенным количеством члеников тела в каждом отделе последнего (всего — девятнадцать или двадцать члеников). Развитие зародыша в яйце продвигается дальше, чем у более примитивных ракообразных, и вылупившиеся детеныши ближе по своему облику и строению к взрослым особям. Сюда, между прочим, относятся многие общеизвестные животные: крабы, речные раки, омары и др. В ископаемом состоянии эти ракообразные встречаются относительно редко.

## Класс Arachnomorpha (паукообразные)

К этому классу относятся не только наземные членистоногие, как пауки и скорпионы, но также и водные. Из последних до настоящего времени сохранился только один род, но в палеозойскую эру существовали довольно многочисленные скорпионоподобные представители этого класса, жившие в воде и достигавшие иногда значительных размеров. Эти-то вымершие водные животные и составляют наиболее важную с палеонтологической точки зрения группу класса паукообразных. Строение наземных и водных паукообразных говорит за то, что те и другие происходят от общих предков. Примером паукообразных может служить *Eurypterus*, изображенный на рис. 453.

Рис. 453. *Eurypterus fischeri*. Вид снизу. Уменьшено. По Голлу.

Тело паукообразного можно разделить на три отдела: передний, средний и задний. Передний отдел, к нижней стороне которого прикреплены все ходные конечности животного, называется обыкновенно головогрудью, а не головой. Средний отдел тела может быть более или менее обособлен от заднего, но иногда срастается с последним.

Передний отдел тела несет всего шесть пар конечностей. Конечности заметно отличаются от конечностей ракообразных и трилобитов: двуветвистых (расщепленных) конечностей паукообразные не имеют. Передняя пара конечностей никогда не бывает развита в виде сяжков, характерных для ракообразных. Конечности, расположенные вокруг рта, в своих нижних, основных частях приспособлены для размельчения пищи, но это приспособление не доходит до развития этих основных частей в настоящие челюсти.

Теперь мы приступим к более подробному ознакомлению со строением водных паукообразных, которые объединяются в особый подкласс.

**Подкласс Merostomata (ракоскорпионы).** *Merostomata* имели значительное распространение в продолжение древнего палеозоя. Среди представителей этого подкласса имеются крупнейшие из всех доныне известных членистоногих.

Русское название «ракоскорпионы» оправдывается тем, что животные эти по образу жизни в водной среде и по некоторым особенностям строения приближаются к ракообразным, но в то же время более близки к наземным паукообразным — скорпионам, с которыми они, очевидно, тесно связаны филогенетически.

Одним из наиболее полно изученных родов ракоскорпионов является род *Eurypterus* (рис. 452, 453 и 454). Время расцвета этого рода было в верхнесилурийскую эпоху, но остатки представителей его известны из осадков различных го-

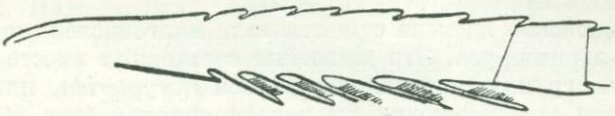


Рис. 454. Схема продольного разреза *Eurypterus*.
По Верслюису.

ризонтов от силура до перми. Эвриптерус имел довольно узкое тело, длина которого у крупнейших представителей рода достигала 1 *м*. На верхней стороне мы видим слабо выпуклый передний отдел тела (головогрудь). На нем имеются два больших почковидных глаза, расположенных на некотором расстоянии от боковых краев головогруди; между ними находится два очень маленьких глазка, приближенных к срединной линии. Если смотреть на животное сверху, то видно лишь пять пар конечностей переднего отдела тела (от второй до шестой пары); первая пара при этом не видна. Полнее ознакомиться с этими конечностями можно при рассмотрении тела снизу (рис. 453). Конечности передней пары самые короткие: они не выдаются за передний край головогруди и лежат впереди щелевидного рта, который окружен основными частями остальных пяти конечностей. Основные части этих конечностей служат для жевания. Позади рта расположена большая яйцевидная пластинка. Конечности тем длиннее, чем более они отдалены от переднего конца тела. Вторая, третья и четвертая пара конечностей состоят из шести-восьми члеников каждая и покрыты шипами. Каждая конечность пятой пары состоит из восьми члеников и имеет шипы только на своем конце. Самыми длинными являются конечности шестой пары. Они крупны, сильны, уплощены, напоминают весла и служат для плавания, а также, повидимому, для ползанья по илистому дну.

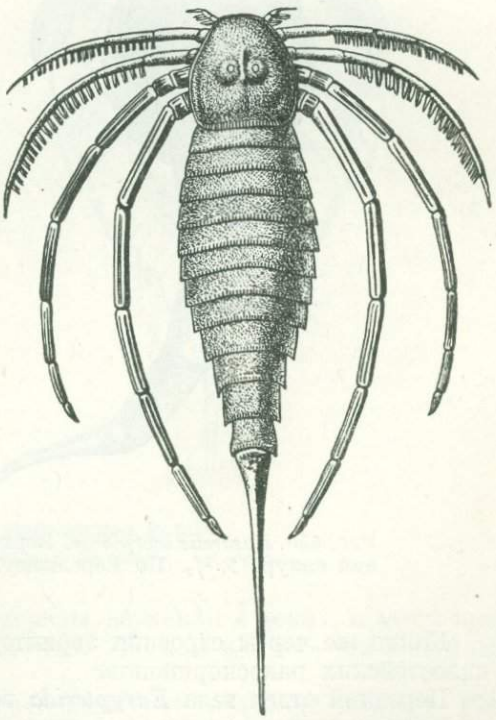


Рис. 455. *Stylonurus excelsior*. Девон. $\times 1/2$.
По Верслюису.

Непосредственно позади переднего отдела тела располагается средний отдел тела. Верхняя сторона панцыря этой части тела делится на шесть члеников; нижняя же сторона этой части тела не соответствует верхней ни по числу члеников, ни по форме последних: на нижней стороне всего пять пар черепицеобразно надвинутых друг на друга пластинок (пластинчатых ножек), из которых каждая передняя закрывает половину каждой последующей. Схематический продольный разрез этого отдела тела дан на рис. 454. Под каждой пластинчатой «ножкой» изображены жаберные листочки. Таким образом, здесь мы имеет органы дыхания, что подтверждается при сравнении строения эвриптеруса со строением ныне живущего лимулуса (стр. 277). Вообще говоря, анатомия этого последнего

проливает свет на многие особенности строения и на образ жизни вымерших ракоскорпионов.

Далее кзади следует третий, задний отдел тела, панцырь которого состоит из шести члеников, представляющих сплошные, замкнутые пояски, не прерывающиеся при переходе от верхней стороны тела к нижней. Задний отдел тела оканчивается длинным, узким конечным шипом, который не мог служить органом плавания и которым это типично водное животное, вероятно, пользовалось при зарывании в ил. В этом отношении *Eurypterus* сходен с трилобитом *Olenellus*, а также с *Limulus* (стр. 261 и 277).

В древнепалеозойские времена существовали многочисленные родичи описанного только что эвриптеруса. Эти животные составляют вместе с эвриптерусом одну естественную группу, которая называется *Eurypterida*, или *Gigantostraca*, и обычно считается отрядом подкласса ракоскорпионов (рис. 455, 456 и 457).

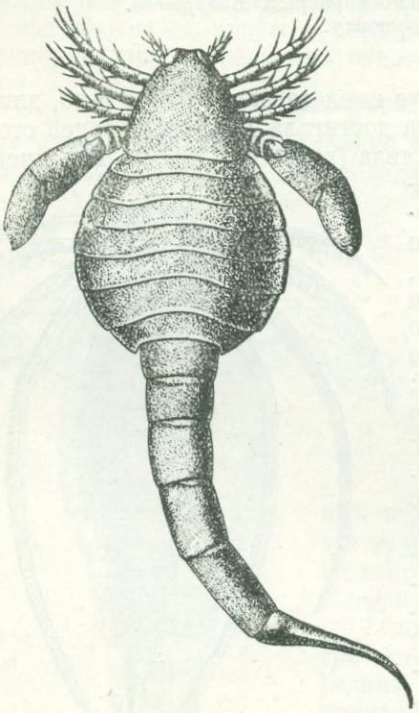


Рис. 456. *Eusarcus scorpionis*. Верхний силур. × 1/3. По Верслюису.

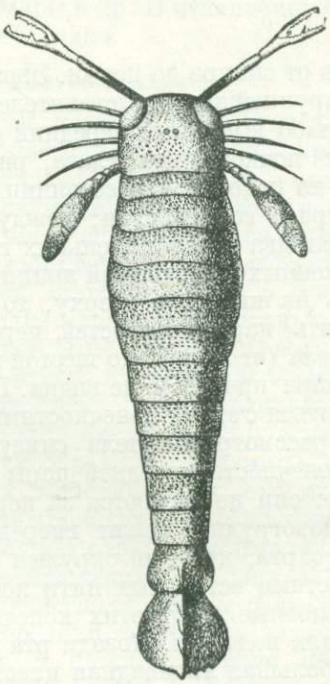


Рис. 457. *Pterygotus buffaloensis*. Верхний силур. × 1/20. По Верслюису.

Какие же черты строения эвриптеруса являются общими для этой группы палеозойских ракоскорпионов?

Передний отдел тела *Eurypterida* всегда покрыт сверху не разделенным на членики панцырем, на котором, кроме пары более или менее крупных глаз, имеется еще пара глазков. К нижней стороне прикреплены шесть пар конечностей. Средний отдел тела состоит из шести члеников и имеет пять пар листоватых или пластинчатых «ножек». Задний отдел тела состоит из шести члеников; кзади он постепенно утоняется и заканчивается либо шипом, либо плоской короткой пластинкой (рис. 457).

*Pterygotus* (рис. 457) известен из нижнедевонских отложений. Некоторые представители этого рода достигали 3 *м* в длину. Большие глаза занимают боковое положение. Конечности первой пары сильно развиты. На заднем конце тела вместо шипа, какой мы видели у эвриптеруса, имеется плоский, овальный, короткий «хвост». Нетрудно видеть, что «хвост» птериготуса более или менее приспособлен для плавания и вовсе не годен для функции, которую несет хвостовой шип у эвриптеруса и лимулуса. Большие глаза, расположенные по бокам головогруди, у переднего ее края, имеют перед собой наиболее широкое поле

зрения; в частности, их положение позволяет животному смотреть и вперед и в стороны, что весьма важно для активно плавающего животного. У эвриптеруса и лимулуса положение глаз, как мы видели, совершенно иное.

Какой же образ жизни могло вести подобное животное?

Сильные, длинные передние конечности, снабженные клешнями, говорят за то, что оно было хищником. Судя по общим размерам тела, это был сильный хищник, опасный для многих обитателей девонских бассейнов. Положение глаз и форма «хвоста» говорят за то, что птериготус лучше приспособлен к плаванию, чем эвриптерус. Надо, однако, заметить, что представители данного отряда в общем были плохими и медленными пловцами по сравнению, например, с нектонными рыбами, и даже те из них, которые плавали относительно хорошо, сохраняли приспособления для ползания по дну.

По воззрениям многих исследователей, в силурийском периоде эвриптериды были морскими организмами, а после, к концу силура, жили и в соленой и в солоноватой воде, начиная же с девона, они стали обитателями пресных вод.

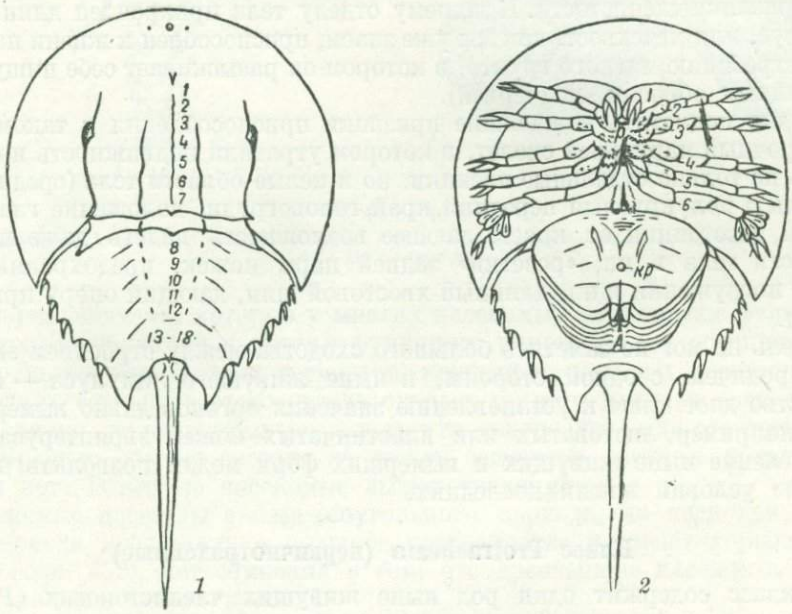



Рис. 458. *Limulus*, современная форма.
*1* — вид сверху; *2* — вид снизу; *кр* — крышечка. По Берри.

Но другие ученые полагают, что эвриптериды возникли в реках, а затем приспособились к жизни в прибрежных лагунах. Так или иначе — эти животные населяли воды различной солености.

Теперь рассмотрим род *Limulus* (триас — ныне), что позволит читателю убедиться в значительном сходстве этого доныне живущего ракоскорпиона с только что рассмотренной вымершей палеозойской группой. Читатель заметит и на этом примере, что знание ныне живущих форм может помочь нам правильно понять строение сходных с ними ископаемых форм.

На рис. 458 изображен один из представителей этого рода с верхней и с нижней стороны. Передний отдел тела (головогрудь) имеет форму полукруга с выступающими кзади щечными углами. Судя по числу прикрепленных к нему пар конечностей, он образовался слиянием не менее как шести члеников тела. Средняя, осевая часть верхней стороны головогрудного щита образует некоторое возвышение, подобное глабелле трилобитов. Большие глаза, обращенные в стороны (левый — влево, правый — вправо), находятся на боковых краях этого осевого возвышения. Кроме того, у переднего края головогруди мы видим два маленьких глазка, приближенных к срединной линии. На нижней стороне головогруди мы видим конечности. Конечностей здесь шесть пар. Маленькие ко-

нечности первой пары, развитые в виде клешней, расположены впереди щелевидного ротового отверстия. Далее следует пять почти одинаково мощных, длинных ножек, расположенных вокруг рта. Основные части ножек приспособлены для жевания. Эти ножки заканчиваются клешнями, за исключением последней, шестой пары ножек, которые имеют розетки плоских пластинок, что является приспособлением для передвижения по мягкому илистому грунту. Позади головогруди расположены средний и задний отделы тела. Членики здесь утратили самостоятельность, и даже разграничение этих отделов затруднительно. Сверху оба отдела покрыты одним сплошным панцырем, и средний отдел можно отграничить от заднего благодаря присутствию по бокам среднего отдела краевых шипов; на нижней же стороне средний отдел, в отличие от заднего, характеризуется присутствием пластинчатых «ножек». Этих пластинчатых или листоватых ножек здесь пять пар. Снизу они прикрыты особой крышечкой. Каждая пара этих пластинок несет на своей внутренней стороне листоватые жабры. Средний отдел содержит, повидимому, шесть слившихся члеников тела. Задний отдел тела, сросшийся со средним, образовался, как полагают, тоже из шести члеников, но он утратил уже все признаки членистости. К заднему отделу тела прикреплен длинный шип.

Лимулус, или мечехвост, как мы уже знаем, приспособлен к жизни на илистом дне, к разгребанию мягкого грунта, в котором он разыскивает себе пищу (состоящую, главным образом, из червей).

Нетрудно подметить важнейшие признаки приспособления к такому образу жизни: прочный наружный скелет, в котором утратили подвижность и самостоятельность не только отдельные членики, но и целые области тела (средний и задний отделы); полукруглый передний край головогруди; положение глаз на значительном расстоянии от краев, дающее возможность видеть даже при зарывании части тела в ил; «розетки» задней пары ножек, предохраняющие эти ножки от погружения в ил; длинный хвостовой шип, дающий опору при зарывании в ил.

Читатель не мог не заметить большого сходства между строением эвриптеруса и его родичей, с одной стороны, и ныне живущего лимулуса — с другой. Это сходство дает ключ к установлению значения органов давно вымерших животных (например, листоватых или пластинчатых ножек эвриптеруса). Кроме того, сравнение ныне живущих и вымерших форм может позволить подойти к выяснению условий жизни последних.

### Класс Protracheata (первичнотрахейные)

Этот класс содержит один род ныне живущих членистоногих (*Peripatus*), и сюда же относятся некоторые среднекембрийские формы, найденные в Британской Колумбии. Группа эта во многих отношениях представляется переходной от кольчатых червей к членистоногим. Представители современного рода похожи на гусениц насекомых, имеют цилиндрическое тело и ясно выраженную голову. Парные конечности многочисленные, короткие, со слабо выраженной членистостью. Современные формы живут на суше, во влажных местах. Ископаемые же их родичи были морскими животными.

### Класс Myriapoda (многоножки)

К этому классу относятся некоторые членистоногие, дышащие трахеями (стр. 257). Имеется ясно обособленная голова с челюстями и единственной парой стяжков. Длинное червеобразное тело состоит из более или менее одинаковых сегментов, каждый из которых несет одну или две пары членистых конечностей. Ископаемые многоножки известны с девона.

### Класс Insecta (насекомые)

Насекомые сохраняются в ископаемом состоянии значительно реже, чем различные группы водных членистоногих, что легко объясняется наличием лишь нежного хитинового покрова, образом жизни большинства насекомых и хрупкостью их тел.

Число описанных до настоящего времени ныне живущих форм близко к одному миллиону и превосходит общее количество известных форм всех других групп животного мира. В настоящее время класс насекомых подразделяется на 35—40 отрядов, рассмотрение которых в нашей книге было бы неуместным. Поэтому мы ограничимся лишь некоторыми краткими сведениями по морфологии насекомых.

В теле насекомого различаются три отдела: голова, грудь и брюшко. На голове помещается пара сложных глаз и четыре пары конечностей: пара сяжков

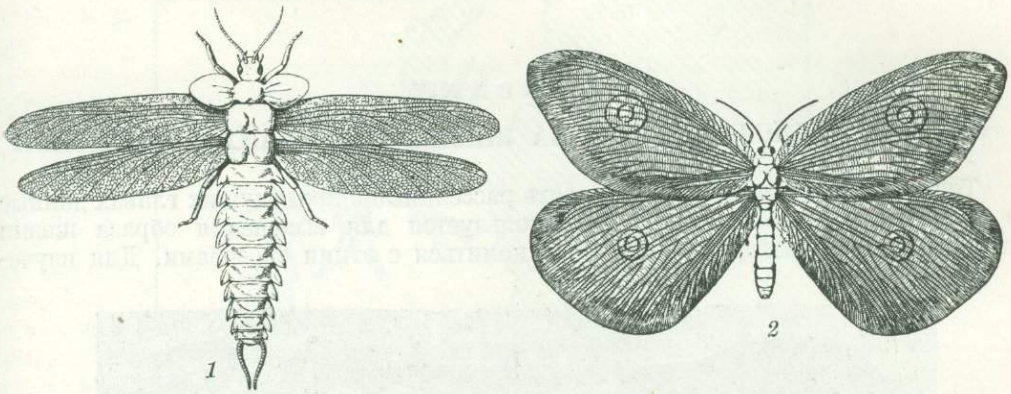



Рис. 459.

*1* — *Stenodictya lobata*, верхний карбон, × 2/3; *2* — *Kalligramma Haecheli*, верхний мальм, × 2/5. По Гандлиршу.

и три пары челюстей, которые у многих насекомых утрачивают функцию жевания и приспособляются к другим функциям, например — к сосанию или лаканию. Грудь состоит из трех сегментов, каждый из которых несет пару ног; от двух задних сегментов этого отдела отходят по паре крыльев (некоторые насекомые, однако, лишены крыльев, а у других недоразвита или отсутствует задняя пара). Брюшко обычно состоит из десяти сегментов, которые большей частью лишены ног. Взрослые насекомые дышат трахеями.

Насекомые известны с каменноугольного периода, но поскольку насекомые этого периода представляют большое разнообразие и имеют хорошо развитые крылья (рис. 459), нет сомнения в том, что древнейшие насекомые появились гораздо раньше начала карбона.

ГЛАВА XIV

## СПОСОБЫ ВЫЯСНЕНИЯ ОБРАЗА ЖИЗНИ ВЫМЕРШИХ ОРГАНИЗМОВ

Теперь мы постараемся суммировать рассеянные в предыдущих главах данные о способах, которыми палеонтолог пользуется для выяснения образа жизни вымерших организмов, и ближе познакомиться с этими способами. Для изуче-

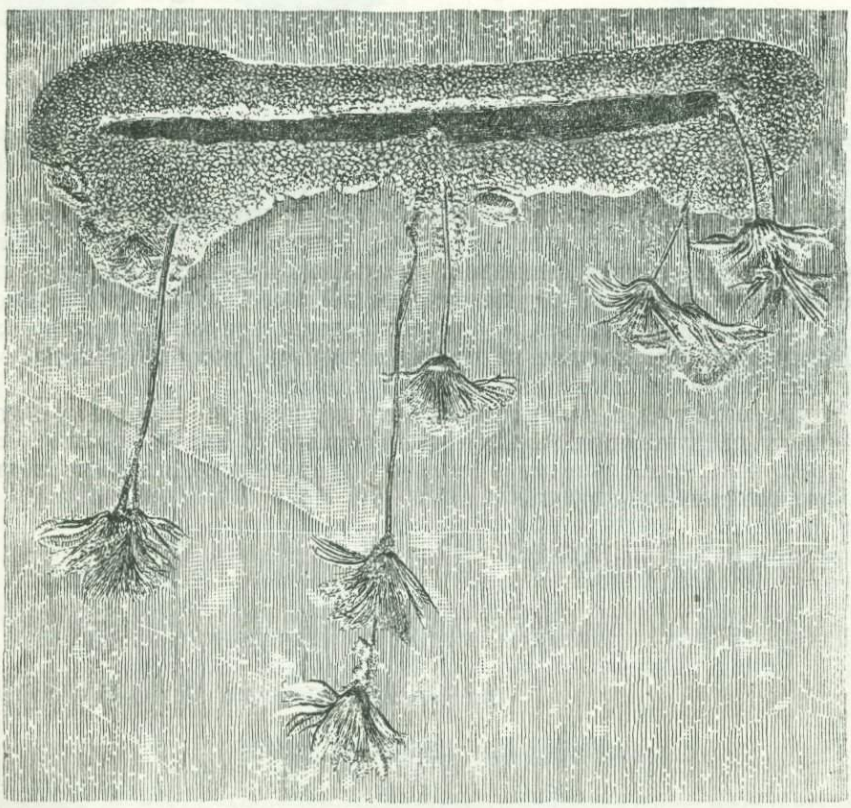


Рис. 460. Кусок древесины из верхнего лейаса Вюртемберга (Германия), покрытый маленькими морскими сидячими животными, главным образом раковинами *Inoceramus dubius*, и, кроме того, несущий несколько экземпляров морской лилии *Pentacrinus subangularis*. Уменьшено. По Гауффу.

ния образа жизни ископаемых организмов необходимо, во-первых, тщательное изучение строения этих организмов, а во-вторых, исследование условий нахождения ископаемых в осадках. Таким образом, надо прежде всего исследовать как можно подробнее строение ископаемого и постараться понять биологическое значение всех особенностей этого строения.

Уже общая форма тела, как мы видели, может указывать на некоторые черты образа жизни: в качестве знакомых уже нам примеров можно упомянуть эвриптеруса из эвриптерид (стр. 275 и 276) и оленеллуса из трилобитов (стр. 261). У этих родов форма тела, как мы знаем, приспособлена к жизни на мягком илистом дне. У многих аммонитов сжатая с боков раковина, лишенная скульптуры и имеющая узкое и высокое поперечное сечение оборотов и резкий киль на наружной стороне их, указывает, как мы знаем, на способности хорошего пловца (стр. 237).

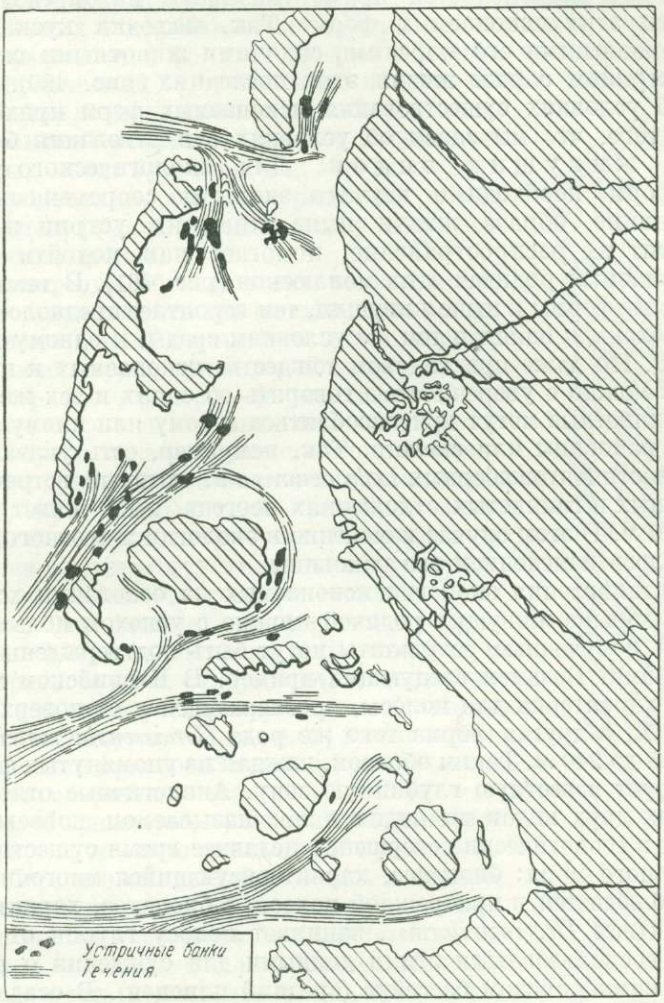



Рис. 461. Устричные банки у берегов Гольштинии (Германия). По Маршаллю.
Устричные банки приурочены к глубоким ложбинам, по которым вода прибойной полосы стекает в открытое море (благоприятное влияние обильного притока свежей воды, богатой кислородом).

Строение тех или иных частей скелета нередко служит более или менее надежным указанием на условия существования ископаемых организмов. Вспомним воздухоносный пузырь, который мы видели у некоторых граптолитов (диплограптусов) и присутствие которого является одним из доказательств планктонного образа жизни этих животных. Тонкие иглы, покрывающие поверхность некоторых фораминифер, указывают на то, что эти организмы были тоже планктонными (стр. 38).

Иногда об условиях жизни вымершего организма можно догадываться по положению его остатков в пластах осадочных пород. Вспомним хотя бы

дреиссенсиомий, которые иногда встречаются в осадках в вертикальном положении носиками (макушками) вниз (стр. 174). Совершенно ясно, что эти моллюски занимали такое положение при жизни и, следовательно, подобно соленам (стр. 183), зарывались в песок. Зияние раковины и некоторые другие ее особенности вполне подтверждают этот вывод, в правильности которого мы не сомневаемся, несмотря даже на то, что такой способ жизни не наблюдается ни у одного из многочисленных известных нам ныне живущих родичей дреиссенсиомий.

Иногда характер тафоценоза и пространственные взаимоотношения составляющих его окаменелостей прямо указывают на определенные экологические черты этих ископаемых форм. Так, находка куска ископаемого дерева с покрывающими его морскими сидячими животными свидетельствует о псевдопланктонном образе жизни этих последних (рис. 460).

Нередко об условиях существования ископаемых форм приходится судить на основании того, что́ мы знаем об условиях существования б л и з к и х к н и м н ы н е ж и в у щ и х в и д о в. Для экологического исследования ископаемых форм необходимо изучать экологию современных организмов. Например, знание образа жизни ныне живущих устриц и условий, от которых зависит их распространение, помогает нам подойти к выяснению экологии ископаемых родичей этих моллюсков (рис. 461). В таком случае, чем ближе ископаемые формы к ныне живущим, тем вероятнее предположение, что они были приспособлены к одним и тем же условиям среды, к одному и тому же роду пищи и т. д. Но даже при видовом тождестве ископаемых и ныне живущих форм не всегда можно с уверенностью говорить об одних и тех же условиях существования: животные могут приспособляться к тому или иному образу жизни без изменения раковины или скелета. Так, например, есть указание, что один вид морских пластинчатожаберных *Leda acuminata*, который встречается в прибрежных песчаных и глинистых отложениях неогена, ныне живет лишь на глубине около 1000 *м*. В этом случае изменение в экологии животного, повидимому, не сопровождалось изменением его раковины.

Способом установления экологии ископаемых на основании хорошо известной экологии их ныне живущих родичей можно с успехом пользоваться в тех случаях, когда полученные результаты могут быть подтверждены какими-либо другими способами. Возьмем следующий пример. В Каспийском море *Dreissensia polymorpha* характерна для полосы, простирающейся от поверхности до глубины в 35—40 *м*, а другая форма того же рода (*Dreissensia rostriformis*) живет на глубине от 35 до 240 *м*. Таким образом, каждая из упомянутых форм дреиссенсий характеризует известную глубинную зону. Аналогичные отношения в распределении этих двух видов мы видим в так называемом новоевксинском бассейне, который в геологически совершенно недавнее время существовал на месте нынешнего Черного моря: биоценоз, характеризующийся многочисленными *Dr. polymorpha*, наблюдается в прибрежной полосе, а биоценоз, характеризующийся массовым развитием *Dr. rostriformis*, занимает полосу глубин от 90 до 600 *м*.

Попробуем воспользоваться этими данными для суждения о распределении дреиссенсий в киммерийском бассейне (средний плиоцен). В осадках этого бассейна мы встречаем *Dr. rostriformis*; вместо *Dr. polymorpha* мы находим более или менее близкую к ней форму *Dr. angusta*. На основании того, что мы отметили относительно распространения *Dr. polymorpha* и *Dr. rostriformis* в нынешнем Каспийском море и в новоевксинском бассейне, мы можем ожидать, что и в бассейне киммерийского века *Dr. angusta* (близкая к *Dr. polymorpha*) окажется распространенной преимущественно в мелководных, прибрежных осадках, а *Dr. rostriformis* окажется характерной скорее для несколько более глубокой зоны. Предположение это подтверждается тем, что в заведомо весьма мелководной, так называемой дуабской фации киммерийского яруса присутствие *Dr. rostriformis* до сих пор не установлено, несмотря на колоссальное разнообразие и обилие фауны в осадках этой фации; зато здесь много дреиссенсий группы *Dr. angusta*, довольно близких к *Dr. polymorpha*.

Все это говорит в пользу того, что и в киммерийском бассейне преобладание *Dr. rostriformis* было характерно для зоны несколько более глубокой, чем та, которая характеризуется обилием моллюсков группы *Dr. angusta*. Но вполне

прочно установленным это положение было бы лишь в том случае, если бы оно подтверждалось и другими данными, например, данными морфологии раковины у представителей той и другой группы. Для этого было бы достаточно показать, что форма раковины у *Dr. polymorpha* (и *Dr. angusta*) приспособлена к жизни на незначительной глубине, а у *Dr. rostriformis* — к жизни в более глубокой прибрежной зоне.

Мы уже отметили, что нельзя делать заключения об образе жизни ископаемых форм исключительно на основании их сходства или даже тождества с ныне живущими: образ жизни может заметно изменяться даже в пределах мелких таксономических единиц за очень короткое время. Это подтверждается фактами изменения образа жизни современных животных. Так, африканский буйвол обычно пасется днем и живет преимущественно вне лесов. Но после эпидемии чумы рогатого скота 1890 г., истребившей в Африке огромное количество этих животных, стада буйволов, как это было установлено наблюдениями в течение ряда лет, стали проводить бо́льшую часть времени в лесу и пастись преимущественно ночью.

При рассмотрении образа жизни палеозойских кораллов мы отмечали, что аналогия с ныне живущими кораллами еще не достаточна для суждения о пределах температуры, при которой существовали палеозойские рифообразующие формы (стр. 86).

Часто ключ к экологии давно вымерших форм дает знание образа жизни нынешних организмов, которые имеют приспособления, позволяющие сравнивать ископаемые формы с этими представителями современной нам фауны; при этом ископаемые и ныне живущие формы могут относиться к группам, стоящим в системе животного мира весьма далеко друг от друга. Так, данные о морфологии и образе жизни рака *Cystosoma* помогли нам подойти к разгадке образа жизни силурийского трилобита *Aeglina* (стр. 439), а изучение строения и экологии современного мечехвоста дало нам возможность выяснить значение приспособлений некоторых трилобитов и ракоскорпионов (стр. 261 и 277).

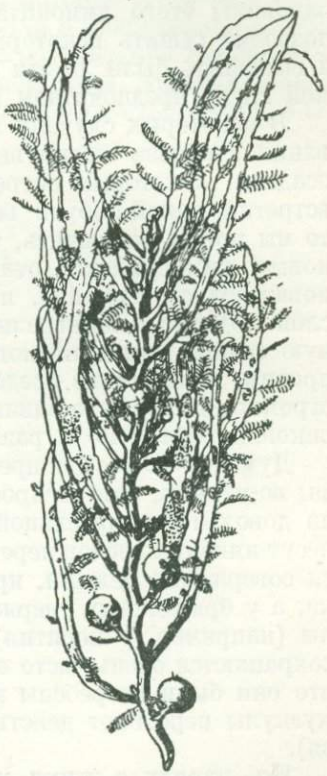


Рис. 462. Водоросль *Sargassum*, из Саргассова моря, с сидячими полипами из класса *Hydrozoa* (перистые колонии) и мшанками. По Гессе.

Мы знаем, что некотрые граптолиты (древовидные) относятся к псевдопланктонным организмам (стр. 66). На то, что они прикреплялись к каким-то посторонним предметам, указывает присутствие острия в основании древовидной колонии. Однако прикрепленные животные могли жить не только на пловучих предметах, но и на дне или на предметах, лежащих на дне. Почему же эти граптолиты считаются псевдопланктонными организмами? Прежде всего потому, что граптолитовые сланцы отлагались, повидимому, в условиях, крайне неблагоприятных для развития и жизни донных животных. Но для выяснения вопроса об образе жизни прикрепленных древовидных граптолитов существенное значение имеет также изучение некоторых нынешних организмов, которые живут в более или менее сходных условиях. Некоторую аналогию тем палеозойским пловучим «водорослевым лесам», в которых обитали граптолиты, прикреплявшиеся к водорослям, представляют пловучие водоросли нынешнего Саргассова моря. К этим водорослям прикрепляются мшанки рода *Membranipora* (стр. 131), черви-трубкожилы рода *Spirorbis* (стр. 87), а также колонии полипов класса *Hydrozoa* (стр. 60), причем эти последние, представленные поразительно мелкими формами, по внешнему виду напоминают прикрепленных граптолитов (рис. 462). Надо, однако, иметь в виду, что Саргассово море, в котором существуют глубокие течения, значительно отличается по гидрологическим условиям

от «граптолитовых» бассейнов, в которых отлагались черные сланцы, и в нем не могут отлагаться осадки, аналогичные последним.

Обильный свет на образ жизни ископаемых форм проливают следы их жизнедеятельности и их движения; эти следы иногда сохраняются в ископаемом состоянии (рис. 2, 99).

Так, пустоты, которые просверливаются некоторыми двустворками (стр. 188), являются прямыми доказательствами работы этих организмов. Если при этом в пустотах мы находим раковины этих моллюсков, то мы убеждаемся, что последние жили в таких пустотах. То же самое можно сказать и о ходах червей (стр. 88).

Недавно были описаны следы, оставленные на илистом дне ползавшим по нему морским аммонитом из рода *Perisphinctes* (стр. 229). Эти следы представляют собою группу параллельных друг другу бороздок, которые оставались ребрами раковины этого аммонита. Совершенно ясно, что изучение подобных следов позволит решить некоторые весьма важные вопросы экологии этих аммонитов и выяснить, были ли эти аммониты донными животными, как они ползали, какой грунт предпочитали и т. д.

В некоторых случаях мы можем подойти к установлению условий существования и образа жизни вымерших организмов, исходя из условий образования осадков, в которых погребены остатки этих организмов. Если мы, например, встретим какой-нибудь вымерший вид в заведомо пресноводных отложениях, то мы можем заключить, что вид этот мог жить в пресной воде. Среднеплиоценовые, киммерийские отложения Черноморской области образовались в солоноватоводном бассейне, напоминающем нынешнее Каспийское море. Дуабские слои Абхазии и Мингрелии представляют собой прибрежную, сильно опресненную фацию киммерийского яруса. За сильную опресненность говорит, между прочим, присутствие представителей пресноводных родов. Здесь мы встречаем в огромном количестве вивипарусов (стр. 200), множество неритин (стр. 199), много раковин рода *Unio* и различные другие формы пресноводного происхождения.

Думать, что все эти пресноводные элементы принесены с суши реками,— нельзя; во-первых, они распространены в большом, часто в колоссальном, количестве на довольно значительной площади Абхазии и Мингрелии; во-вторых, они не несут никаких следов переноса, и даже самые хрупкие из них нередко встречаются совершенно целыми, причем у двустворок сохраняется иногда роговая связка, а у брюхоногих удерживается даже окраска наружной поверхности раковины (например, у неритин); в-третьих, такие пластинчатожаберные, как *Unio*, сохраняются очень часто в виде двух сомкнутых створок, а это указывает на то, что они были погребены живыми (при смерти пластинчатожаберного сводящие мускулы перестают действовать, и раковина обычно автоматически открывается).

Но, наряду с этими моллюсками чисто пресноводного происхождения, мы встречаем немало раковин представителей рода *Cardium* в широком смысле слова. Отсюда мы можем заключить, что встречающиеся в дуабских слоях виды рода *Cardium* могли существовать в сильно опресненной, в весьма слабо солоноватой воде. Некоторые из этих видов встречаются в киммерийских отложениях и других фаций, которые не обнаруживают признаков понижения солености против средней солености киммерийского бассейна. Другие из дуабских кардиумов встречаются в киммерийских отложениях далеко не повсеместно: они совершенно отсутствуют в киммерийских слоях типичных для этого горизонта разрезов Керченского полуострова. Следовательно, мы имеет основание думать, что эти формы были приспособлены к воде с соленостью ниже средней для киммерийского бассейна. Надо заметить, что все подобные виды принадлежат к совершенно вымершим подродам.

Встречая остатки каких-либо донных организмов в породах, относительно которых нам уже известно, что они отлагались в условиях недостатка кислорода, мы можем заключить, что эти животные были приспособлены к жизни в этих условиях, которые были гибельны для большинства организмов. Если же в подобных породах найдены остатки животных, которые заведомо лишены способности жить в указанных условиях, то мы должны сделать вывод, что в данном случае эти животные вели не бентонный, а какой-то иной образ жизни, на-

пример, псевдопланктонный (см. соображения об образе жизни агностуса и оленуса на стр. 267).

Таким образом, мы можем подойти к выяснению условий существования даже тех форм, которые принадлежат к группам, отсутствующим в современной фауне, и которые, следовательно, нельзя экологически изучать способом сравнения с ныне живущими родичами. Однажды установив некоторые экологические особенности этих вымерших форм, мы можем уже ими пользоваться как указателями определенных условий образования осадков.

Экология ископаемых животных в некоторых случаях позволяет нам подойти к вопросу о движениях земной коры. Так, в Кантабрийских горах (северная Испания) известны известняки, возникшие за счет рудистовых банок и достигающие мощности в 230 *м*. Но изучение банок, которые строились меловыми рудистами, показывает, что эти банки существовали в прибрежной полосе, на такой же незначительной глубине, на какой теперь развиваются коралловые рифы. Отсюда мы можем заключить, что участок земной коры, занятый только что упомянутыми известняками, испытывал в то время, когда строились рудистовые банки, процесс опускания.

ГЛАВА XV

# ОБЩИЙ ОЧЕРК ХОРДОВЫХ

В этой главе мы приступаем к рассмотрению исключительно важного и весьма обширного типа — типа хордовых, к которому, кроме некоторых весьма примитивных, но не известных в ископаемом состоянии животных, относятся позвоночные. К этому типу принадлежит человек, сюда же относятся почти все его домашние животные и вообще те животные, которые для человека являлись и являются основным источником животной пищи. Хордовые, и прежде всего позвоночные, изучаются издавна различными биологическими дисциплинами, и в

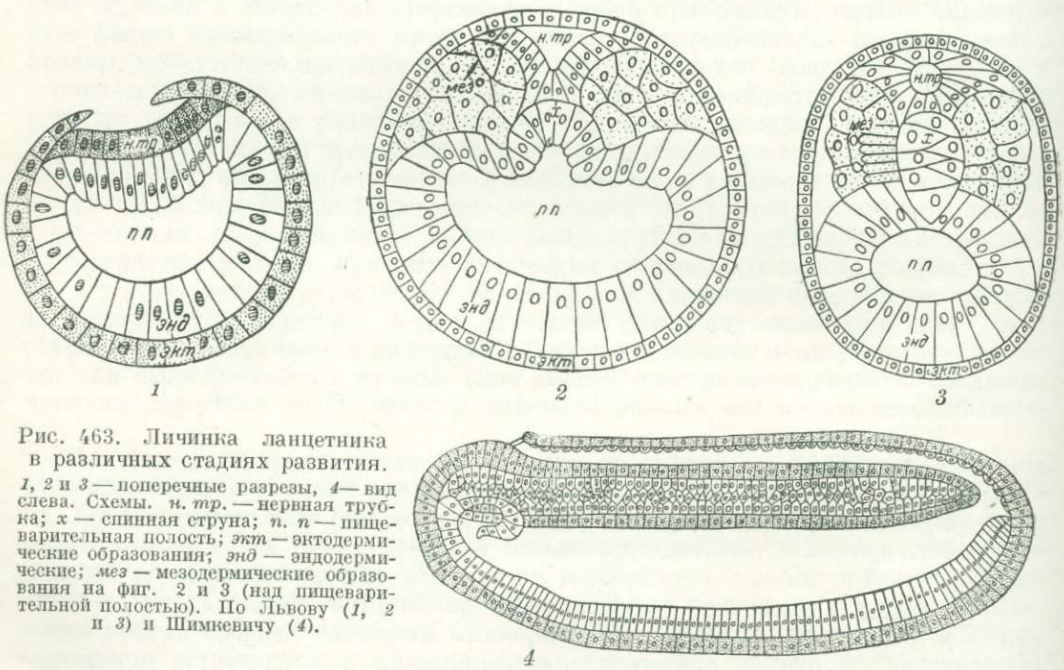



Рис. 463. Личинка ланцетника в различных стадиях развития.
*1, 2* и *3* — поперечные разрезы, *4* — вид слева. Схемы. *н. тр.* — нервная трубка; *х* — спинная струна; *п. п* — пищеварительная полость; *экт* — эктодермические образования; *энд* — эндодермические; *мез* — мезодермические образования на фиг. 2 и 3 (над пищеварительной полостью). По Львову (*1, 2* и *3*) и Шимкевичу (*4*).

общем исследованы гораздо полнее, подробнее и тщательнее, чем любой иной тип животного мира. Далее, история хордовых дает исключительно яркую и убедительную картину развития высших форм из низших, — прогрессивной эволюции, приведшей к человеку. Вполне понятно, что отрасль биологии, изучающая эту группу животных, дала очень много и в области выяснения общих закономерностей эволюции органического мира.

Тип хордовых содержит множество каждому знакомых животных: всевозможных рыб, лягушек, саламандр, черепах, ящериц, змей, крокодилов, птиц, разнообразных домашних и диких млекопитающих, живущих на суше и в воде, от самых мелких, как мыши, до крупнейших, как киты. Все эти многочисленные формы принадлежат, однако, к одной высшей группе — подтипу позвоночных.

Низшие хордовые, не найденные в ископаемом состоянии, важны для нас в том отношении, что их изучение проливает свет на филогению всего типа.

Хордовые — двусторонне-симметричные животные, характеризующиеся наличием внутри тела осевого скелета в виде сплошного упругого, гибкого стержня, который называется спинной струной, или хордой (по-латыни chorda dorsalis, отсюда и название типа). В течение всей жизни спинная струна сохраняется лишь у низших хордовых. У высших же хорда имеется лишь на сравнительно ранних стадиях индивидуального развития, а впоследствии она вытесняется членистой осью, состоящей из позвонков и называемой позвоночным столбом, или позвоночником. Поэтому высшие хордовые и называются позвоночными. Над осевым скелетом находится центральная нервная система, представленная в виде так называемой нервной трубки (рис. 463). Под осевым скелетом располагается пищеварительная трубка, начинающаяся впереди ртом и оканчивающаяся, в задней части тела, анальным отверстием. Спинная струна возникает путем отщепления от спинной, верхней стенки пищеварительной трубки и является, следовательно, образованием эндодермического происхождения. Нервная трубка возникает как впячивание на верхней стороне зародыша (рис. 463 и 466), и поэтому представляет собой эктодермическое образование.

Все низшие хордовые, а также низшие позвоночные, которых мы в просторечии объединяем под названием рыб, живут в воде и имеют в течение всей своей жизни жабры и жаберные щели,—отверстия, которые прободают стенку переднего отдела пищеварительной трубки. У наземных позвоночных жаберные щели имеются лишь в зародышевой жизни, но здесь они не сквозные.

Хордовым свойственна метамерия, т. е. членистое расположение главных систем органов, в частности скелета, хорошо выраженная у низших хордовых и у зародышей высших. Впрочем, метамерия у животных этого типа менее отчетлива, чем у знакомых нам групп членистоногих, например у трилобитов, а также у кольчатых червей и некоторых других беспозвоночных. Хордовые имеют вторичную полость тела, или целом (стр. 25). Кроме того, следует заметить, что, подобно животным некоторых других типов (стр. 26), хордовые имеют вторичный рот, образующийся на стороне, противоположной от первичного рта гаструлы, который у них превращается в анальное отверстие (рис. 463).

Тип хордовых можно разделить на четыре подтипа; 1) *Hemichordata*, или полухордовые; 2) *Tunicata*, или оболочники; 3) *Cephalochordata*, или головохордовые; и 4) *Vertebrata*, или позвоночные.

Нет никаких сомнений в том, что последние две группы близко родственны одна другой и должны быть отнесены к типу хордовых; что же касается первых двух групп, то принадлежность их к хордовым, как мы скоро увидим, весьма вероятна, но не может считаться вполне доказанной.

Полухордовые. Типичным представителем этих морских животных является *Balanoglossus* (рис. 464). Это животное имеет на переднем конце своего червеобразного тела хоботок, за которым находится так называемый воротник, причем хоботок и воротник, взятые вместе, немного похожи на жолудь. Жаберные щели, прободающие стенку глотки, по своему характеру и расположению сильно напоминают жаберные щели типичных хордовых. В области воротника имеется нервный тяж, который, быть может, соответствует нервной трубке, характерной для хордовых, а в области хоботка есть образование, которое обычно считают гомологичным спинной струне.

Рис. 464. Взрослый *Balanoglossus*, ныне живущий. Из Ромера.

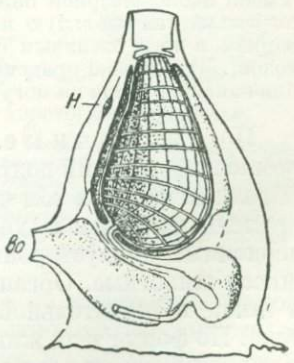



Рис. 465. Схематический разрез одиночного оболочника. Из Ромера.
*во* — выводное отверстие; *Н* — нервная система.

Эти черты говорят в пользу филогенетической близости данной группы к остальным хордовым. В то же время крошечная личинка сильно напоминает личинки многих иглокожих, и это не едко считается одним из указаний на близкие родственные отношения между полухордовыми и иглокожими.

Оболочники. Животные этого подтипа живут тоже в морях. Они имеют особую оболочку, покрывающую тело и по своему составу близкую к растительной клетчатке. Эти животные во взрослом состоянии не похожи на хордовых ни по внешнему виду, ни по внутреннему строению. Некоторые из них — свободно плавающие формы, но наиболее близким к предкам всего подтипа является, повидимому, класс асцидий (*Ascidiae*), большинство которых ведет сидячий образ жизни. Взрослая асцидия имеет вид двугорлой банки (рис. 465). Вода входит через горлышко на верхушке «банки», и выходит через горлышко, расположенное сбоку. Верхнее отверстие ведет в широкую полость, пронизанную многочисленными жаберными щелями. На дне этой полости есть отверстие, ведущее в пищеварительную трубку, которая заканчивается анальным отверстием в боковом горлышке. Взрослое животное не имеет ни спинной струны, ни трубки и, может быть, только по своему жаберному аппарату оно представляет некоторое отдаленное сходство с типичными хордовыми. Иную картину представляет строение личинки. Эта последняя представляет собой свободно плавающее существо, несколько напоминающее головастика и имеющее длинный хвост, при помощи которого личинка плавает. Внутри хвоста есть спинная трубка. Эти черты строения личинки асцидии, по мнению большинства исследователей, рекапитулируют строение предков и, таким образом, указывают на то, что асцидии принадлежат к типу хордовых. Проплавав некоторое время, личинка прикрепляется к какому-нибудь подводному предмету и испытывает изменения, в результате которых животное приобретает вид и строение знакомой нам двугорлой банки.

Головохордовые. Этот подтип содержит немногие мелкие морские формы, которые принадлежат, без сомнения, к числу типичных хордовых животных. Характерным представителем головохордовых является ланцетник (*Branchiostoma*, или *Amphioxus*). Это маленькое, полупрозрачное морское животное, напоминающее по форме тела рыбку

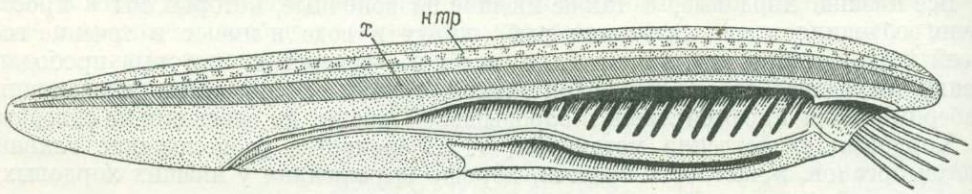



Рис. 466. Схематический продольный разрез ланцетника (*Amphioxus*).
*н. тр* — нервная трубка, *х* — спинная струна. Рот, ведущий в пищеварительную трубку, окружен щупальцами. По Боасу.

(рис. 466), имеет хорошо развитую спинную струну, которая тянется от заднего конца тела до переднего. Поэтому-то ланцетник и его родичи носят название головохордовых. Обособленной головы нет, чем и объясняется другое название рассматриваемого нами подтипа — бесчерепные. У ланцетника нет никаких других скелетных элементов, кроме спинной струны, нет и парных конечностей. Над спинной струной тянется тонкостенная нервная трубка, полость которой расширяется в своей передней части. Имеются многочисленные жаберные щели. Мы не даем здесь подробного описания анатомического строения ланцетника, но и те немногие черты, которые только что отмечены нами, определенно указывают на то, что головохордовые, или бесчерепные, близки к родоначальникам подтипа позвоночных. Рассмотрение наиболее примитивных из позвоночных, как мы скоро увидим, подтверждает этот вывод. Однако некоторые особенности строения ланцетника, — в частности, существование особой околожаберной полости, в которую открываются жаберные щели, — указывают на весьма значительную и своеобразную специализацию, связанную, повидимому, с зарыванием в ил и пасивным способом питания (микроскопическими частицами, приносимыми водой). Эта далеко продвинувшаяся специализация указывает на то, что ланцетник и его ближайшие родичи не могут быть отнесены к числу прямых предков позвоночных.

Позвоночные. *Vertebrata*, или позвоночные, представляют собою, несомненно, высший подтип хордовых, содержащий огромное количество разнообразных форм, в том числе множество вымерших. Все известные до настоящего времени ископаемые хордовые принадлежат именно к этому подтипу. Все позвоночные — двусторонне-симметричные, самостоятельно, активно передвигающиеся животные. Органы, служащие для захвата пищи и для защиты от врагов, а также в значительной степени органы чувств, находятся близ переднего конца тела. По форме тела животные этого подтипа представляют большое разнообразие в зависимости от среды обитания и образа жизни. Первоначальной средой была вода; круглоротые и рыбы продолжают жить в воде, в то время как животные остальных классов являются в подавляющем большинстве случаев обитателями суши, и лишь некоторые вторично приспособились к жизни в воде. Оставляя пока в стороне облик этих наземных форм, коснемся здесь вопроса о форме тела первично-водных позвоночных. Для нектонных позвоночных весьма совершенной является торпедовидная форма тела, с наибольшей шириной несколько ближе к

переднему концу тела, чем к заднему. Такая форма представляет наименьшее сопротивление воде при движении тела вперед. Именно такую форму имеют обычно нектонные рыбы. Наиболее важным органом движения является при этом хвостовой плавник. Мощные движения хвоста, связанные с волнообразным изгибанием всего тела, быстро продвигают рыбу вперед (рис. 467).

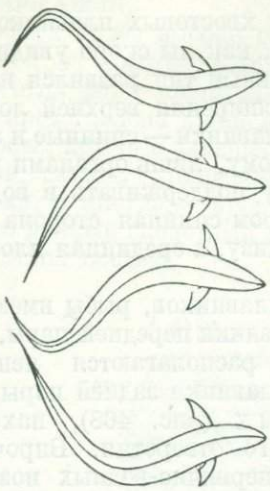


Рис. 467. Схема движения нектонной рыбы. По Шулейкину, из Зернова.

Рыбы имеют непарные и парные плавники (рис. 468). Непарные располагаются в плоскости, делящей тело на правую и левую половины. На верхней стороне тела — один или два спинных плавника, в области хвоста — один хвостовой, на нижней стороне, позади анального отверстия, — один анальный. Впрочем, спинные плавники могут сливаться или, наоборот, распадаться на большее число плавников, а в некоторых случаях наблюдается слияние анального или

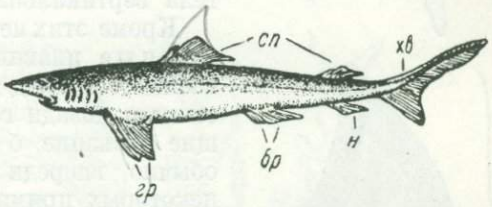



Рис. 468. Схема, показывающая расположение непарных и парных плавников у рыб.

*сп* — спинные плавники; *хв* — хвостовой плавник; *гр* — грудные плавники; *бр* — брюшные плавники; *а* — анальный плавник. По Ромеру.

спинных с хвостовым плавником. При изучении систематики и филогении большое значение имеет морфология хвостового плавника (рис. 469). Для более или менее примитивных групп наиболее обычны два типа хвостового плавника. Первый из них, дифицеркальный, или равнолопастный, характеризуется тем, что задний конец позвоночника, проникающий в плавник и заканчивающийся у самого кончика этого последнего, делит плавник на более или менее равные лопасти: верхнюю и нижнюю. Другой тип, гетероцеркальный, или неравнолопастный, характеризуется тем, что задний конец осевого скелета заходит в верхнюю лопасть, которая короче нижней; бóльшая часть плавника лежит ниже позвоночного столба. У некоторых низших форм наблюдается обратное этому отношение между лопастями, причем задний конец позвоночника заходит в нижнюю лопасть, а не в верхнюю. Такой тип можно назвать гипоцеркальным, или обратно-неравнолопастным (рис. 480). У некоторых рыб хвостовой плавник близок к типичному гетероцеркальному, но отличается от гетероцеркального тем, что отвернутый кверху задний конец центральной оси не доходит уже до кончика верхней лопасти плавника, которая в данном случае по своей длине мало отличается от нижней. Этот тип плавника, представляющий собой видоизменение гетероцеркального, можно назвать укороченно-гетероцеркальным, или укороченно-неравнолопастным. Многие широко распространенные в настоящее время рыбы имеют хвостовой плавник гомоцеркального, или ложно-равнолопастного

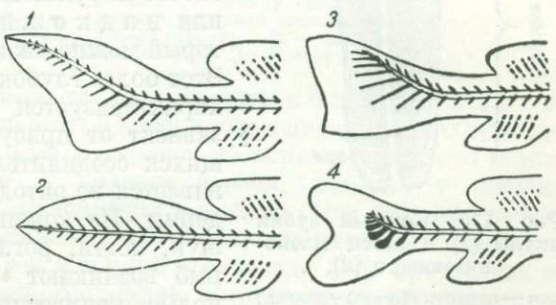



Рис. 469. Схема хвостовых плавников.

*1* — гетероцеркальный тип, встречающийся у большинства акул, примитивных двоякодышащих, лучеперых рыб и некоторых древних кистеперых; *2* — дифицеркальный тип, встречающийся у *Pleuracanthodii* и у более новых двоякодышащих и кистеперых; *3* — укороченно-гетероцеркальный и *4* — гомоцеркальный типы, встречающиеся у более новых лучеперых рыб. По Ромеру.

типа, внешне вполне симметричный, с одинаково длинными верхней и нижней лопастями, но сохраняющий в своем внутреннем строении следы отклоненного кверху заднего конца позвоночника, причем нижние остистые отростки позвонков сильно расширены. Гомоцеркальный тип представляет собою как бы завершение эволюции укороченно-гетероцеркального типа в сторону внешней симметрии хвостового плавника.

Что касается двух наиболее примитивных типов хвостовых плавников, дифицеркального и гетероцеркального, то история рыб, как мы скоро увидим, показывает, что дифицеркальный тип развился из гетероцеркального путем расширения верхней лопасти.

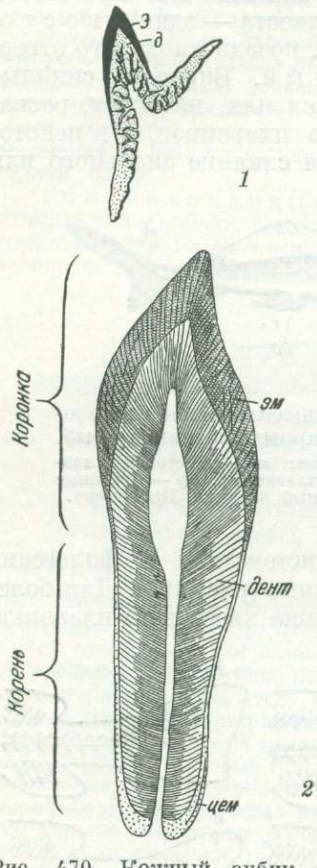



Рис. 470. Кожный зубик акулы (*1*) и резец млекопитающего (*2*).

*цем* — цемент; *д*(*дент*)—дентин; *э*(*эм*) — эмаль. По Ромеру (*1*) и Штёру (*2*).

Остальные непарные плавники — спинные и анальные — являются, повидимому, лишь органами равновесия, помогая животному поддерживать в воде такое положение, при котором спинная сторона обращена кверху, брюшная книзу, а срединная плоскость тела вертикальна.

Кроме этих непарных плавников, рыбы имеют еще парные плавники. Плавники передней пары, называемые грудными, располагаются непосредственно позади головы; плавники задней пары, носящие название брюшных (рис. 468), находятся обычно впереди анального отверстия. Впрочем, у некоторых примитивных первично-водных позвоночных парных плавников, как мы скоро увидим, нет; кроме того, парные плавники иногда утрачиваются у рыб, имеющих очень длинное тело. Грудные и брюшные плавники у рыб служат обычно в качестве рулей для поворотов при плавании, а, кроме того, также для удержания тела в его обычном положении (спинной стороной кверху, брюшной — книзу).

Кожа. Кожа у позвоночных состоит из двух слоев: наружного, который называется кожицей, или надкожицей, и более глубокого слоя, который можно назвать кожей в узком смысле слова. Этот более глубокий слой, более или менее толстый, характеризуется прочностью и растяжимостью, что зависит от присутствия многочисленных переплетающихся соединительнотканных волокон. Кожица развивается из эктодермы, а собственно кожа — из мезодермы. Из кожицы могут образоваться роговые чешуи, когти, рога, а также перья. В коже многих рыб возникают «кожные зубики» (рис. 470), обычно полые, конические образования, состоящие, главным образом, из особой близкой к кости ткани—дентина и покрытые колпачком из чрезвычайно твердого, блестящего эмалеподобного вещества. Эти «кожные зубики» очень замечательны в том отношении, что они дают начало не только некоторым характерным для различных рыб чешуям, но и зубам позвоночных. И, действительно, обыкновенные зубы очень близки по своему строению и составу к этим «кожным зубикам».

Хрящ и кость. Кроме спинной струны, позвоночные имеют еще особую скелетную систему. Тканями, из которых состоит эта последняя, являются хрящ и кость. Хрящ — сравнительно мягкая, просвечивающая ткань, содержащая округлые клетки и упругое межклеточное вещество, способная расти путем расширения. Кость значительно отличается от хряща по своему микроскопическому строению, всегда сложному и характеризующемуся присутствием сильно ветвящихся клеток в волокнистой основной массе, пропитанной кальциевыми солями, преимущественно фосфорнокислой известью. Кость гораздо прочнее хряща и, в отличие от этого последнего, растет не путем расширения, а путем образования новых слоев на ее поверхности.

Хрящевой скелет имеют многие низшие позвоночные. Хрящевые образовния сохраняются в ископаемом состоянии лишь тогда, когда в них отлагаются кальциевые соли, как это наблюдается у некоторых рыб. Следует подчеркнуть, что подобное обизвествление нельзя понимать как превращение к кость, так как в подобных случаях ткань сохраняет все признаки хряща и отнюдь не принимает строения кости.

У всех более высоко организованных позвоночных скелет состоит, главным образом, из костной ткани. Однако на ранних стадиях индивидуального развития этих форм значительная часть скелета, впоследствии становящегося костным, представлена хрящем.

Кости, которые замещают хрящевые образования и формируются путем постепенной замены хрящевой ткани костною, называются замещающими костями, а иногда — просто хрящевыми. Это последнее название указывает на то, что данный скелетный элемент у зародыша закладывается как хрящ, а потом заменяется костью.

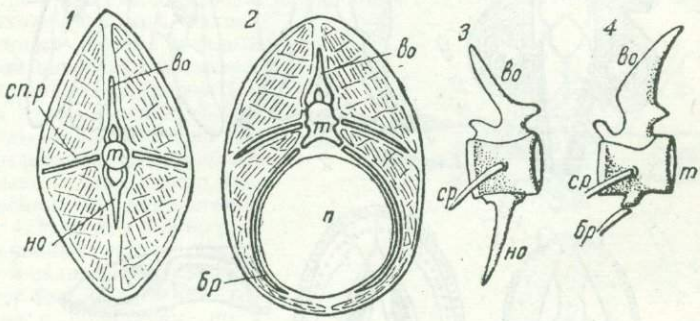



Рис. 471.

*1* — схематический поперечный разрез через хвост рыбы; *2* — разрез через туловище; видно отношение позвонков и ребер к мускулатуре и к полости тела; *3* — схема хвостового позвонка у рыб отряда *Teleostei*; *4* — туловищный позвонок. *n* — полость тела; *m* — тело позвонка; *ср* (*сп. р*) — верхние (спинные ребра), лежащие между спинной и брюшной группами мускулов; *но* — нижний остистый (гемальный) отросток; *во* — верхний остистый (невральный) отросток; *бр* — нижние (брюшные) ребра, окружающие полость тела. По Ромеру.

От подобных костей надо отличать так называемые кожные кости, т. е. костные элементы, которые образуются в коже и уже с начала своего существования состоят из костной ткани, а не из хряща. Кожные кости часто соединяются с замещающими, особенно в области черепа, который у высших форм представляет комплекс костей замещающих и кожных. Эти два типа костей не отличаются один от другого признаками своего микроскопического строения; следовательно, для выяснения типа той или иной кости надо либо проследить ее развитие у зародыша, либо изучить эволюционную историю этого образования в ряду предков исследуемого вида.

Хрящевые скелетные элементы, а следовательно, и замещающие кости, их сменяющие без нарушения общей формы этих образований, являются древнейшими элементами скелета позвоночных (помимо, конечно, спинной струны — образования еще более древнего происхождения); поэтому эти хрящи и замещающие кости объединяются под названием первичного скелета. Кожные же кости, онтогенетически и филогенетически позже присоединяющиеся к внутреннему скелету, составляют вторичный скелет.

Осевой скелет. Спинная струна хорошо развита лишь у примитивных форм. У других во взрослом состоянии она слабо выражена или совсем отсутствует. Осевой скелет представлен, главным образом, позвоночным столбом, состоящим из позвонков, которые в подавляющем большинстве случаев подвижно соединяются друг с другом. В процессе развития особи спинная струна более или менее окружается группами небольших хрящей, расположенными в ряд, тянущийся от конца хвоста до головы. Хрящи каждой из таких групп, срастаясь друг с другом, часто образуют диск или кольцо, называемое телом позвонка (рис. 471).

Непосредственно над спинной струной, или над рядом тел позвонков лежит нервная трубка. Обычно над телом позвонка образуется скелетная дуга, которая защищает нервную трубку и может быть названа верхней дугой позвонка. В хвосте имеются нижние дуги позвонков, которые расположены под телами позвонков и защищают проходящие здесь кровеносные сосуды. Дистальные, сводовые части нижних и верхних дуг вытягиваются в более или менее длинные шипы, которые называются, в зависимости от своего положения, либо верхними, либо нижними остистыми отростками.

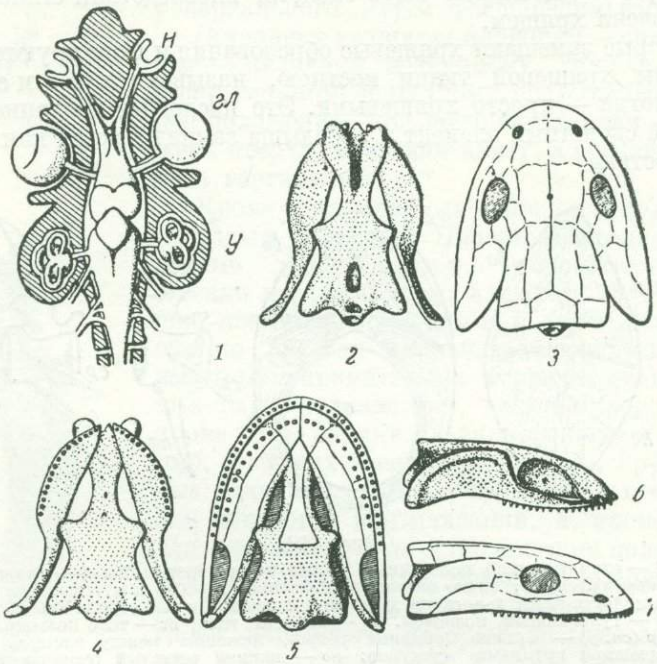



Рис. 472. Схемы мозговой коробки и черепов.

*1* — схема, показывающая отношение мозговой коробки к нервной системе и к органам чувств у рыб (мозговая коробка изображена рассеченной по горизонтальной плоскости; мозговая коробка образует парные капсулы, которые содержат обонятельные мешки *Н*, защищает глазные яблоки — *гл* и заключает в себе каналы и мешки уха — *у*); *2* — *6* — схемы черепов с кожными костями и без них (хрящ и замещающие кости покрыты точками, а кожные кости оставлены белыми); *2*, *4*, *6* — череп акулообразной рыбы, у которой мозговая коробка и первичные верхние челюсти не срастаются; *2* — сверху, *4* — снизу, *6* — сбоку; *3*, *5* и *7* — череп типа, который существует у костных рыб и более высокоорганизованных форм: *3* — сверху, *5* — снизу, *7*—сбоку. По Ромеру.

От позвонков некоторой средней части позвоночного столба отходят ребра, располагающиеся между спинным и брюшным отделами мускулатуры (рис. 471); у примитивных форм ребра имеются в каждом сегменте от шеи до основания хвоста. Кроме этих межмускульных ребер, у рыб имеются ребра, располагающиеся ниже, а именно — между брюшным отделом мускулатуры и стенкой полости тела. Ребра первой категории могут быть названы верхними, а ребра второй категории — нижними. У наземных позвоночных нижних ребер нет. У большинства наземных имеется непарная кость, грудина, к которой прикрепляются нижние концы многих ребер.

Скелет непарных плавников рыб (рис. 469) состоит из многочисленных параллельных палочкообразных хрящей, или костей.

В отличие от головохордовых, позвоночные всегда имеют череп. В череп входят: 1) хрящевая или костная мозговая коробка (рис. 472), которая содержит мозг, защищает глаза и, кроме того, вмещает парные органы — обоняния и слуха, и 2) скелет передней части кишечника, представляющий собой ряд дуг, из которых передние у большинства позвоночных преобразовались в челюсти, а остальные служат остовом для органов дыхания. У наиболее низко

организованных позвоночных, как мы скоро увидим, челюстей нет. У наземных сильно редуцируется система дуг, которая у водных служит скелетом жаберной области.

К этим первичным скелетным элементам присоединились кожные кости, которые вошли в соприкосновение с находящейся под ними мозговой коробкой и первичными челюстями (рис. 472[3], 472[5]).

Мускулатура. Мускулы почти никогда не сохраняются в ископаемом состоянии, но органы эти очень тесно связаны со скелетом; поэтому в некоторых случаях исследователям удавалось восстановить мускулатуру представителей совершенно вымерших групп. У рыб значительная часть мускулатуры имеет метамерное расположение, представляя ряд сегментов, тянущийся вдоль спины и боков тела. Эти сегменты по своему положению соответствуют позвонкам. Лишь немногие мускулы—и притом у сравнительно немногих групп животных — прикрепляются к коже; подавляющее же большинство мускулов прикрепляется к различным частям внутреннего скелета. Кроме того, мускулы имеются во внутренних органах.

Нервная система. Центральная нервная система позвоночных состоит из головного мозга и спинного мозга. От этих образований к различным органам тянутся нервы. Спинной мозг, как известно, проходит вдоль спины над спинной струной и над телами позвонков через верхние дуги этих последних. От спинного мозга, который содержит узкий центральный канал, отходят спинномозговые нервы (по одной паре на каждый сегмент). Головной мозг — весьма сложно построенное образование. Морфологию его в некоторых случаях можно изучать по внутренним ядрам мозговой коробки (рис. 473). В нем можно различать три основных отдела: передний, средний и задний мозг. Передний мозг имеет два полушария, которые связаны с обонянием, но у высших форм сильно расширяются и становятся местонахождением высшей деятельности головного мозга.

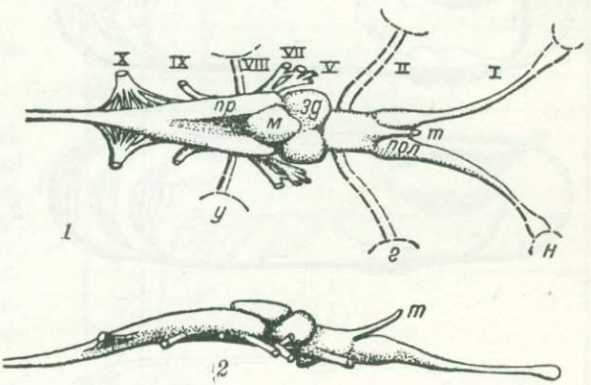



Рис. 473. Восстановленный головной мозг и черепные нервы *Macropetalichthys*, девонской панцырной акулообразной рыбы.

*1* — сверху; *2* — сбоку. Головные нервы пронумерованы, *пол.*— мозговые полушария; *м* — мозжечок; *г* — глаз; *пр* — продолговатый мозг; *н* — ноздря; *у* — ухо; *зд* — зрительные доли среднего мозга; *m* — теменной орган. По Стеншио.

За полушариями находятся: вверху — теменной орган, у примитивных позвоночных представляющий орган зрения, а внизу — мозговая воронка. Крыша среднего мозга имеет два возвышения, разделенные срединной бороздкой и называемые зрительными долями, которые связаны со зрением. Задний мозг состоит, главным образом, из продолговатого мозга, связанного с осязанием, вкусом, слухом и чувством равновесия, и лежащего выше мозжечка, который координирует работу мышц тела и управляет движениями для сохранения равновесия. От головного мозга отходит 10—12 пар нервов. Отверстия, через которые проходят эти нервы, нередко можно видеть на хорошо сохранившихся ископаемых черепах.

Органы чувств. Орган обоняния является парным образованием у всех позвоночных, за исключением бесчелюстных, представляющих собою низший класс этого подтипа. У примитивных форм имеется пара обонятельных мешков, в которые проникает вода и в которых помещаются обонятельные клетки. Кроме парных глаз, иногда имеется еще средний теменной глаз, для которого у многих древнейших ископаемых форм было особое отверстие в крыше черепа (рис. 543). Орган слуха, в то же время служащий и органом равновесия, всегда является парным. Функция восприятия равновесия сосредоточивается в полукружных каналах (рис. 472), которых обычно бывает три, причем они располагаются в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Впрочем, у некоторых низших форм имеется только два таких канала, или даже один. Кроме того, первично-водные позвоночные имеют еще одну систему органов чувств. Это — органы боковой линии, расположенные в каналах или порах, которые тянутся вдоль боков тела и на голове.

Органы пищеварения. Пищеварительная трубка начинается ротовым отверстием у переднего конца тела и может быть подразделена на ротовую полость, глотку (которая всегда связана с органами дыхания, так как у водных стенки ее прободены жаберными отверстиями, а у наземных с глоткой связаны легкие), пищевод, представляющий собой простую более или менее растяжимую трубку, желудок и кишку, которая открывается либо в клоаку, т. е. полость, в которую открываются, кроме того, протоки мочевых и половых органов, либо непосредственно наружу, особым анальным отверстием. С пищеварительной трубкой связаны пищеварительные железы, из которых крупными являются печень и поджелудочная железа. Вся пищеварительная

трубка, за исключением ротовой полости и заднего конца кишки, имеет эндодермическое происхождение. Ротовая полость и задний конец кишки образуются путем впячивания эктодермы. Зубы, как органы, способные сохраняться в ископаемом состоянии, имеют чрезвычайно важное значение для палеонтолога. В дальнейшем нам придется уделить много внимания этим образованиям.

Органы дыхания. Органы дыхания у первично-водных позвоночных представлены жабрами. Одна, низшая группа этих животных (бесчелюстные) характеризуется своеобразной системой внутренних жаберных мешков эндодермического происхождения. У остальных же развились наружные, эктодермического происхождения, жабры. У большинства рыб — пять пар жабер, но у древнейших их было, как мы скоро увидим, гораздо больше. У многих сохраняется особое добавочное переднее отверстие — брызгальце, которое ведет в глотку. С развитием легких жабры редуцируются и исчезают, но некоторые части жаберного аппарата сохраняются, неся, однако, совершенно иные функции (стр. 338).

Система путей, проводящих жидкости. Весьма важной частью тела позвоночных является система путей, проводящих жидкости, прежде всего — кровеносная система. До настоящего времени палеонтологи лишь в очень редких случаях пытаются дать реконструкцию кровеносной системы вымерших позвоночных. В этой книге мы не будем описывать органы кровообращения ископаемых форм. Кровеносная система позвоночных состоит из центрального органа кровообращения — сердца и кровеносных сосудов. Сосуды, несущие кровь из сердца к различным органам, называются артериями, а сосуды, по которым кровь направляется к сердцу, называются венами. У рыб сердце (рис. 474[1]) состоит из двух главных отделов: предсердия и желудочка. Кроме того, за предсердием имеется тонкостенный мешок, называемый венозной пазухой, а перед желудочком — мускулистая трубка, называемая артериальным конусом. От желудочка отходит сосуд, называемый брюшной аортой (рис. 474[1]) и направляющийся к жаберной области; брюшная аорта распадается на многочисленные мелкие сосуды. Эти последние разветвляются на множество тончайших волосных сосудов, или капилляров. Через стенки этих капилляров в жабрах кровь получает кислород и отдает углекислоту. Из жабер собираются сосуды, которые соединяются в спинную аорту. Эта последняя снабжает своими разветвлениями капиллярные системы всех органов тела. Капилляры, проходящие в этих органах, вновь собираются в сосуды, — вены, которые несут «нечистую» кровь к предсердию. Таким образом, рыбы имеют один круг кровообращения; сердце содержит у них лишь «нечистую», так называемую венозную кровь.

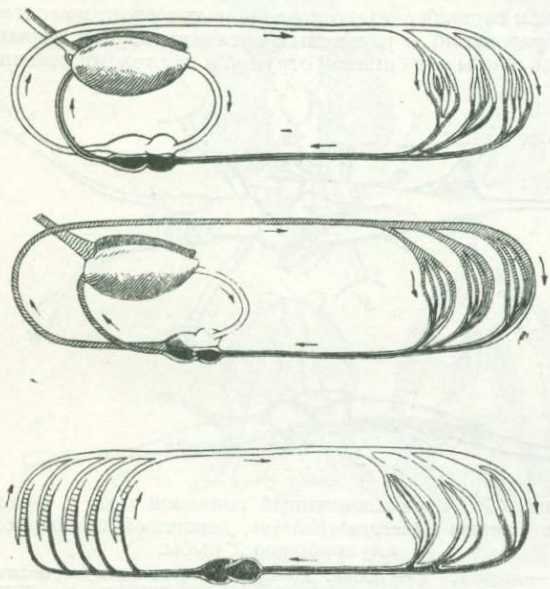



Рис. 474. Схема кровообращения позвоночных.
*1* — рыбы; *2* — взрослого земноводного или пресмыкающегося; *3* — птицы или млекопитающего. По Гейнцу.

У земноводных, представляющих собой низший класс наземных позвоночных, сердце состоит уже из трех главных отделов: двух предсердий и одного желудочка. В левое предсердие впадают вены, несущие из легких окисленную, иначе говоря, артериальную кровь, а в правое — вены, идущие от других органов и несущие венозную кровь. Из обоих предсердий кровь поступает в желудочек, который, следовательно, содержит смешанную кровь. Из желудочка кровь идет по легочной артерии — к легким, а по аорте—ко всем другим органам. От этих последних кровь направляется к правому предсердию. Земноводные, следовательно, имеют два круга кровообращения: малый (от желудочка к легким и от легких — к левому предсердию) и большой (от желудочка к органам тела и оттуда — к правому предсердию).

Дальнейшая эволюция наземных позвоночных ведет к разделению желудочка на два отдела — правый и левый желудочки. Это разделение осуществляется уже в классе пресмыкающихся (рис. 474[2]), у которых, однако, правый и левый желудочки имеют сообщение между собой (за исключением крокодилов, у которых перегородка, разделяющая желудочки, является полной).

У высших наземных позвоночных, млекопитающих (рис. 474[3]) и птиц, сердце всегда разделено на два предсердия и два желудочка. Малый круг ведет от правого желудочка через легочную артерию к легким, а оттуда через легочные вены — к левому предсердию. Большой ведет от левого желудочка через аорту и ее разветвления в капиллярные системы различных органов, а далее через вены — к правому предсердию.

Здесь мы дали лишь самую грубую схему кровообращения и в общих чертах проследили лишь пути снабжения органов тела кислородом. Однако органы кровообращения несут и

другие важные функции. Так, кровь, направляющаяся к почкам, освобождается там от таких веществ, как мочевина и углекислота. Кровь, направляющаяся к кишке, не возвращается оттуда прямо к сердцу, а идет к печени, где она оставляет сахар, который перерабатывается там в гликоген — вещество, близкое по своим свойствам и составу к крахмалу.

Кроме кровеносной системы, позвоночные имеют еще л и м ф а т и ч е с к у ю  с и с т е м у, каналы которой содержат жидкость бесцветную, л и м ф у.

О р г а н ы  в ы д е л е н и я. Органами выделения являются две п о ч к и с их каналами — м о ч е т о ч н и к а м и.

Р а з м н о ж е н и е. Почти все позвоночные раздельнополы. Животное имеет одну пару половых желез — либо мужских, либо женских. Позвоночные откладывают яйца или рождают уже развившихся детенышей. Живородность характерна для высших млекопитающих, но она наблюдается также и у некоторых представителей классов пресмыкающихся, земноводных и даже рыб.

К л а с с и ф и к а ц и я. Позвоночные могут быть подразделены на следующие классы;

1. Бесчелюстные (*Agnatha*).
2. Рыбы (*Pisces*).
3. Земноводные, или амфибии (*Amphibia*).
4. Пресмыкающиеся, или рептилии (*Reptilia*).
5. Птицы (*Aves*).
6. Млекопитающие (*Mammalia*).

Таким образом, всех первичноводных челюстных позвоночных можно объединить в один класс рыб. Бесчелюстные же, наоборот, представляют собой весьма своеобразную и очень давно обособившуюся ветвь первично-водных позвоночных.

Четыре следующих класса обычно объединяют в надкласс четвероногих животных, или *Tetrapoda*.

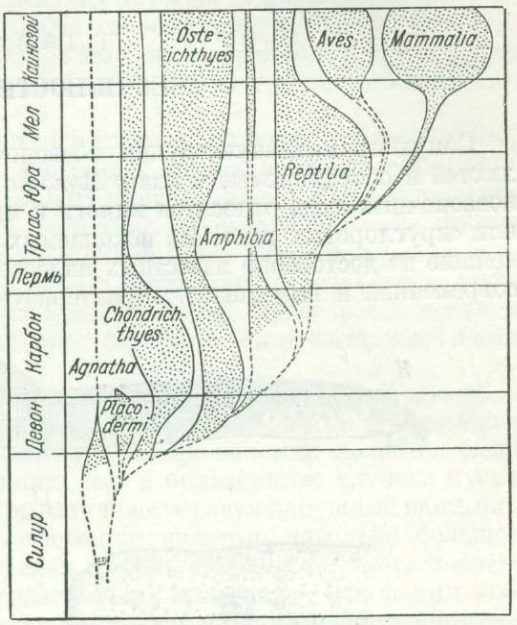



Рис. 475. Родословное дерево позвоночных. Толщина различных ветвей дает приблизительное указание на обилие или малочисленность соответствующих групп. По Ромеру.

Рис. 475 показывает филогенетические отношения между основными группами позвоночных и дает представление о геологической хронологии развития этих классов. Этой схемой можно пользоваться при чтении дальнейших глав, посвященных классам позвоночных.

ГЛАВА XVI

## БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ И РЫБЫ

Самую примитивную группу позвоночных составляют формы, лишенные челюстей и объединяемые в класс *Agnatha*, или бесчелюстных. Из ныне живущих позвоночных сюда относятся миноги и миксины, входящие в отряд *Cyclostomata*, или «круглоротых рыб». Из ископаемых же к этому классу причисляются древнейшие из достоверно известных палеозойских позвоночных. Обе эти группы, современная и вымершая, характеризуются некоторыми общими признаками,

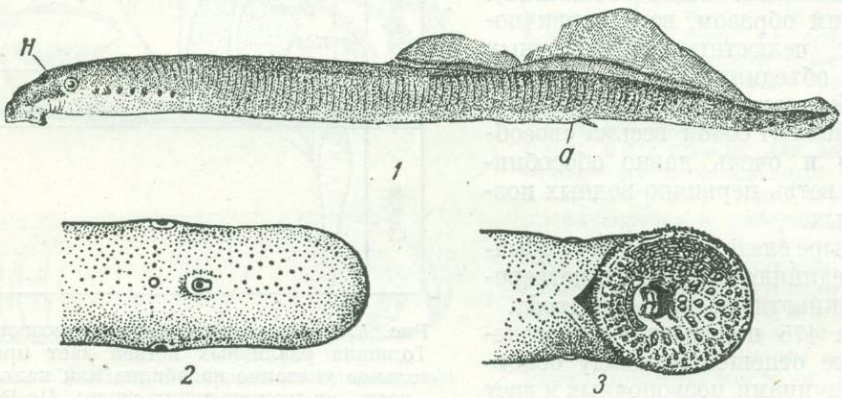



Рис. 476. Минога.

*1* — общий вид сбоку; *2* — голова сверху; *3* — голова снизу (видны ротовая воронка и в ее центре язык с роговыми зубцами). *а* — анальное отверстие; *н* — ноздря. На фиг. 2 видны: ноздря и за нею теменной глаз. По Бобринскому (*1*) и Норману (*2* и *3*).

отличающими их от всех остальных позвоночных, в частности — отсутствием челюстей и отсутствием или слабым развитием парных конечностей, гомологичных соответствующим конечностям настоящих рыб и четвероногих.

Рис. 477. Миксина.

*жс* — общее жаберное отверстие. По Гудричу.

Изучение этого класса мы начнем рассмотрением ныне живущих его представителей.

Нынешние «круглоротые рыбы», миноги (рис. 476) и миксины (рис. 477), имеют длинное, несколько змеевидное, вернее — угреобразное тело с гладкой слизистой кожей, на которой нет никаких чешуй. Они совершенно лишены парных конечностей. Имеются лишь непарные плавники. Жабры имеют эндодермическое происхождение и, в отличие от жабер настоящих рыб, представляют собою округлые или линзовидные мешки. Число жабер — от шести до четырнад-

цати. Челюстей нет, но есть своеобразная присасывательная ротовая воронка, поддерживаемая особым кольцевидным хрящем и служащая для прикрепления к другим животным. Настоящих зубов нет. В течение всей жизни сохраняется хорошо развитая спинная струна.

Минога ведет полупаразитический образ жизни: она присасывается к рыбам и высасывает из них кровь. На стенках ротовой воронки и на конце языка имеются роговые зубцы. Своим языком минога действует как рашпилем. Кроме парных глаз, имеется и теменной глаз, который у миноги является функционирующим. В отличие от большинства позвоночных, минога имеет в ухе не три, а лишь два полукружных канала. Весьма своеобразен орган обоняния: минога имеет один, срединный обонятельный мешочек на верхней стороне головы впереди глаз. Скелет у миноги хрящевой. Имеется весьма своеобразная мозговая коробка, а жаберные дуги входят в состав своеобразной жаберной корзинки. Кроме хорошо развитой спинной струны, имеется ряд маленьких верхних дуг, представляющих собой зачатки позвонков.

Миксины глубоко внедряются в тело своей жертвы и являются, таким образом, хотя и временными, но настоящими паразитами и притом внутренними. Рот у них окружен щупальцами. В отличие от миног, миксины имеют в ухе лишь один полукружный канал. Единственная, как и у миног, обонятельная ямка открывается не на спинной стороне головы, а на верхнем краю ротовой воронки.

Круглоротые, лишенные костей и настоящих зубов, не встречаются в ископаемом состоянии. Однако группа ископаемых, которая будет рассмотрена в следующем разделе, обнаруживает несомненное родство с этими ныне живущими позвоночными.

**Подкласс Ostracodermi (щитковые).** Вымершие палеозойские бесчелюстные объединяются в подкласс *Ostracodermi* (панцырных, или щитковых). Древнейшие остатки животных этой группы, представляющие собою обломки скелетов, были находимы в нижнесилурийских отложениях. Это в большинстве случаев куски костных пластин, которые, очевидно, покрывали тело, образуя наружный панцырь. Из верхней части верхнесилурийских отложений известно довольно большое число форм, имевших такой панцырь, причем степень сохранности этого последнего позволяет во многих случаях воссоздать облик животного. Эти формы уже при первом своем появлении в геологической летописи обнаруживают значительное разнообразие и свидетельствуют о том, что они принадлежат к различным ветвям, которые можно рассматривать как самостоятельные отряды щитковых. Следовательно, еще до начала известного нам периода истории этого подкласса щитковые в своем эволюционном развитии испытали значительную дивергенцию.

Представители рода *Cephalaspis* и близких к нему родов часто встречаются в верхней части верхнего силура и в нижнем девоне. Лишь немногие продолжают существовать в верхнем девоне, к концу которого они исчезают.

Род *Cephalaspis* (верхний силур, чаще нижний девон) и некоторые близкие к нему формы были изучены более подробно, чем все прочие панцырные бесчелюстные (рис. 478 и 479). Замечательно, что исследование ископаемых этой группы привело к выяснению строения многих мягких частей тела. Таким образом, *Cephalaspis* и его родичи представляют исключительный интерес для палеонтолога: результаты, достигнутые в данном случае, показывают, как велики возможности, открывающиеся перед наукой в области изучения анатомии животных древнейших периодов геологической истории.

Тело цефаласписа заключено в панцырь, состоящий из настоящей кости и покрытый бугорчатым слоем дентина. Тело — широкое и заметно уплощенное с брюшной стороны. Голова покрыта сверху единым костным щитом, нижние задние углы которого образуют пару направленных назад боковых плоских отростков. Парные глаза приближены к плоскости симметрии и обращены кверху. Между ними лежит маленький теменной глаз. Впереди от последнего находится щель для непарного носового отверстия (которое по своему положению вполне соответствует носовому отверстию миноги из нынешних круглоротых). Позади теменного глаза имеется удлиненная площадка, покрытая мелкими пластинками; еще две такие площадки тянутся вдоль боков головного щита. Предполагают, что на этих трех площадках поме-

щались мощные электрические органы, служившие для защиты от врагов (аналогичные органы имеются у нынешних скатов и угрей). На уплощенной нижней поверхности головы мы видим спереди небольшое ротовое отверстие, лишенное челюстей. Кзади от ротового отверстия лежит площадка, покрытая подвижными пластинками: по краям этой площадки мы видим круглые наружные жаберные отверстия, по десяти с каждой стороны. Эти отверстия ведут в жаберные мешки. Расположенная позади головы часть тела покрыта вертикальными рядами пластинок. В каждом ряду несколько таких пластинок, большею частью вытянутых в спинно-брюшном направлении. Хвостовой плавник гетероцеркального типа. Кроме того, имеется спинной плавник. Брюшных плавников нет, но непосредственно за головой, позади упомянутых нами боковых отростков, имеется пара покрытых чешуями широких придатков, которые, однако, не могут быть признаны гомологами грудных плавников рыб.

Мы рассмотрели наружный вид и панцырь цефаласписа. Панцырь этот состоит из кожных костей. Но панцырные бесчелюстные, как все позвоночные, должны были иметь и внутренний скелет. Прежде думали, что этот последний был у них исключительно хрящевым. Однако оказалось, что у цефаласписа под наружным панцырем был хрящевой череп, сквозь который выходили каналы нервов и кровеносных сосудов; эти каналы, внутренняя полость черепа, слуховые капсулы и

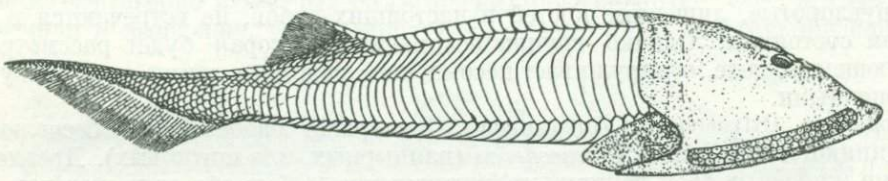


Рис. 478. *Cephalaspis Lyelli*. Нижний девон. × $^1/_2$. По Штромеру.

обонятельная ямка были окружены тонким слоем костной ткани. Именно это обстоятельство позволило одному норвежскому ученому, изучавшему панцырных рыб верхнего силура Шпицбергена, восстановить форму и положение всех этих образований. Изучение внутренних полостей привело к выяснению анатомического строения мягких частей головы. Было установлено, что по строению важнейших основных органов цефаласпис вполне сходен с нынешними миногами. В частности, оказалось, что жаберные мешки сильно напоминают жаберные мешки нынешних круглоротых и, повидимому, были, как и у этих последних, эндодермическими. В ухе было, как и у миног, лишь два полукружных канала. Значительное сходство с миногами обнаруживается и в характере и положении упомянутой уже нами непарной обонятельной ямки. На рис. 479[2] дана схема внутренних органов верхней, спинной части головы: мозга, нервов и органов чувств. Здесь с левой стороны изображены мощные нервные тяжи, направляющиеся к предполагаемым электрическим органам.

Таким образом, цефаласпис по многим существенным чертам близок к нынешним круглоротым.

Цефаласпис обнаруживает несомненные приспособления к донному образу жизни: расширенное, снизу уплощенное тело, направленные кверху и приближенные к плоскости симметрии глаза и прочное строение единого щита передней части тела. Однако некоторые признаки рода *Cephalaspis* (рис. 478) показывают, что он был все же плавающей формой и плавал лучше некоторых своих родичей. В самом деле, цефаласпис имел большой гетероцеркальный хвост, приближающийся по форме к хвосту хорошо плавающих рыб. Громоздкий и стесняющий движения щит покрывал голову, но не распространялся на ближайшую к голове часть туловища, что мы видим, например, у *Kiaeraspis* (рис. 479), который, вероятно, был приспособлен к плаванию несколько менее, чем цефаласпис. Парные придатки, занимающие положение брюшных плавников, вероятно, несли при плавании такую же функцию, какую выполняют брюшные плавники большинства рыб. Спинной плавник, тянущийся вдоль спины, срединный гребень (рис. 478) были, очевидно, хорошими органами равновесия. Плоские боковые отростки зад-

ней части головного щита помогали, надо полагать, сохранять равновесие тела, а в то же время увеличивали поверхность головного щита, что способствовало скользящему движению животного в воде.

Однако нет сомнения в том, что эти древние позвоночные плавали несравненно хуже, чем современные нам рыбы. При столь слабо развитой способности плавания животные должны быть жить преимущественно на дне.

Теперь мы ознакомимся с формой, которая, с одной стороны, по некоторым признакам напоминает таких панцырных бесчелюстных, как цефаласпис, а с другой — значительно отличается от всех типичных щитковых. Это род *Birkenia* (рис. 480) — типичный представитель группы, которая представлена несколькими родами в верхнесилурийских отложениях. Это были маленькие животные с торпедовидным, сжатым с боков телом, внешне похожие на обыкновенных нынешних рыбок. Однако тело было сплошь покрыто узкими, тонкими пластинками, которые на туловище и хвосте расположены правильными рядами (характер материала, из которого состояли эти пластинки, не известен). На голове (рис. 480[2])

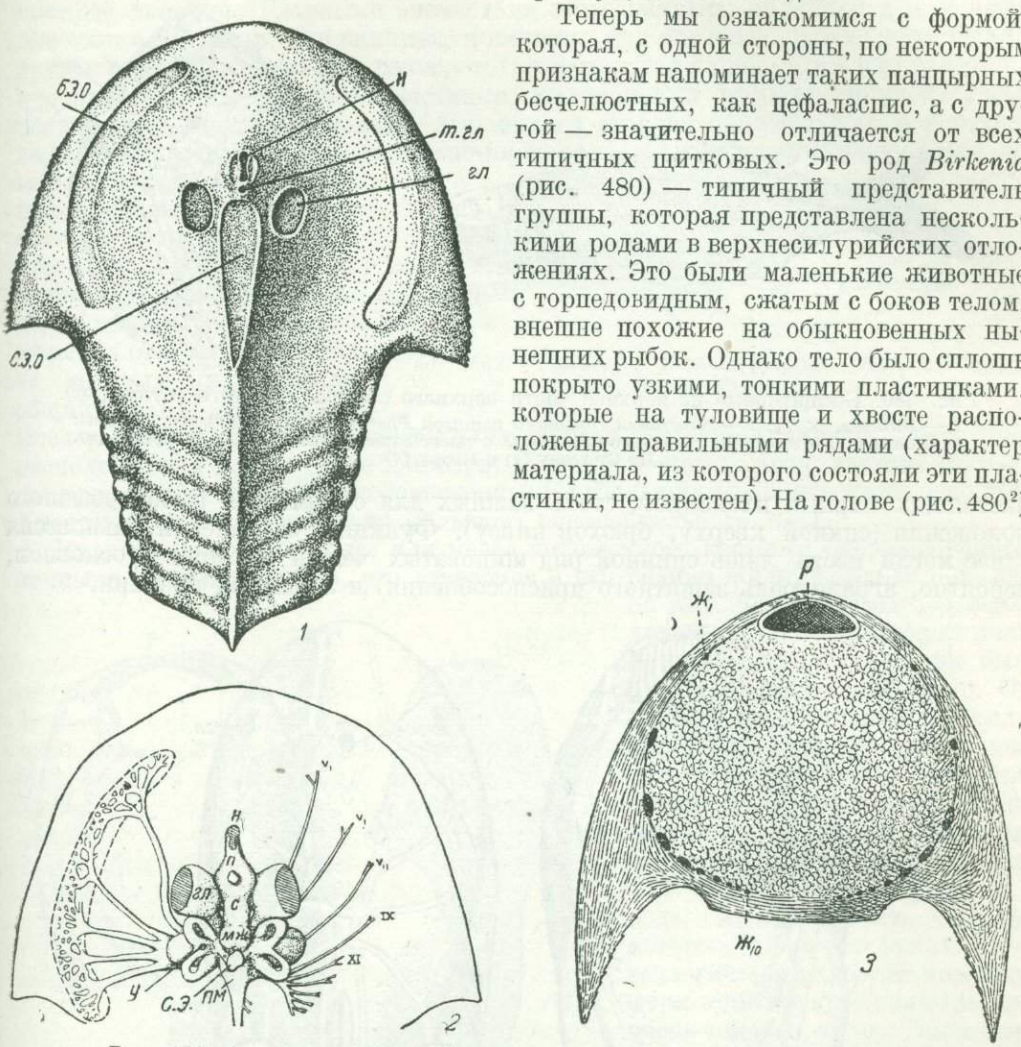



Рис. 479. Анатомия черепа *Kiaeraspis*, одного из родичей *Cephalaspis*.

*1* — голова и передняя часть туловища сверху; *2* — схематический горизонтальный разрез верхней части головы (видны: головной мозг, нервы и органы чувств; слева показаны нервы, идущие к «боковому электрическому органу», справа изображены нервы, по расположению соответствующие жаберным щелям); *3* — реставрация нижней поверхности. *с. э. о.* и *с. э.* — «спинной электрический орган»; *б. э. о.* — боковой электрический орган; *н* — единственное наружное носовое отверстие; *гл* — глазницы (глаза); *т. гл.* — отверстие для теменного глаза; *п* — передний мозг; *с* — средний мозг; *мж* — мозжечок; *пм* — продолговатый мозг; *у* — область уха, с полукружными каналами; *р* — рот; $ж_1$—$ж_{10}$ — отверстия жабер. По Стеншио.

довольно большие, широко расставленные парные глазницы, обращенные не столько кверху, сколько в боковые стороны, а между ними располагаются два срединных отверстия: переднее, непарное носовое, и заднее – для теменного глаза. По расположению всех этих отверстий и особенно по наличию непарного носового отверстия биркения напоминает цефаласписа. Однако рот скорее похож на рот высших челюстных позвоночных, чем на рот бесчелюстных. Позади головы тянется, косвенно вниз и назад, ряд крупных жаберных отверстий. Хвостовой плавник — гипоцеркальный. Вдоль спины тянулся ряд шиповидных чешуй. Есть анальный плавник. Настоящих парных плавников нет, но непосредственно за рядом жаберных отверстий с каждой стороны имеется по одному неподвижному шипу.

Судя по общей торпедовидной форме тела, сжатого с боков, по присутствию сильно развитого хвостового плавника и по характеру панцыря, состоящего из многочисленных мелких элементов, менее стеснявших движения, чем панцырь таких форм, как, например, киэраспис или даже цефаласпис, биркения должна была быть довольно хорошим пловцом. Однако в этом отношении она сильно уступала нынешним нектонным рыбам. У нее не было ни спинного плавника, ни

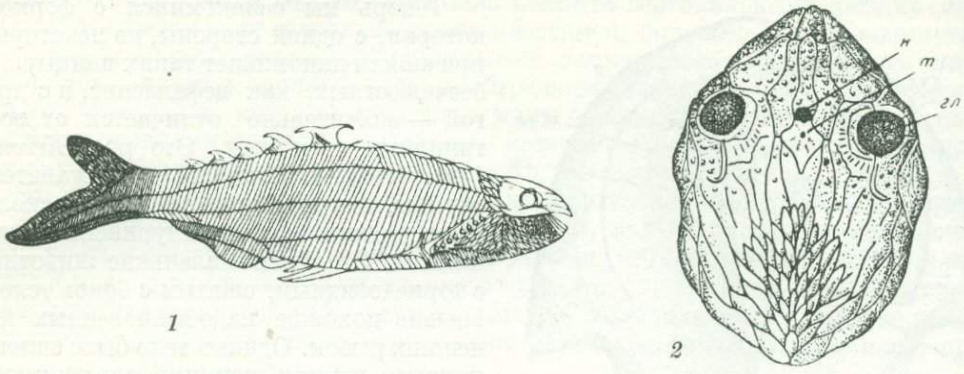



Рис. 480. Бесщитковые из верхней части верхнего силура (верхнего готландия).
*1* — *Birkenia*, × 1/2; *2* — пластинки головного панцыря *Pharyngolepis*. Вид сверху. Видны: глазницы (*гл*) и отверстие теменного глаза (*т*), а также единственное носовое отверстие (*н*). По Стетсону (*1*) и Киэру (*2*).

настоящих парных плавников, столь важных для сохранения рыбой обычного положения (спиной кверху, брюхом книзу). Функцию сохранения равновесия у нее могли нести лишь спинной ряд шиповатых чешуй (которые в основном, вероятно, играли роль защитного приспособления) и анальный плавник.

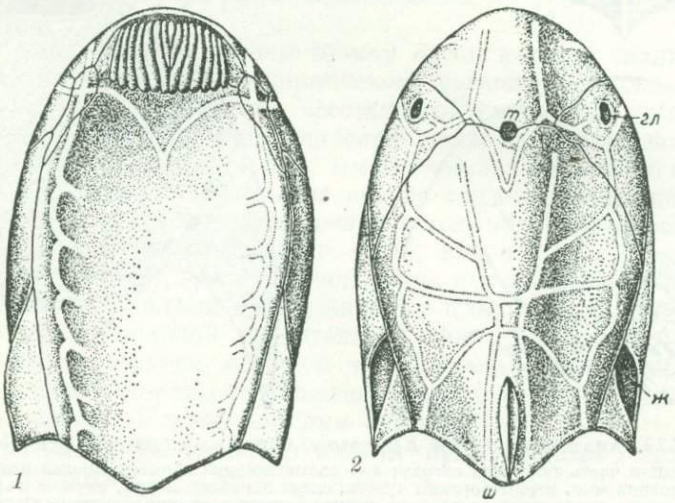



Рис. 481. Передняя часть тела *Pteraspis* снизу (*1*) и сверху (*2*). Показаны каналы органов боковой линии. Ротовое отверстие находилось впереди ряда узких пластинок, у переднего конца нижней поверхности.
*эс*—общее отверстие для жаберных мешков; *гл*—орбиты; *т*—отверстие пинеального (теменного) глаза; *ш* — срединный спинной шип. Увеличено почти вдвое. По Уайту и Киэру.

Систематическое положение биркении и ее родичей остается до настоящего времени довольно сомнительным. Если отмеченное уже нами сходство с цефаласписом и говорит в пользу отнесения ее к подклассу щитковых, то характер ротового отверстия и некоторые другие признаки заставляют многих ученых подозревать близкое родство с некоторыми челюстными рыбами.

Типичным представителем третьей группы является род *Pteraspis* (верхняя часть верхнего силура и нижний девон). По своему панцырю формы эти (рис. 481)

напоминают цефаласписа, однако парные глаза у них были расположены далеко друг от друга, а отверстие для теменного глаза часто отсутствовало. Кроме того, у них не было характерного для цефаласписа непарного отверстия для органа обоняния. Хвостовой плавник у большинства известных форм — гипоцеркальный. У форм рода *Pteraspis* (рис. 481 и 482) передняя часть тела (голова и значительная часть туловища), более или менее уплощенная, была заключена в костный панцырь. Главными элементами этого панцыря являются две большие пластинки: верхняя, или спинная, и нижняя, или брюшная. Кроме того, были и другие пластинки, меньших размеров. Отверстия для парных глаз, или глазницы, прободают особые парные пластинки, находящиеся впереди спинной. Глаза расположены по бокам головы. На нижней стороне панцыря есть поперечная щель, сзади ограниченная небольшими параллельными пластинками. Здесь помещался рот. От заднего конца спинной пластинки отходит срединный шип, направленный косвенно вверх и назад. В задней части панцыря есть пара довольно больших отверстий, каждое из которых представляло общий выход для жабер. Позади этих отверстий находится пара боковых выступов панцыря. Часть тела, расположенная позади этого панцыря, который можно условно назвать «головогрудным», была покрыта многочисленными небольшими ромбическими чешуями. Хвостовой плавник довольно большой, гипоцеркального типа.

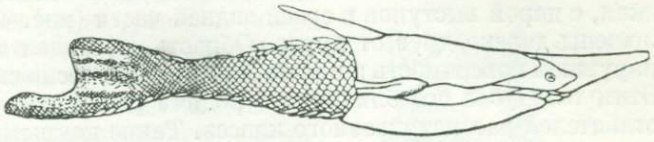


Рис. 482. *Pteraspis*. Реконструкция. Вид сбоку. По Э. Уайту.

Наличие большого, более или менее уплощенного костного «головогрудного» панцыря указывает на то, что птераспис и его родичи жили, главным образом, на дне. Такой вывод подтверждается отсутствием парных плавников и каких бы то ни было аналогичных им придатков. Однако довольно мощный хвост служил, очевидно, органом плавания, поступательного движения в воде. Срединный шип и боковые выступы позади жаберных отверстий служили, вероятно, для сохранения равновесия в воде. Следует заметить, что у некоторых нижнедевонских, т. е. геологически наиболее молодых, форм этой группы панцырь был очень тонок и легок. Такие формы должны были плавать лучше, чем другие представители той же группы, обладавшие более толстостенным панцырем. Однако и эти сравнительно подвижные формы не могли долго конкурировать с более приспособленным к плаванию типами и скоро вымерли.

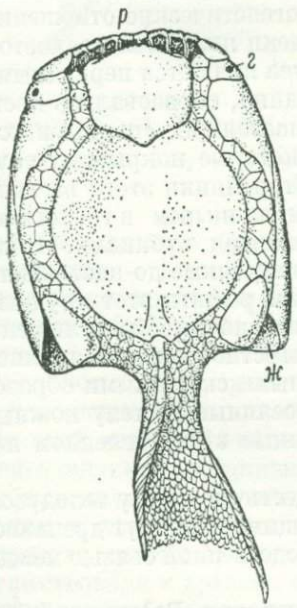



Рис. 483. *Drepanaspis*, нижнедевонский представитель разнощитковых. Вид сверху. × $4^1/_2$. Из Ромера.

*ж* — жаберное отверстие; *р* — рот, расположенный на дорзальной стороне; *г* — глазницы. По Ромеру.

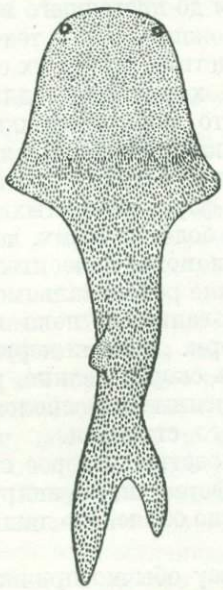


Рис. 484. *Thelodus*. Верхний силур (верхний готландий) и девон. Длина от 7 до 20 *см*. По Тракуэйеру.

К птераспису в общем довольно близок род *Drepanaspis* (нижний девон), с сильно уплощенным телом (рис. 483). Голова и туловище составляют одно большое, широкое, плоское образование, которое со спинной и с брюшной стороны покрыто большими и маленькими пластинками. Эти пластинки по своему располо-

жению напоминают соответствующие элементы «головогрудного» панцыря птерасписа. Глазницы очень маленькие. Рот — поперечный, как у птерасписа. Хвост короткий.

Из этой краткой характеристики можно сделать вывод, что дрепанаспис был типичным донным животным, у которого способность плавать была развита очень слабо и во всяком случае значительно меньше, чем у птерасписа. На это указывают прежде всего такие признаки, как сильно уплощенное тело с широким и большим передним отделом, при сравнительно небольшом хвосте, отсутствие срединных спинных выступов и плавников и полное отсутствие каких-либо парных плавникообразных придатков, а также довольно мощный костный панцырь.

По общим очертаниям тела к дрепанаспису близок род *Thelodus* (верхняя часть верхнего силура — нижний девон). Передняя область тела, которую мы и здесь можем совершенно условно называть «головогрудью», — широкая, плоская, с парой выступов в своей задней части (рис. 484). Маленькие глаза расположены далеко друг от друга. Область, лежащая за «головогрудью», узка. Вся наружная поверхность покрыта маленькими, тесно сидящими кожными зубиками. Этим телодус и его ближайшие родичи резко отличаются от всех других представителей рассматриваемого класса. Такие покрытые кожными зубиками формы не оправдывают названия «панцырных», и все же их относят к подклассу щитковых (*Ostracodermi*), так как в остальном они близки к таким несомненным представителям этого подкласса, как дрепанаспис и птераспис.

Телодус, как форма с большой, уплощенной «головогрудью» и узким хвостом, был, вероятно, донным животным, в некоторой степени способным плавать. Главным органом плавания был хвост (повидимому, гипоцеркального типа), а боковые выступы «головогруди» и небольшой спинной плавник могли служить органами сохранения равновесия.

Телодус и его ближайшие родичи составляют очень древнюю группу. Они встречаются в силуре и нижнем девоне, а по некоторым — правда, сомнительным — сведениям найдены даже в нижнем силуре. Филогенетические отношения этой группы к остальным щитковым до настоящего времени являются предметом спора. Одни ученые думают, что кожные зубики телодуса являются первичными образованиями, из которых впоследствии, путем их слияния, образовались костные пластинки и крупные чешуи, характерные для настоящих «панцырных». Другие исследователи полагают, что кожные зубики, которые покрывают тело телодуса, возникли путем распада кожного панцыря. Сторонники этого взгляда ссылаются на то, что формы с хорошо развитым костным панцырем в геологической летописи появляются ранее форм, покрытых кожными зубиками. Надо думать, что будущие находки форм более древних, чем изученные до настоящего времени представители щитковых, помогут палеонтологам решить этот трудный вопрос. Во всяком случае древнейшие родоначальные позвоночные были лишены всяких наружных скелетных образований, но пока неизвестно, когда появились эти последние и у каких именно форм. Такими первичными скелетными образованиями, надо полагать, могли быть скорее мелкие, рассеянные по телу кожные зубики, чем относительно малочисленные и расположенные в определенном порядке пластинки и чешуи сложного строения.

Так или иначе, значительное сходство, которое существует между телодусом и его родичами, с одной стороны, и формами, группирующимися вокруг дрепанасписа и птерасписа, с другой, — можно объяснить лишь родственной связью между обеими группами.

К рассматриваемому здесь классу обычно причисляют род *Palaeospondylus*, крайне своеобразную маленькую форму, найденную в среднем девоне Шотландии (рис. 485). Этот род резко отличается от всех других доныне описанных ископаемых. Нет никаких признаков наружного панцыря, но имеется внутренний скелет. Однако микроскопическое строение этого последнего остается невыясненным, и мы не знаем, из какой ткани он состоял, — костной или обизвествленной хрящевой. Парных плавников не было, но хвостовой был хорошо развит и имел палочковидные поддержки, или скелетные лучи. Хорошо сохранился позвоночник (явление, совершенно исключительное среди древнейших позвоночных), который состоит из кольцевидных тел позвонков и верхних дуг. Сохранилась

и мозговая коробка со слуховыми капсулами. Центральная впадина, содержавшая головной мозг, кпереди переходит в большое круглое отверстие, окруженное рядом выступов. Это образование напоминает корону. Полагают, что здесь находилась единственная ноздря, занимавшая такое же положение, как у миксин. Челюстей это животное не имело. Некоторые ученые связывают эту форму с ныне живущими миксинами. Однако такой вывод представляется слабо обоснованным, так как рассматриваемая чрезвычайно своеобразная форма в общем достаточно резко отличается от миксин, а предполагаемое сходство в положении ноздри не может служить достаточным основанием для столь смелых филогенетических построений. Основные черты анатомического строения *Palaeospondylus* позволяют нам отнести это животное к классу бесчелюстных. Более точно определить таксономическое положение этой формы пока нет возможности.

Нам остается рассмотреть некоторые вопросы, связанные с эволюцией только что рассмотренного класса.

Бесчелюстные являются, несомненно, наиболее примитивной из всех известных нам групп позвоночных. К этому выводу приводит нас сравнительно-анатомическое изучение ископаемых и ныне живущих форм. Он подтверждается и палеонтологической историей позвоночных. Бесчелюстные появляются в геологической

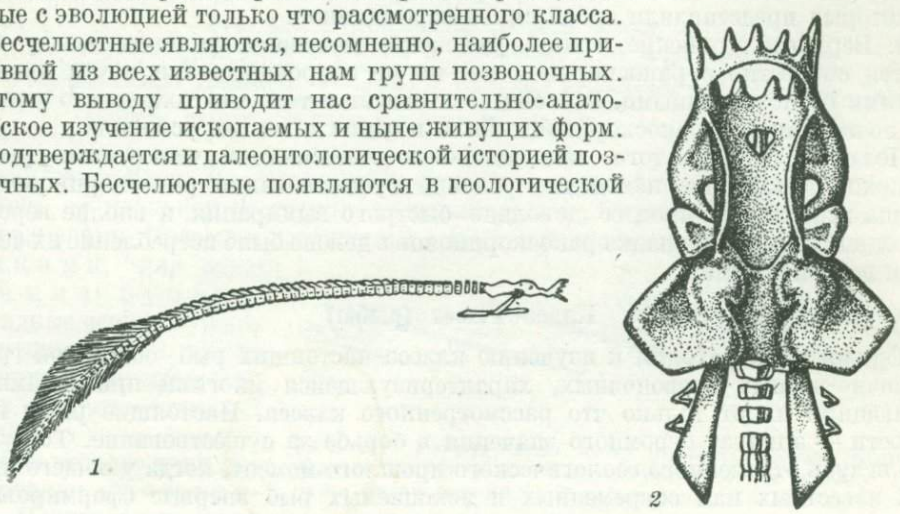


Рис. 485. Реставрация *Palaeospondylus*. Средний девон.

*1* — вид сбоку; действительная длина около 4 *см*; *2*—область черепа *Palaeospondylus*; вид сверху. По Ромеру.

летописи раньше челюстных. Отсутствие челюстей у нынешней миноги и у цефаласписа — форм, имеющих и другие существенные черты сходства (отсутствие настоящих парных плавников, непарная ноздря на спинной стороне головы, большое количество жаберных щелей), носит, так сказать, первичный характер. Древние бесчелюстные были преимущественно донными формами, и, во всяком случае, даже лучшие пловцы из этой группы были приспособлены к плаванию гораздо слабее, чем настоящие нектонные формы из челюстных рыб. Не имея челюстей, панцырные, или щитковые могли питаться лишь более или менее мелкими организмами, которых они могли находить на дне. Челюсти с зубами являются не только органами захватывания пищи, но и органами нападения и активной защиты. Лишенные таких органов животные нуждались в каких-то других средствах защиты от врагов и хищников, если эти последние существовали в древних бассейнах, населенных панцырными рыбами. Таким средством защиты у древних бесчелюстных был панцырь, и наличие этого последнего вполне определенно указывает на то, что эти формы имели каких-то опасных врагов. Но кто были эти враги, существование которых обусловило развитие панцыря у древнейших из щитковых? Этих врагов нельзя искать среди позвоночных, так как в те отдаленные времена все они были «безобидными», лишенными челюстей, животными. Исключаются, повидимому, и головоногие, которые, как мы знаем, были стеногалинными морскими животными, между тем как древнейшие позвоночные встречаются лишь в пресноводных или солоноватоводных отложениях. До среднего девона ископаемые позвоночные почти нигде не были находимы совместно с морскими стеногалинными беспозвоночными. Недавно

было высказано предположение, что такими врагами древнейших щитковых были ракоскорпионы. Это предположение представляется вполне удачным, и мы во всяком случае вправе думать, что именно к этой группе принадлежали многие враги «панцырных рыб» с момента появления этих последних. В пользу этого говорят следующие соображения:

1. Ракоскорпионы известны с кембрия, но расцвета достигли лишь в верхнем силуре; в девоне начинается их упадок, а в перми они исчезают из геологической летописи. Среди ракоскорпионов были хищные формы с «кусающим» ртом и мощными клешнями. Многие были крупными животными, один род достигал почти 3 *м* в длину, в то время как длина силурийских позвоночных измеряется обычно сантиметрами или, в крайнем случае, немногими десятками сантиметров. Следовательно, в течение всего периода эволюционного развития щитковых продолжали существовать появившиеся гораздо раньше них ракоскорпионы, многие из которых представляли собой сильных хищников.

2. Верхнесилурийские и нижнедевонские позвоночные почти всюду встречаются совместно с ракоскорпионами, но не сопровождаются почти никакими другими беспозвоночными. Это свидетельствует о том, что только что упомянутые позвоночные и ракоскорпионы жили в одних и тех же условиях.

Позднее, по мере того, как щитковые вытесняются челюстными рыбами, происходит коренное изменение условий существования ракоскорпионов: эта группа испытывает процесс довольно быстрого вымирания, и вполне вероятно, что одной из причин упадка ракоскорпионов в девоне было истребление их челюстными позвоночными.

## Класс Pisces (рыбы)

Теперь мы переходим к изучению класса настоящих рыб, обширной группы первично-водных позвоночных, характеризующейся многими признаками, отличающими их от только что рассмотренного класса. Настоящие рыбы имеют челюсти — аппарат огромного значения в борьбе за существование. Тот уходящий вглубь отдаленного геологического прошлого момент, когда у общего предка всех известных нам современных и ископаемых рыб впервые сформировались примитивные челюсти, знаменует чрезвычайно важный момент в эволюции позвоночных. Челюсти вместе с находящимися на них зубами, развившимися, по всей вероятности, из знакомых уже нам кожных зубиков, или, как их иначе называют, плакоидных чешуй, служат органами захватывания пищи, а также органами защиты и нападения. Следовательно, появление челюстей обусловило возможность активизирования способов добычи пищи и питания, а также способов обороны.

Рыбы и все наземные позвоночные могут быть названы, в противоположность бесчелюстным, челюстноротыми позвоночными. Ноздри у рыб — всегда парные. Жаберные отверстия имеют вид щелей, а не округлых дыр, которые свойственны бесчелюстным. Число этих жаберных щелей лишь в редких случаях превышает шесть. Имеются парные плавники — грудные и брюшные.

Класс рыб может быть разделен на три подкласса: 1) *Placodermi*, или пластинокожих, 2) *Chondrichthyes*, или хрящевых рыб, и 3) *Osteichthyes*, или костных рыб. Первый подкласс содержит лишь ископаемые, палеозойские формы, примитивные, но в то же время весьма своеобразные; второй включает большое количество палеозойских форм, но сюда же относятся и ныне живущие акулы и скаты; третий же представляет наиболее прогрессивную ветвь, определившуюся еще в палеозое, но чрезвычайно обильно представленную в нынешнюю эпоху. Впрочем, на основании сравнительно-анатомического исследования двух первых подклассов некоторые ученые стали объединять их в одну группу. Так как эти два подкласса низших рыб, действительно, имеют немало общих черт, мы можем считать их подразделениями одной обширной группы акулоподобных рыб.

Описанию трех только что упомянутых подклассов мы считаем необходимым предпослать общий обзор наиболее важных, с точки зрения палеонтологии, морфологических черт рыб вообще и низших рыб в особенности.

Чешуи. В коже рыб почти всегда имеются чешуи—твердые скелетные пластинки, защищающие тело животного. Существуют четыре главных типа чешуй.

Наиболее примитивный тип чешуй представляют упоминавшиеся уже нами кожные зубики, часто называемые плакоидными чешуями. Форма и строение этих образований были рассмотрены нами в предыдущей главе. Плакоидные чешуи рассеяны в коже акул и близких к ним форм, вследствие чего кожа напоминает наждачную бумагу. Надо сказать, что зубы, расположенные на

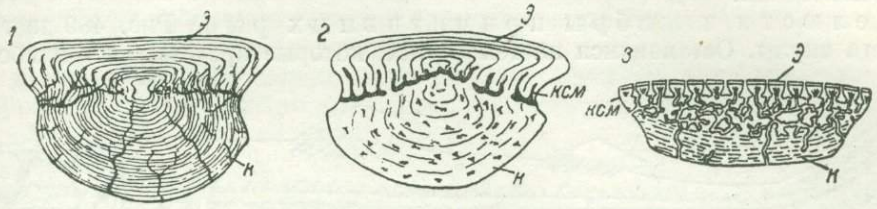



Рис. 486. Вертикальные разрезы чешуй.

*1 — Acanthodes* — акулы из *Acanthodii*; *2 — Cheirolepis* — девонской рыбы из *Actinopterygii*; *3 — Megalichthys* — каменноугольного представителя *Crossopterygii*. Все рисунки сильно увеличены. *к* — слоистое основание из костного или костеподобного материала; *ксм* — слой космина; *э* — поверхностный слой эмали или вещества, похожего на эмаль (ганоина). По Гудричу.

челюстях этих форм, представляют собою в сущности те же самые образования, отличаясь от плакоидных чешуй, лежащих в коже, только гораздо более крупными размерами. Потому и плакоидные чешуи нередко называются кожными зубиками, или даже кожными зубами. Плакоидные чешуи по мере изнашивания сбрасываются и заменяются новыми (так же, как и зубы на челюстях у акул).

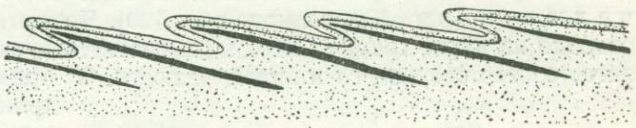


Рис. 487. Разрез через кожу костистой рыбы. Жирные черные линии — костные чешуи, лежащие в коже. Снаружи виден тонкий слой надкожицы. По Шмальгаузену.

Чешуи второго типа носят название космоидных. Чешуи этого типа бывают у некоторых костных рыб — у примитивных кистеперых и у двоякодышащих рыб (рис. 486[3]). Основание такой чешуи состоит из слоистой костной ткани, выше лежит слой губчатой кости с многочисленными полостями для кровеносных сосудов, а еще выше располагаются: слой дентина, содержащий систему выполненных мякотью полостей, от которых отходят вверх тонкие канальцы (такая разновидность дентина называется космином) и поверхностный тонкий покров из блестящего эмалеподобного вещества. Такая чешуя на поперечном разрезе производит впечатление многочисленных сросшихся плакоидных чешуй, соединившихся с основной пластинкой из кожной кости.

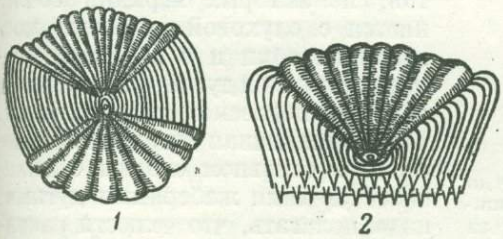



Рис. 488. Чешуи циклоидная (*1*) и ктеноидная (*2*). Увел. По Штехе.

Чешуя третьего типа, ганоидная (рис. 486[2]), характерная для многих древних костных рыб, имеет, как и космоидная, слоистое костное основание, вышележащий сосудистый слой и слой космина; но снаружи вместо тонкого эмалевого слоя лежит толстый многослойный покров из эмалеподобного вещества, называемого ганоином. Впрочем, в ганоидной чешуе некоторых рыб слой космина отсутствует. Ганоидные чешуи имеют вид очень толстых, твердых снаружи, блестящих пластинок обычно ромбической формы.

Чешуи четвертого типа — костные чешуи, имеющиеся у очень многих нынешних костных рыб, а также и у некоторых ископаемых представителей этой последней группы. Такие чешуи представляют собой тонкие, обычно округлые пластинки из костного вещества, лежащие в коже под надкожицей и черепице-

образно налегающие одна на другую так, что снаружи видна только задняя часть каждой чешуи (рис. 487). Костные чешуи, имеющие ровный задний край, называются циклоидными (рис. 488[1]), а чешуи с зазубренным задним краем известны под названием ктеноидных (рис. 488[2]). Полагают, что чешуи этого типа произошли от ганоидных чешуй путем утонения и упрощения строения этих последних.

Челюсти и жабры примитивных рыб. Рис. 489 дает схему скелета акулы. Остановимся на тех чертах, которые представляют наибольшие

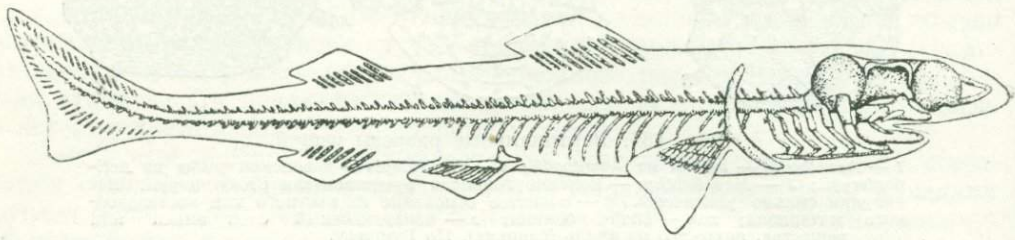


Рис. 489. Схема скелета акулы. Наверху: два непарных спинных плавника, внизу: впереди — пара грудных плавников, за нею пара брюшных, далее — непарный анальный. Хвостовой плавник — гетероцеркальный. Впереди: мозговая коробка, челюсти, жаберные дуги. Сохраняется спинная струна. По Шмальгаузену.

отличия от скелета бесчелюстных. Прежде всего обращают на себя внимание челюсти (рис. 489, а также рис. 490). Челюстной аппарат состоит на каждой стороне из пары хрящей: верхнего, соответствующего верхней челюсти, и нижнего, соответствующего нижней челюсти. У примитивных форм верхний хрящ прикрепляется к мозговой коробке позади глазницы, а на своем заднем конце он сочленяется с нижнечелюстным хрящем. За этой парой хрящей располагается подъязычная дуга, а за нею — остальные дуги, которых у современных форм обычно пять пар. Подъязычная дуга состоит из двух элементов, из которых верхний сочленяется с слуховой областью мозговой коробки и с лежащей впереди челюстной дугой, служа, таким образом, подвеском для челюстей. Как подъязычная дуга, так и челюстная в основном сходны с лежащими за ними жаберными дугами; надо полагать, что челюсти развились у древнейших челюстных путем изменения и увеличения одной из жаберных дуг, на которой появились плакоидные чешуи, принявшие затем функцию обыкновенных зубов.

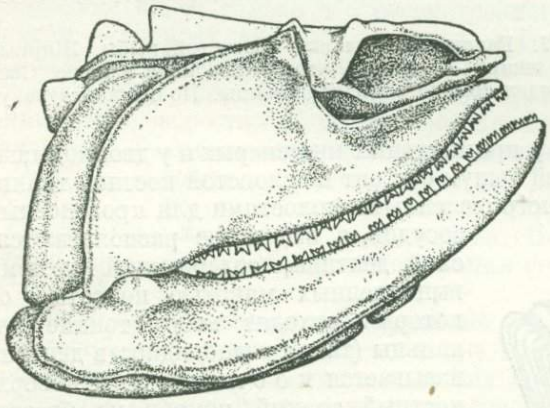


Рис. 490. Череп *Pleuracanthus* сбоку. Впереди видна большая челюстная дуга (верхняя и нижняя челюсти несут зубы); непосредственно за челюстями следует подъязычная дуга, состоящая из двух элементов: верхнего (за верхней челюстью) и нижнего (за нижней челюстью). По Ромеру.

У бесчелюстных, как мы видели, часто бывает около 9 пар жабер; рыбы же имеют обычно не более 5 пар вполне развитых жабер. У нынешних акул каждая из этих последних имеет особую щель на поверхности тела. У других форм имеется пара жаберных крышек — плоских образований, защищающих жабры снаружи. Непосредственно за верхней челюстью у многих форм имеется маленькое отверстие, представляющее собою видоизмененную и значительно сокращенную жаберную щель и называемое брызгальцем. Впрочем, у большинства костных рыб это жаберное отверстие совсем зарастает. Брызгальце хорошо развито у скатов, донных форм с сильно уплощенным телом. Рот и жаберные щели у этих рыб находятся на нижней стороне тела, и, когда рыбы лежат

на дне, частично зарывшись в ил, вода проходит к жабрам через брызгальце, расположенное на спинной стороне (рис. 510).

Парные плавники. Почти все представители класса имеют парные плавники, хотя у некоторых форм эти последние слабо или своеобразно развиты. У современных акул задние части брюшных плавников несколько видоизменены и образуют парные органы, служащие для совокупления (рис. 491[4]). Эти органы вдвигаются в клоаку самки; каждый из них имеет желобок, по которому стекает семя. У других рыб органов совокупления нет.

У примитивных рыб можно различать два основных типа скелета парных плавников. Плавник первого типа (рис. 491[1]) содержит многочисленные парал-

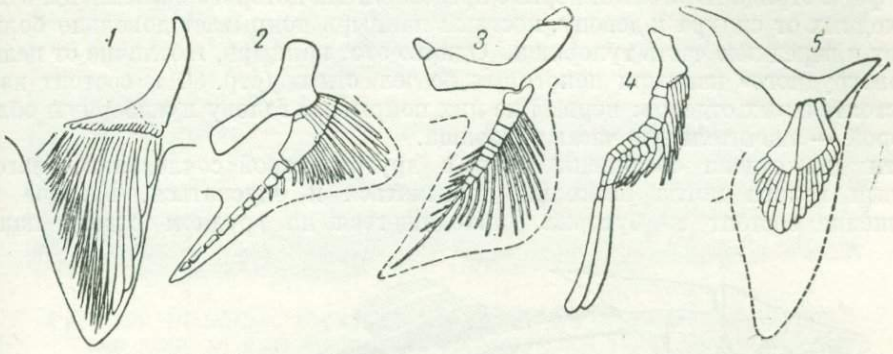



Рис. 491. Парные плавники и пояса акулоподобных рыб.

*1, 2, 3, 5* — грудные плавники; *4* — брюшной. *1* — *Cladoselache* из верхнего девона с параллельными палочками, идущими от пояса; *2* — «*Cladodus*» *neilsoni*; карбон; плавник с развитой задней осью, переходный от *1* к *3* или *5*; *3* — акула из плевракантодий с двурядным строением плавника; *4* — брюшной плавник самца той же акулы с совокупительным органом; *5* — *Hybodus* из разнозубых эласмобранхий; мезозой. По Ромеру.

лельные хрящевые или костные лучи, отходящие от широкого основания, представляющего собой пояс конечностей. Плавник второго типа (рис. 491[3]) имеет центральную членистую ось, проксимальный элемент которой сочленяется с поясом, и многочисленные лучи, перисто отходящие от оси в две противоположные стороны. Плавник первого типа по своему скелету сильно напоминает срединные, непарные плавники многих рыб (см., например, на рис. 489 спинные и анальный плавники), и можно полагать, что такой плавник близок к исходному примитивному парному плавнику предка челюстных. Этот примитивный плавник мог представлять собою кожную складку, укрепленную рядом хрящевых палочек (рис. 492). Путем слияния оснований таких палочек, или лучей возникли, вероятно, основные хрящи и пояса конечностей плавников первого типа. Таким образом, еще в очень ранней стадии эволюции примитивные рыбы приобрели укрепленные особым скелетом парные конечности и опору этих последних — пояса конечностей. Соответственно двум парам свободных конечностей, различают два пояса конечностей: передний, или плечевой, и задний, или тазовый.

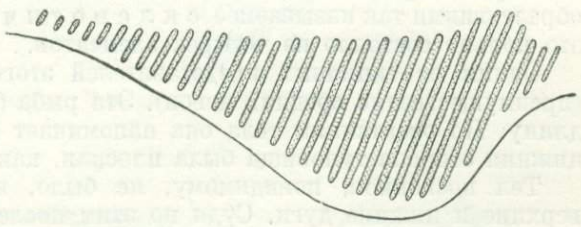


Рис. 492. Гипотетическая исходная форма парного плавника. По Шмальгаузену.

Передний край плавников, как парных, так и непарных, иногда укрепляется костными шипами, рядом особых чешуй или мощными кожными лучами.

**Подкласс Placodermi (пластинокожие).** Подкласс *Placodermi*, или пластинокожих, делится на два отряда: *Arthrodira* и *Antiarchi*. Эти животные, остатки которых встречаются в девонских отложениях, имели панцырь, представляющий некоторое внешнее сходство с панцырем щитковых. Поэтому *Ostracodermi* и *Placodermi* в нынешнем понимании этих подклассов прежде объединялись в одну

группу «панцырных рыб». Однако впоследствии выяснилась необходимость отнести одних «панцырных рыб» к бесчелюстным, а других — к челюстноротым позвоночным.

Панцырь у рыб этого подкласса покрывает голову и переднюю часть туловища. Он состоит из костных пластинок. Головной отдел панцыря соединяется с туловищным посредством двойного шейного сочленения. Задняя часть тела покрыта чешуями или не имеет никакого защитного покрова. Всегда имеются каналы органов боковой линии, имеющие вид глубоких бороздок на пластинках панцыря. Имеются парные ноздри. Челюсти построены очень своеобразно и значительно отличаются от челюстей других челюстных позвоночных.

У форм отряда *Arthrodira*, первые представители которого появляются в слоях, переходных от силура к девону, костный панцырь покрывает довольно большую голову и переднюю часть туловища. Однако этот панцырь, в отличие от цельного «головогрудного» панцыря некоторых бесчелюстных (стр. 301), состоит из двух самостоятельных отделов: первый из них покрывает голову и жаберную область, а второй — значительную часть туловища.

Эти два отдела соединены друг с другом парой сочленений, благодаря которым голова могла несколько подыматься и опускаться. Каждое такое сочленение состоит из бугорка, находящегося на грудном отделе панцыря

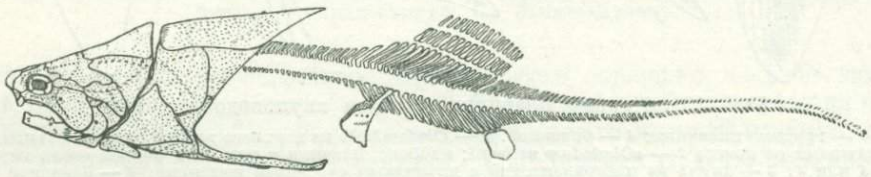


Рис. 493. *Coccosteus*. Средний и верхний девон. Длина оригинала около 40 *см*. Из Абеля.

и ямки, помещающейся на головном отделе (рис. 496). Глазницы расположены по бокам, отверстие теменного глаза — на верхней стороне головного отдела панцыря. Парные глаза защищены особыми тонкими костными пластинками, образующими так называемое склеротическое кольцо. У артродир это кольцо состояло из четырех элементов.

Одним из типичных представителей этого отряда является род *Coccosteus* (преимущественно средний девон). Эта рыба (рис. 493) имела около полметра в длину. По очертаниям тела она напоминает обыкновенных нектонных рыб, но нижняя сторона туловища была плоская, как это обычно для донных форм.

Тел позвонков, повидимому, не было, но существовали обизвествленные верхние и нижние дуги. Судя по этим последним элементам, коккостеус имел довольно длинный, заостряющийся к концу, хвост, приблизительно такой же формы, какую мы видим на рис. 494 у другого представителя артродир. Кроме того, коккостеус имел мощный спинной плавник, анальный плавник, а также парные брюшные плавники. Наконец, в самое недавнее время были обнаружены определенные признаки грудных плавников, и этот факт позволил дать реконструкцию животного, представленную на рис. 495.

Весьма своеобразное строение имели челюсти коккостеуса и вообще артродир. В хорошо изученном челюстном аппарате одного рода, близкого к коккостеусу, различаются две пары челюстных элементов наверху и одна пара челюстных элементов внизу (рис. 496). Эти костные пластинки имеют режущие края и острые бивневидные выступы, которые, однако, отнюдь не могут быть названы зубами в обычном смысле слова. Животное, обладавшее таким мощным челюстным аппаратом с острыми выступами и краями, было, несомненно, хищником.

Грудной отдел панцыря окружал тело сплошным кольцом. Между обоими отделами панцыря на боковой стороне тела была щель, служившая, очевидно, отверстием для жаберной камеры, расположенной под задним углом головного отдела панцыря. За этой щелью от грудного отдела панцыря отходила пара неподвижных костных шипов. Непосредственно за ними располагались, повидимому, грудные плавники.

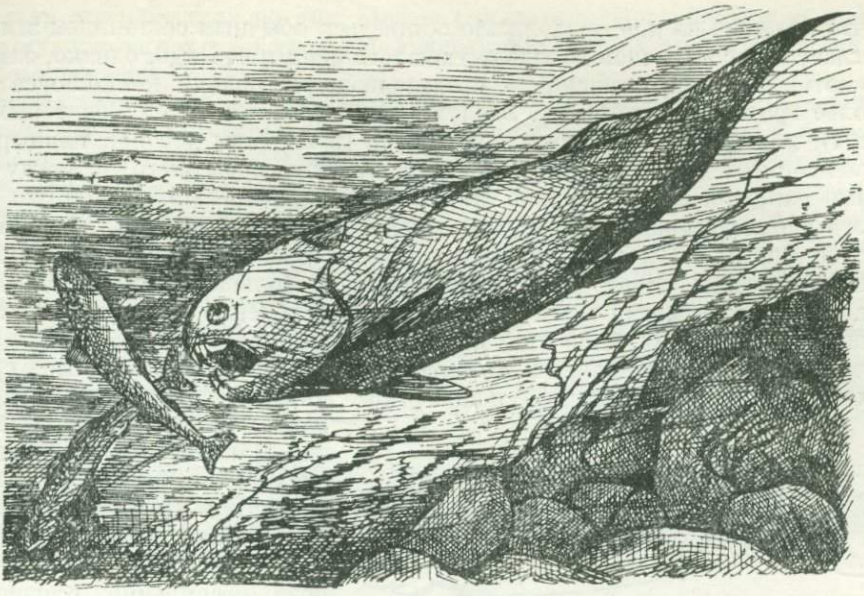


Рис. 494. *Dinichthys*. Верхний девон. Здесь эта огромная рыба (длиной, вероятно, до 9 *м*) изображена преследующей акулу *Cladoselache*. По Гейнцу.

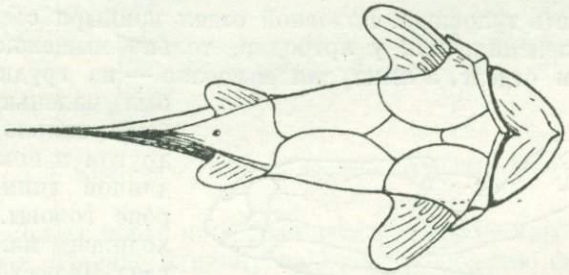


Рис. 495. *Coccosteus*. Вид снизу. По Гейнцу.

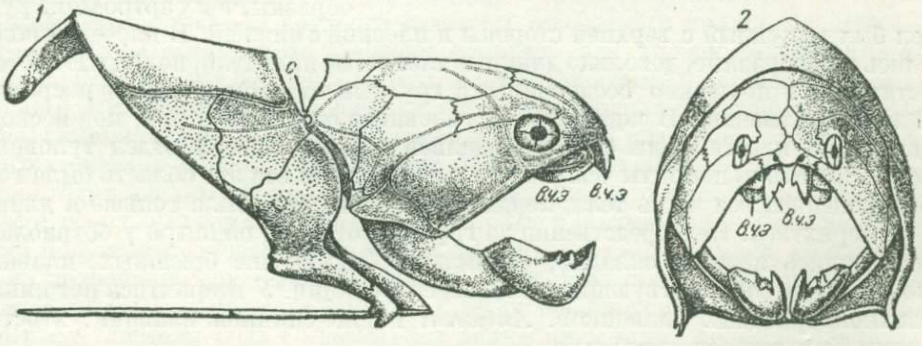



Рис. 496. *Dinichthys*. Верхний девон.
*1* — сбоку; *2* — спереди. *в. ч. э* — верхнечелюстные элементы; *с* — сочленение головного и грудного отделов панцыря. По Гейнцу из Ромера.

Это краткое описание показывает, что коккостеус и близкие к нему формы были, в сравнении со многими своими современниками из числа примитивных водных позвоночных, довольно хорошими пловцами. Главным органом поступательного движения у них был хвост. Органами сохранения равновесия могли быть боковые шипы и срединные плавники — спинной и анальный, а рулями служили парные плавники. Однако уплощенная нижняя сторона тела показы-

вает, что лежание на дне продолжало оставаться обычным состоянием этих рыб, что согласуется с наличием довольно тяжелого панцыря. Надо, однако, заметить, что некоторые нижнедевонские и среднедевонские родичи коккостеуса имели еще более громоздкий панцырь. Заслуживает внимания, что у некоторых форм (рис. 494), появившихся позднее коккостеуса (в верхним девоне), панцырь значительно тонкостеннее и притом короче, чем у этого последнего, и между двумя отделами панцыря было довольно широкое незащищенное пространство. Кроме того, эти верхнедевонские артродиры имеют более высокое тело. Такие верхнедевонские формы были гораздо лучше приспособлены к плаванию, чем более древние артродиры. Менее подвижные формы с большим толстостенным панцырем, очевидно, не могли уже существовать одновременно с быстрее плававшими рыбами, среди которых были уже крупные хищники.

Второй отряд пластинокожих, *Antiarchi*, содержит формы, найденные в среднем и верхнем девоне. Это были небольшие рыбы, жившие, повидимому, в пресной воде и в солоноватых бассейнах. Наиболее распространенным среднедевонским родом является *Pterichthys* (рис. 497), а в верхнем девоне часто встречается *Bothriolepis* (рис. 498). Эти два рода, несомненно, близко родственны друг другу.

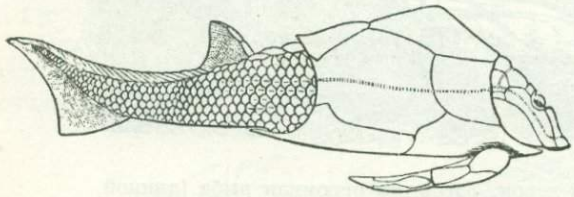


Рис. 497. *Pterichthys*. Средний девон. × 1/2. По Тракуэйру.

У рыб этого отряда голова была покрыта панцырем из костных пластинок, так же как и значительная часть туловища. Головной отдел панцыря соединялся с грудным посредством сочленения, как у артродир, только мыщелок этого сочленения был на головном отделе, а ямка для мыщелка — на грудном. Головной щит был маленький. Парные глаза были сильно сближены друг с другом и помещались близ срединной линии на верхней стороне головы. Между ними находился маленький теменной глаз. Челюстные элементы, представленные двумя парами отдельных костей, были еще более своеобразны, чем у артродир. Грудной отдел был выпуклый с верхней стороны и плоский с нижней. В плечевой области имелись своеобразные, довольно длинные членистые придатки, покрытые костными пластинками и подвижно соединенные с грудным отделом панцыря посредством сложного сочленения. В задних углах головного отдела панцыря, под несколько подвижными пластинками его, помещались жабры. Задний отдел туловища и хвост у *Pterichthys* покрыты чешуями, а у *Bothriolepis* вся эта область была голой. У ботриолеписа вся часть тела, лежащая за панцырем, была тоньше и длиннее, чем у птерихтиса. Непосредственно за грудным отделом панцыря у ботриолеписа располагались кожные складки, занимавшие положение брюшных плавников и, может быть, соответствующие им по своей функции. У птерихтиса нет никаких признаков брюшных плавников. *Antiarchi* имели спинной плавник; хвостовой плавник был гетероцеркальный.

Рис. 498. *Bothriolepis*. Верхний девон. Из Ромера.

*Antiarchi* были, конечно, донными животными. На это указывают рассмотренные нами признаки: уплощенность нижней стороны громоздкого панцыря, положение глаз, а также характер парных конечностей, — своеобразных придатков. На первый взгляд могло бы показаться, что эти придатки могли работать как весла, — как ласты многих водных четвероногих. Однако сложное сочленение придатков с панцырем должно было исключать возможность их быстрого движения, необходимого для гребли, а кроме того, они были слишком толсты для такой работы. Их участие в активном плавании должно было ограничиваться функцией рулей. Возможно, что эти животные пользовались своими парными

придатками при ползании по дну. Органом поступательного движения при плавании у них служил только хвост, но в общем они были плохими пловцами даже для своего времени.

**Подкласс Chondrichthyes (хрящевые рыбы).** К этому подклассу относятся современные акулы и некоторые другие ныне живущие рыбы. У этих современных форм нет костей во внутреннем скелете, который состоит исключительно из хряща, и отсутствуют наружные костные пластинки. Эти признаки оправдывают название подкласса и позволяют без труда отличать нынешних его представителей от *Osteichthyes*, или костных рыб. Однако у некоторых ископаемых акулоподобных рыб имелись кожные скелетные элементы из костной или костеподобной ткани или костные образования во внутреннем скелете.

Некоторые общие черты акулоподобных рыб были отмечены нами в начале раздела, посвященного классу рыб (стр. 304, см. также рис. 489). Формы, относимые нами к этому подклассу, имеют скелет в общем примитивного строения, существенно отличающийся от скелета костных рыб, которые будут рассмотрены нами в следующем разделе.

Наиболее древние представители имели хорошо развитые наружные защитные образования, которые отсутствуют у более новых форм. Рассматриваемый подкласс представляет собой очень древнюю группу. Первые формы известны

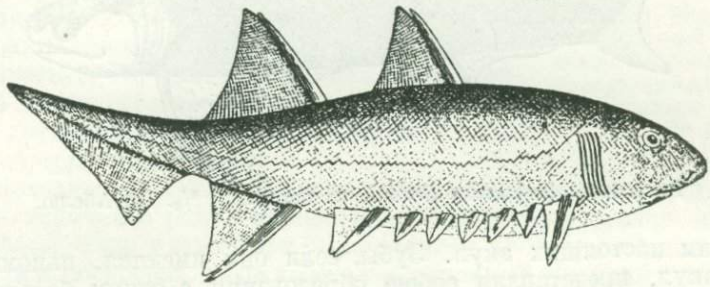


Рис. 499. *Climatius*. Нижний девон. × $1^1/_5$. По Абелю.

из верхнего силура. Далее число их возрастает, и к началу карбона развиваются все основные группы. Однако к концу палеозоя количество форм значительно сокращается, а в настоящее время рыбы подкласса хрящевых составляют лишь незначительную часть всей фауны рыб земного шара.

Познакомимся сначала с древнейшим отрядом подкласса — с отрядом *Acanthodii*, представители которого известны от верхнего силура до перми. Это были небольшие рыбы, часто имевшие обычную для хорошо плавающих форм торпедовидную форму. Тело было покрыто не рассеянными плакоидными чешуями (стр. 305), а рядами тесно усаженных четырехугольных пластинок или чешуй, сильно напоминающих настоящие ганоидные чешуи (стр. 305). Эта мозаика из мелких элементов образует своего рода броню, защищающую все тело.

Акантодии имели один или два спинных плавника и один анальный. Хвостовой плавник у них был гетероцеркальный. Парные плавники прикреплялись к телу своими широкими основаниями. Между двумя парами плавников, соответствующих по положению грудным и брюшным плавникам других рыб, располагались еще дополнительные пары плавников. У изображенного на рис. 499 нижнедевонского представителя рода *Climatius* мы видим пять таких дополнительных пар. Замечательно, что впереди каждого из плавников, за исключением хвостового, имеется мощный, большой шип, или спица (ихтиодорулит), поддерживающая плавник. Парные и непарные плавники древних акантодий имеют, повидимому, весьма примитивный характер и, как полагают многие исследователи, указывают на очень древнюю стадию эволюционного развития рыб, в которой вместо обособленных непарных плавников была одна непрерывная складка, проходившая по спинной стороне, огибавшая хвост и доходившая приблизительно до анального отверстия, а также существовала пара складок, непрерывно тянувшихся по нижней поверхности тела от области анального плавника вперед к голове

(рис. 500). Вполне возможно, что плавники акантодий представляют собой остатки этих непрерывных кожных складок. В пользу этого говорит самый характер плавников, имеющих широкое основание. Кроме того, это предположение подтверждается присутствием у древнейших акантодий нескольких пар дополнительных плавников. Эти последние в дальнейшем редуцируются и, в конце концов, совершенно исчезают, как об этом свидетельствуют представители рода *Acanthodes* из пермских отложений (рис. 501).

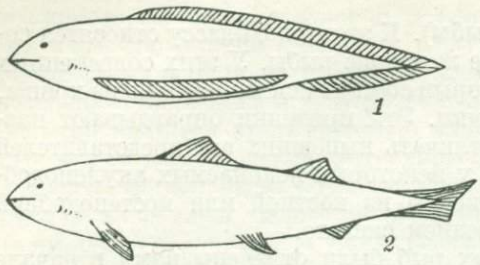



Рис. 500. Примитивные плавниковые складки (*1*) и диференцированные (парные и непарные) плавники (*2*). По Берри.

Представители рода *Climatius* (нижний девон) имеют два спинных плавника, а между грудными и брюшными плавниками с каждой стороны тела располагается пять или четыре дополнительных плавника (рис 499). Жаберных щелей было пять пар. По своему характеру и расположению они приближаются к жаберным щелям настоящих акул. Зубы, если они имеются, напоминают зубы некоторых акул, представляя собою образования с одним большим средним выступом и меньшими боковыми.

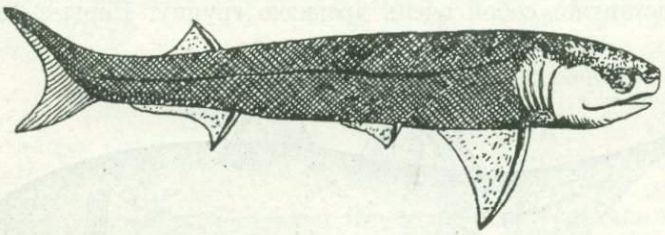


Рис. 501. *Acanthodes Bronni*, из перми. × 1/3. По Абелю.

Формы рода *Acanthodes* (нижний девон — пермь) имеют только один спинной плавник, а дополнительных плавников у них нет вовсе (рис. 501). Челюсти совершенно лишены зубов.

Другой отряд древних акулоподобных рыб носит название *Cladoselachii*. Типичным представителем его является род *Cladoselache* из верхней части верхнего девона, довольно полно изученный благодаря находкам образцов исключительно хорошей сохранности (рис. 502). Эта форма имеет два спинных плавника, укрепленных параллельными хрящевыми лучами, и гетероцеркальный хвостовой плавник. Хорошо развиты большие грудные (рис. 502[1]) и менее крупные

Рис. 502. *Cladoselache*, верхнедевонская акулоподобная рыба. Длина тела — от 0,45 до 1,2 *м*.

*1* — общий вид сбоку; *2* — область головы и жабер, снизу. Видны нижние, брюшные элементы жаберных дуг и челюсти, повидимому, гомологичные этим последним (пунктирными линиями впереди глазниц показано местоположение обонятельных капсул). Из Ромера.

брюшные плавники. За этими последними, ближе к хвосту, была пара боковых выростов, представлявшая собою, по мнению некоторых исследователей, третью пару плавников, отсутствующую у большинства акулоподобных. Грудные и брюшные плавники имеют широкие основания и укреплены параллельными хрящевыми лучами, а проксимальные элементы каждой пары, примыкая друг к другу, образуют два пояса конечностей — плечевой и тазовый. Мы уже отметили примитивный характер этого типа парных плавников (стр. 311). Возможно, что из плавников такого типа развились, путем сужения основания, веерообразные и даже перистые плавники других акулоподобных рыб.

Челюсти (рис. 502[2]) рассматриваемой формы имели типичное для акул строение. Они частично поддерживались верхним хрящем подъязычной дуги, расположенной позади челюстей. За подъязычной дугой лежали пять жаберных дуг. Челюсти были, конечно, крупнее остальных дуг, но в основном походили на эти последние. На челюстях был ряд зубов, под которыми располагались запасные зубы. Каждый зуб (рис. 503) имеет широкое основание, на котором возвышается один большой средний бугор, а по обе стороны от последнего мы видим одну или более пар довольно симметрично расположенных менее высоких бугорков. Надо, однако, заметить, что зубы такого типа были свойственны не только рассматриваемой форме, но также и многим другим древним акулоподобным, в частности, некоторым акантодиям.

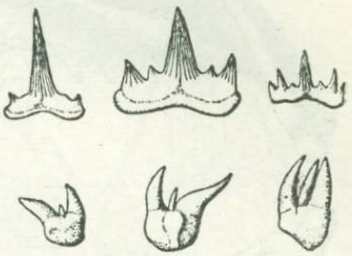


Рис. 503. Верхний ряд — зубы кладоселахий из верхнего девона и карбона, нижний — зубы плевракантодий из перми. Несколько уменьшено. По Ромеру.

В пресноводных бассейнах карбона и перми жили представители *Pleuracanthus* (рис. 504) — типичного рода небольшой группы, которую можно назвать отрядом *Pleuracanthodii*. Тело у этих форм было длинное. Они имели очень длинный спинной плавник и дифицеркальный хвостовой; анальный плавник был у них разделен на два отдела — передний и задний. Парные плавники были сильно развиты. Каждый из них содержал главную ось и многочисленные боковые ветви. У самцов часть брюшного плавника преобразована в совокупительный орган (рис. 491[4]). Возможно, что плавник этого типа возник в результате изменения плавника того типа, какой мы видели у кладоселахий, путем удлинения центральной оси. От заднего края головы назад и вверх отходит длинный шип. Зубы состоят из основания и трех бугорков: маленького центрального и двух расходящихся, более крупных.

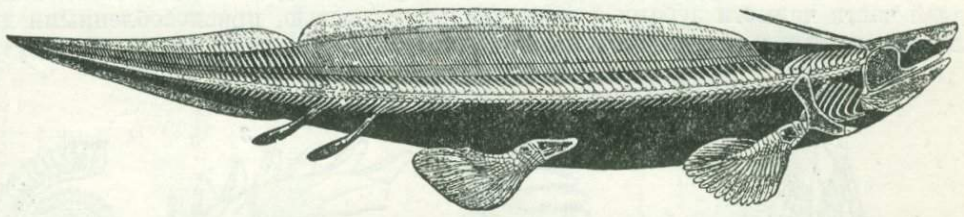


Рис. 504. *Pleuracanthus*, акулоподобная форма карбона и перми. Средней величины образец имел в длину примерно 75 *см*. По Вудварду.

Плевракантодии редки в верхнедевонских отложениях, наибольшего распространения достигают в карбоне и нижней перми и исчезают из геологической летописи еще до конца палеозоя. Они жили, повидимому, в пресноводных бассейнах, где питались, вероятно, мелкими костными рыбами.

Современные акулы и скаты обычно причисляются к одному отряду, который мы будем называть отрядом *Plagiostomi*, или поперечноротых. Такое название было дано этой группе потому, что у ныне живущих ее представителей рот, обычно находящийся на брюшной стороне, имеет вид щели, вытянутой поперек оси тела. Кожа несет только плакоидные чешуи: ни чешуй иных типов, ни костных плас-

тинок пет. Имеются один-два спинных плавника. Парные плавники — с суженными основаниями. У самцов существуют совокупительные органы. Внутренний скелет состоит лишь из хряща, нередко, впрочем, обизвествленного. Хорошо развита мозговая коробка. Челюсти прикреплялись к ней, у примитивных форм, и непосредственно и посредством верхнего элемента подъязычной дуги, но у большинства современных поперечноротых сохранился лишь этот последний способ прикрепления челюстей. Жаберные щели, которых обычно бывает пять, не прикрыты общей складкой кожи или крышкой. Брызгальце имеется у всех, за исключением немногих наиболее подвижных современных представителей. Зубы (рис. 505) представляют более или менее значительное видоизменение типа зубов, характерного для кладоселахий, но у многих форм они развились в плоские и широкие образования, приспособленные к раздавливанию таких беспозвоночных, как моллюски, плеченогие и другие. У акул зубы обычно прикреплены к челюстям рыхло; имеются запасные зубы.

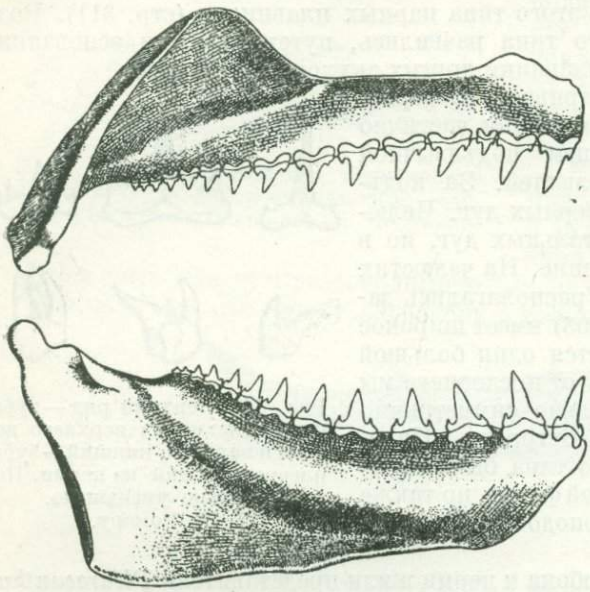


Рис. 505. Челюсти и зубы *Lamna cornubica*. Голоцен. Зубы значительно отличаются друг от друга по величине и по форме, в зависимости от их местоположения. По Абелю.

У многих форм мы видим значительную диференцировку зубного аппарата: передние заостренные зубы, напоминающие зубы кладоселахий, сменяются в задней части челюсти зубами с широкой поверхностью, приспособленными для раздавливания и перетирания животных, имеющих раковину (рис. 506). Внутри

Рис. 506. Верхняя челюсть *Heterodontus*. Из Суиннертона по С. Вудварду.

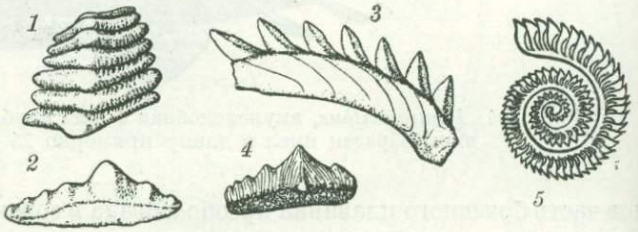



Рис. 507. Зубы у разнозубых акул.

*1* — *Orodus* (карбон), ряд зубов, вид сбоку (× 3/4); *2* — то же, вид сбоку; *3* — *Edestus* (карбон), завиток из зубов, уменьшено; *4* — *Hybodus* (триас), в естественную величину; *5* — *Helicoprion* из нижней перми, срединный спиральный ряд зубов. Из Ромера (*1, 2, 3, 4*) и Борисяка (*5*).

челюстей располагались согнутые ряды запасных зубов. У некоторых форм завиток из больших заостренных зубов помещался, повидимому, у переднего конца челюстей (рис. 507). У представителей рода *Helicoprion* (рис. 507[5]), своеобразной формы из нижнепермских отложений, ряд зубов свертывался в плоскую спираль, которая состояла из нескольких оборотов. Такие акулы могут быть названы «разнозубыми». Они составляют группу, к которой относится большинство каменноугольных поперечноротых и многие формы последующих периодов до юры. Однако в более молодых отложениях формы этой группы встречаются

редко, а в настоящее время существует лишь один род, *Heterodontus*, являющийся, повидимому, ее реликтом (рис. 506).

Другую большую группу поперечноротых составляют разнообразные современные акулы (за исключением, конечно, упомянутого ранее рода *Heterodontus*) и близкие к ним ископаемые формы. Сюда относятся хищные рыбы с острыми

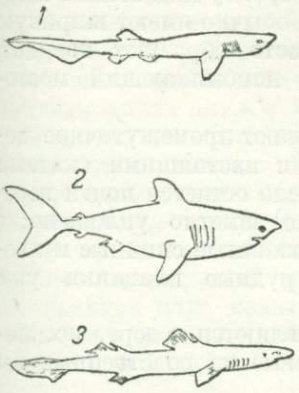



Рис. 508. Акулы *Notidanus* (*1*), *Lamna* (*2*) и *Squalus* (*3*). Сильно уменьшено. По Ромеру.

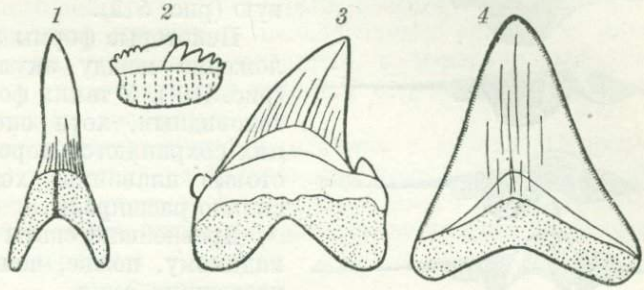



Рис. 509. Зубы акул (слева направо).

*1 — Odontaspis elegans*, средний эоцен (×0,6); *2 — Notidanus serratissimus*, нижний эоцен (×0,8); *3 — Lamna obliqua*, нижний эоцен (× 0,6); *4 — Carcharodon megalodon*, миоцен (× 0,4). По М. Дэвису.

зубами, соответствующими зубам передней части разнозубных акул. Тело у них веретеновидной формы (рис. 508). Некоторые формы достигают весьма значительной величины. Рис. 509 дает представление о зубах различных представителей этой группы. Относящиеся сюда формы начинают появляться в геологической летописи с юрского периода.

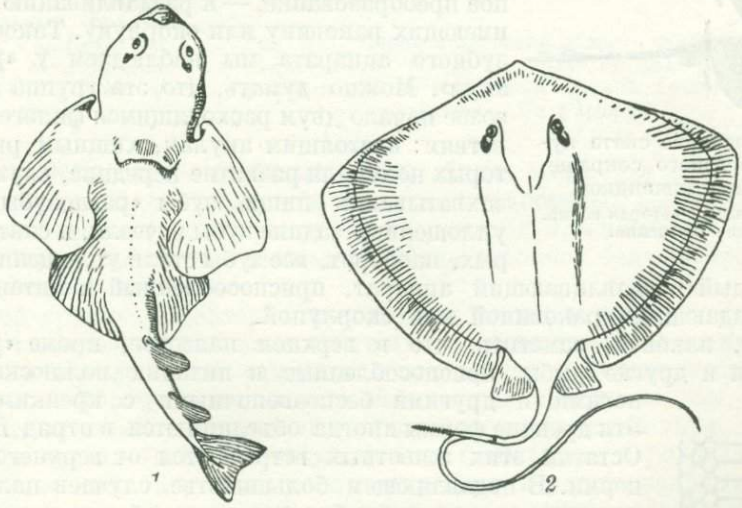



Рис. 510. Скаты из голоцена. Вид сверху.

*1 — Rhina squatina*; *2 — Raja laevis*. Непосредственно позади глаз видны брызгальца. По Абелю.

К третьей группе относятся все скаты (рис. 510), морские донные животные с сильно уплощенным телом и необыкновенно увеличившимися грудными плавниками. Анальный плавник у этих форм сильно уменьшен или отсутствует по вполне понятной причине: этот плавник, если бы он был заметно развит, мешал бы скатам ложиться на дно нижней стороной своего тела. Спинные плавники тоже нередко сильно уменьшены или отсутствуют, а хвост часто становится хлыстовидным. Такая редукция непарных плавников связана с резким уплощением тела, зависящим от донного образа жизни, а также со способом плавания, которое

у скатов совершается посредством волнообразного движения огромных грудных плавников, распространяющегося спереди назад, как это показано на рис. 511. Брызгальце у скатов сильно развито, что, как мы уже видели, опять-таки связано с донным образом жизни (стр. 306). Скаты питаются преимущественно моллюсками и другим донными животными, имеющими раковину. В связи с этим зубы у них весьма своеобразно специализированы, обычно имеют широкую плоскую поверхность и часто образуют твердый раздавливающий аппарат, напоминающий мостовую (рис. 512).

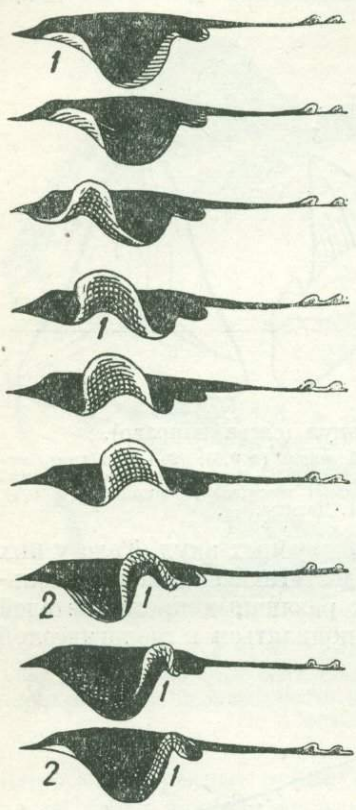



Рис. 511. Плавание ската путем волнообразного сокращения грудных плавников.
*1*—первая волна; *2*—вторая волна. Из Гессе—Дефлейна.

Некоторые формы занимают промежуточное положение между акулами и настоящими скатами (рис. 510[1]). У таких форм тело остается почти веретеновидным, хотя оно уже заметно уплощено; у них сохраняются хорошо развитые спинные и хвостовые плавники, хотя грудные плавники уже сильно расширены.

Древнейшие скаты появляются в юре, но, повидимому, позже, чем первые из родственных им настоящих акул.

Что касается эволюционной истории поперноротых, то, по мнению многих исследователей, древнейшая группа этих животных, а именно группа «разнозубых акул», произошла от одной из ветвей кладоселахий. В этой ветви происходит эволюционный процесс диференциации зубов, в результате которого передние зубы, сравнительно мало изменившиеся, оказываются приспособленными к захватыванию добычи, а задние, испытавшие значительное преобразование, — к раздавливанию животных, имеющих раковину или скорлупу. Такое состояние зубного аппарата мы наблюдаем у «разнозубых акул». Можно думать, что эта группа дала в мезозое начало двум расходящимся филогенетическим ветвям: настоящим акулам, хищным рыбам, у которых получили развитие передние, служившие для захватывания пищи, зубы «разнозубых акул», а уплощенные задние зубы исчезли, и скатам, у которых, наоборот, все зубы стали уплощенными, образовав твердый раздавливающий аппарат, приспособленный к питанию животными, обладающими раковиной или скорлупой.

Следует, наконец, заметить, что в верхнем палеозое, кроме «разнозубых акул», были и другие рыбы, приспособленные к питанию моллюсками, плеченогими и другими беспозвоночными с крепким скелетом. Эти древние формы иногда объединяются в отряд *Bradyodonti*. Остатки этих животных встречаются от верхнего девона до перми. В подавляющем большинстве случаев палеонтологам известны только зубы брадиодонтов, обычно довольно крупные (рис. 513). Вполне возможно, что эти зубы возникли путем сращения «раздавливающих» зубов того типа, который характерен для «разнозубых акул». Сходство между зубами этих последних, с одной стороны, и брадиодонтов, с другой, можно заметить при сравнении рис. 506 и 513. Однако имеющиеся в настоящее время данные недостаточны для решения вопроса о происхождении этой своеобразной палеозойской группы.

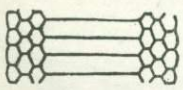


Рис. 512. Схема зубов ската *Myliobatis*. Кайнозой. Из Суиннертона.

Нам остается рассмотреть еще один отряд подкласса хрящевых рыб, отряд *Holocephali*, или цельноголовых (рис. 514). Типичным родом можно считать род *Chimaera* (эоцен — ныне), по которому все рыбы этого отряда иногда называются химерами. Цельноголовые — преимущественно морские

донные животные, питающиеся моллюсками. Соответственно такому роду пищи, зубной аппарат в каждой половине челюсти состоит из одной большой зубной пластинки и еще одной или двух пар меньших пластинок. Такой зубной аппарат напоминает зубные пластинки брадиодонтов, приспособленные к тому же самому способу питания. Со способностью раздавливать твердые раковины и скорлупы морских животных связан, вероятно, также характер прикрепления челюстей к мозговой коробке: в отличие от всех ранее рассмотренных нами групп хрящевых рыб, у цельноголовых хрящи верхней челюсти прирастают к основанию мозговой коробки. В противоположность открытым жаберным щелям акул, у цельноголовых жабры прикрыты кожной складкой. Брызгальца нет. По характеру парных плавников цельноголовые близки к поперечноротым. Хвостовой плавник, часто слабо развитый, во взрослом состоянии гетероцеркальный. Имеется хорошо развитая спинная струна, которая лишь окружена кольцевидными телами позвонков.

В геологической летописи цельноголовые появляются с триаса. Вопрос о происхождении этой группы представляет большие трудности. Возможно, что ее предков надо искать среди брадиодонтов; в пользу такого предположения говорит отмеченное уже нами сходство зубных пластинок некоторых брадиодонтов, с одной стороны, и цельноголовых, с другой.

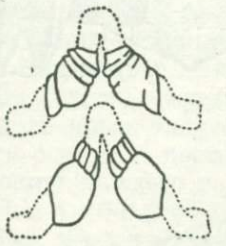


Рис. 513. Зубы каменноугольных брадиодонтов *Cochliodus* (наверху) и *Psephodus* (внизу). Из Суиннертона.

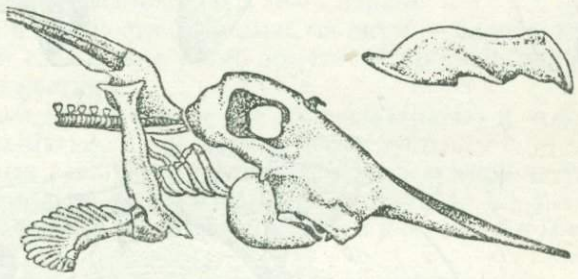


Рис. 514. Череп и плечевая область юрской химеры *Acanthorhina*. × $^1/_5$. Наверху справа — нижнечелюстная зубная пластинка юрской химеры *Myriacanthus*. По Ромеру.

**Подкласс Osteichthyes (костные рыбы).** Рыбы этого подкласса появляются в среднем девоне. В эту эпоху они жили в пресноводных водоемах. К концу палеозоя они становятся господствующей группой пресноводных позвоночных и заселяют также моря. В современной фауне огромное большинство рыб относится к подклассу костных.

Для этой группы характерно присутствие костей и во внутреннем скелете и на поверхности тела, где имеются чешуи и костные пластинки, в количестве и расположении которых можно заметить определенные закономерности. Судя по ныне живущим формам и некоторым ископаемым представителям, все примитивные костные имели плавательный пузырь того или иного типа.

Наиболее древние и примитивные формы, ближайшие к родоначальной, исходной группе всех костных, характеризуются гетероцеркальным хвостовым плавником, из которого, как мы скоро увидим, у одних развивается дифицеркальный хвостовой плавник, а у других — гомоцеркальный.

Уже у древних представителей костных рыб наблюдается весьма значительное развитие замещающих костей (стр. 291), которыми у них сменяются внутренние хрящевые образования. В то же время имеются кожные костные пластинки, причем в расположении этих последних в головной и плечевой области можно заметить некоторые общие черты у всех костных рыб, — какой-то общий порядок, прослеживаемый у всех представителей подкласса, конечно, с некоторыми более или менее значительными отклонениями у различных членов этой группы. Это является одним из доказательств происхождения всех костных рыб от одной предковой формы. В значительной степени окостеневают также и другие внутренние скелетные образования (тела позвонков, верхние и нижние дуги

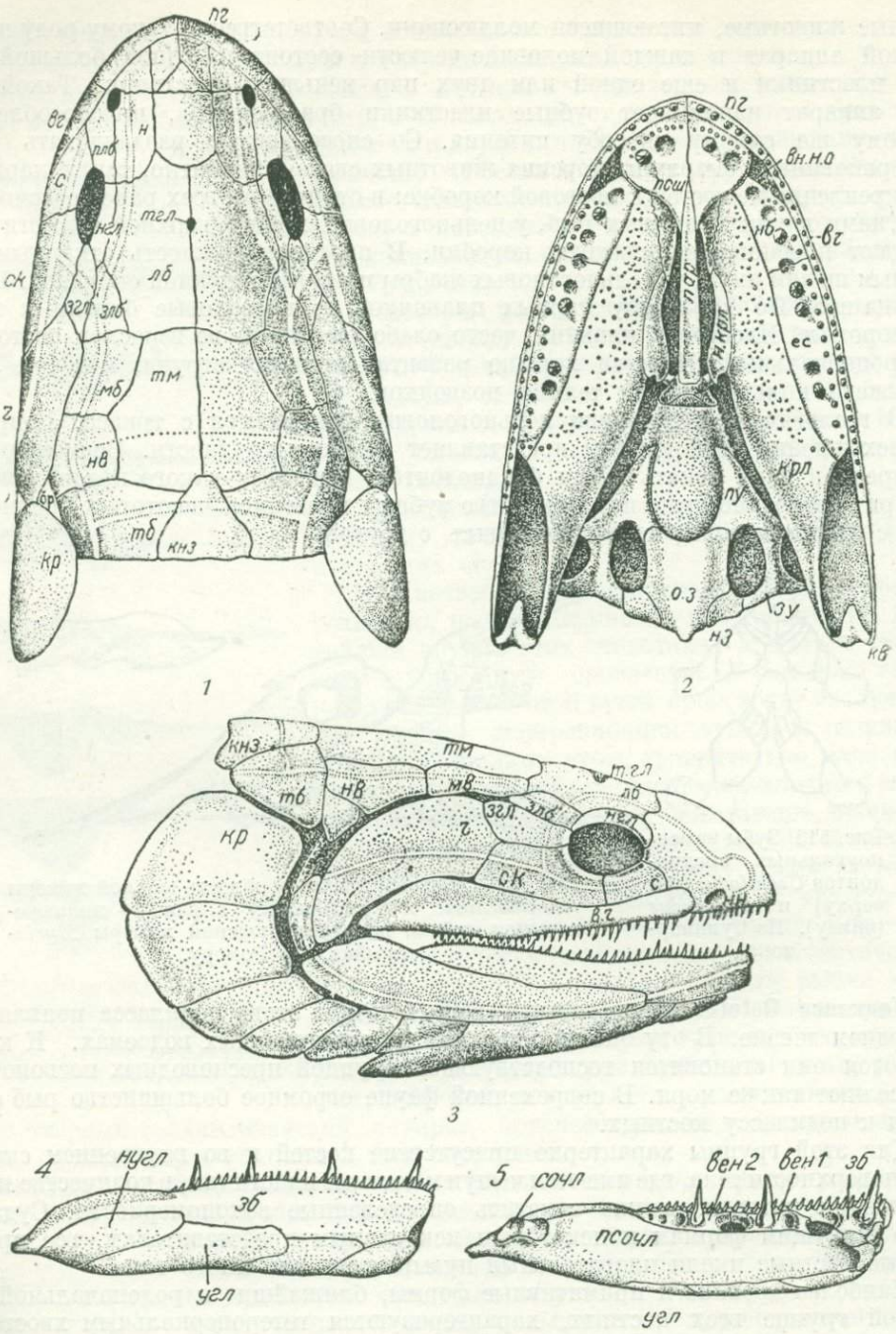



Рис. 515. Строение черепа кистеперых.

*1* — череп *Eusthenopteron*, верхний девон, вид сверху; *2* — то же, вид с небной стороны; *3* — *Osteolepis*, средний девон, вид сбоку; *4* — нижняя челюсть *Megalichthys*, нижний карбон, вид с наружной стороны; *5* — то же, вид с внутренней стороны. *бр* — отверстие для брызгальца; *вен* — венечная кость (coronare); *вн. н. о* — внутренние носовые отверстия (хоаны); *вч* — верхнечелюстная кость (maxillare); *зб* — зубная (dentale); *згл* — заднеглазничная (postorbitale); *злб* — заднелобная (postfrontale); *зу* — заднеушная (opisthoticum); *кв* — квадратная (quadratum); *кнз* — кожная верхняя затылочная (supraoccipitale dermale); *р* — крышка (operculum); *крл* — крыловидная (pterygoideum); *лб* — лобная (frontale); *мв* и *мб* — межвисочная (intertemporale); *н* — носовая (nasale); *нб* — небная (palatinum); *нгл* — надглазничная (supraorbitale); *нв* — надвисочная (supratemporale); *нз* — наружная (боковая) затылочная (exoccipitale); *нкрл* — надкрыловидная (epipterygoideum); *нк* — наружные носовые отверстия; *нугл* — надугловая (supraangulare); *о. з* — основная затылочная (basioccipitale); *пар* — парасфеноид (parasphenoideum); *плб* — переднелобная (praefrontale); *псочл* — предсочленовная (praearticulare); *псш* — предсошник (praevomer); *пу* — переднеушная (prooticum); *пч* — предчелюстная (praemaxillare); *с* — слезная (lacrimale); *ск* — скуловая (jugale) *сочл* — сочленовная (articulare); *тб* — табулярная (tabulare); *т. гл* — теменной глаз; *тм* — теменная (parietale); *угл* — угловая (angulare); *ч* — чешуйчатая (squamosum). По Ромеру.

этих последних, лучи непарных плавников, скелет парных плавников и их поясов). Туловище и хвост у древнейших костных рыб были сплошь покрыты чешуями космоидного или ганоидного типа, которые, защищая тело, не препятствовали его движениям, необходимым при плавании. Эти чешуи образуют наружный скелетный покров, не зависимый от внутреннего скелета этой области тела. Существенно иные отношения наблюдаются в области головы и плечевого пояса. Эта область покрыта костными пластинками кожного происхождения, которые входят в соприкосновение с элементами внутреннего скелета, срастаются с ними и частично заменяют их. Таким образом, череп и плечевой пояс у костных рыб состоят частью из хрящей или замещающих костей, частью из кожных костей (рис. 472[2]).

Мы отметим здесь важнейшие скелетные элементы, входящие в состав черепа примитивных костных рыб (рис. 515). В процессе эволюции эти элементы более или менее значительно изменяются; однако изучение их истории все-таки позволяет установить гомологию костей черепа не только у различных костных рыб, но и у наземных четвероногих позвоночных.

К о ж н ы е к о с т и ч е р е п а. Рассмотрим прежде всего комплекс кожных костей, покрывающих верхнюю и боковые стороны головы (к нижней поверхности этого комплекса прирастает мозговая коробка; к нему же нередко прикрепляются задние концы первичных челюстей).

Вдоль средней линии располагаются: впереди — парные н о с о в ы е (nasalia), далее — парные л о б н ы е кости (frontalia), за ними — парные т е м е н н ы е (parietalia). Непарный глаз лежит у рыб обычно между лобными, а у наземных — между теменными костями.

Вдоль краев тянутся п р е д ч е л ю с т н ы е (praemaxillaria) и в е р х н е ч е л ю с т н ы е кости (maxillaria). Те и другие несут зубы.

Вокруг каждого из парных глаз часто группируются следующие кости: п е р е д н е л о б н ы е (praefrontalia), с л ё з н ы е, (lacrimalia), с к у л о в ы е (jugalia), з а д н е г л а з н и ч н ы е (postorbitalia) и з а д н е л о б н ы е (postfrontalia).

В щечной области, лежащей между глазницей и челюстным сочленением, главным элементом иногда является парная ч е ш у й ч а т а я кость (squamosum), а, кроме того, могут присутствовать и другие, менее крупные кости, как, например, парная к в а д р а т н о с к у л о в а я (quadratojugale). У некоторых костных рыб эта область в значительной степени покрыта парной п р е д к р ы ш е ч н о й костью (praeoperculum), которая связана с жаберной крышкой.

Над этой последней группой иногда помещается щель брызгальца. Выше, сбоку от срединного ряда парных костей лежат некоторые мелкие элементы.

У заднего края черепа располагаются: посредине кожная н а д з а т ы л о ч н а я кость (supraoccipitale dermale), а по бокам — т а б у л я р н ы е кости (tabularia).

Кроме того, кожные кости развиваются в крыше полости рта. Под передней частью мозговой коробки лежит непарная кость, д о б а в о ч н а я к л и н о в и д н а я, или п а р а с ф е н о и д (parasphenoideum). Справа и слева от этой последней помещаются кожные кости, которые лежат ниже примитивной верхней челюсти акул, закрывая и в значительной мере замещая этот элемент: п р е д с о ш н и к и (praevomeres), н ё б н ы е кости (palatina), н а р у ж н ы е к р ы л о в и д н ы е кости (ectopterygoidea) и к р ы л о в и д н ы е кости (pterygoidea).

В нижней челюсти имеются: з у б н ы е кости (dentalia), нередко также п л а с т и н ч а т ы е (splenialia), з а д н е п л а с т и н ч а т ы е (postsplenialia) и н а д у г л о в ы е (supraangularia), а с внутренней стороны небольшие в е н е ч н ы е кости (coronaria) и п р е д с о ч л е н о в н ы е (praearticularia).

Жаберная область защищена к р ы ш к о й (operculum) и несколькими небольшими костями.

З а м е щ а ю щ и е к о с т и ч е р е п а. В мозговой коробке окостеневают обычно боковые стенки и основание, а крыша ее, защищенная покровом из кожных костей, часто на большом протяжении остается мягкой. В затылочной области, вокруг большого затылочного отверстия обычно развиваются следующие кости: внизу — о с н о в н а я з а т ы л о ч н а я (basioccipitale), вверху —

верхняя затылочная (supraoccipitale), а по бокам — пара наружных затылочных (exoccipitalia). Впереди затылочной области находится основная клиновидная кость (basisphenoideum), а в передней части мозговой коробки бывает решетчатая кость (ethmoideum). В области, где помещается внутреннее ухо, обычно развиваются пара переднеушных (prootica) и пара заднеушных костей (opisthotica).

Первичные верхние челюсти у примитивных костных рыб представлены квадратной костью (quadratum) и некоторыми другими замещающими костями. Верхний элемент подъязычной дуги обычно служит для соединения челюсти с мозговой коробкой. Первичная нижняя челюсть почти полностью вытеснена кожными костями, от нее обычно сохраняется лишь один задний элемент, сочленовная кость (articulare), сочленяющаяся с квадратной.

Жаберные дуги хорошо развиты и частью окостеневают.

У костных рыб имеется первичный плечевой пояс, к которому, однако, присоединяются кожные кости. Такими обычно являются: внизу — ключица (clavicula), а выше так называемый клейтрум (cleithrum); имеются также особые элементы, связывающие плечевой пояс с некоторыми костями затылочного отдела черепа.

Классификация костных рыб. Костные рыбы часто подразделяются на три большие группы, которые мы можем рассматривать как надотряды: 1) *Actinopterygii*, или лучеперые; 2) *Crossopterygii*, или кистеперые, и 3) *Dipnoi*, или двоякодышащие. К сожалению, однако, даже это основное подразделение не может считаться общепринятым, так как против него некоторыми исследователями выдвигаются серьезные возражения. Принимая условно это подразделение, мы, при рассмотрении соответствующих групп, отметим наиболее важные из спорных вопросов классификации.

Надотряд *Actinopterygii*, или лучеперые рыбы. К этой группе относится подавляющее большинство современных рыб: все пресноводные рыбы, за исключением двоякодышащих, которые ныне представлены тремя родами, и все морские рыбы, за исключением поперечноротых и цельноголовых. Сюда чаще всего относят следующие отряды: 1) *Chondrostei*, или хрящекостных, 2) *Holostei*, или цельнокостных, и 3) *Teleostei*, или костистых (совершеннокостных).

К хрящекостным большинство ученых относит некоторые группы палеозойских и мезозойских рыб, семейство многоперов, представленное двумя современными африканскими родами, а также ныне живущих осетровых рыб. Отряд хрящекостных в этом составе может быть принят лишь условно, так как такое понимание отряда отвергается многими исследователями, которые, опираясь на некоторые данные сравнительной анатомии и эмбриологии, рассматривают семейство осетровых как совершенно самостоятельную примитивную группу, близкую к поперечноротым, а многоперов относят к отряду кистеперых.

Отряд цельнокостных состоит преимущественно из мезозойских форм.

Отряд костистых рыб — группа господствующая, процветающая с мелового периода до настоящего времени.

Для древнейших лучеперых рыб характерно присутствие чешуй ганоидного типа (стр. 305), которые первоначально имели ромбическую форму. У более новых представителей, особенно — у костистых, чешуи часто бывают круглыми, тонкими, утрачивают ганоин, приобретая характер циклоидных или ктеноидных чешуй.

Древнейшие лучеперые имели гетероцеркальный хвостовой плавник, в котором хвостовой отдел позвоночника очень близко подходил к верхнему краю плавника (рис. 469[1]). Впоследствии из плавника этого типа постепенно развивается гомоцеркальный плавник, весьма характерный для костистых (рис. 469[4]). У лучеперых есть лишь один спинной плавник (кистеперые и двоякодышащие имеют два спинных плавника). По верхнему краю спинных плавников и хвостового у древних лучеперых часто располагается ряд фулькр, т. е. треугольных вильчатых чешуй, которые отсутствуют у большинства более новых форм отряда. Эти вильчатые чешуи образуют водорез, который защищает плавник.

У примитивнейших представителей лучеперых парные плавники имели довольно

широкое основание и содержали многочисленные хрящевые или костные лучи, напоминая, таким образом, плавники кладоселахий. Для лучеперых характерно, что мясистая лопасть, содержащая внутренний осевой скелет плавника, занимает лишь незначительную часть парного плавника, большая часть которого поддерживается длинными кожными лучами; отсюда и название группы — лучеперые, или «лучеплавниковые» (рис. 516).

На челюстях обычно имеется краевой ряд острых конических зубов, а внутри рта много мелких зубов. Брызгальце сохраняется лишь у примитивных форм.

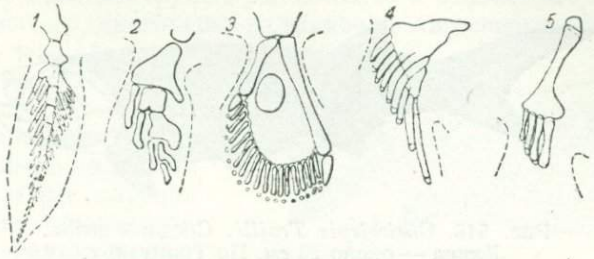



Рис. 516. Парные плавники костных рыб.

Грудные плавники: *1* — *Ceratodus*, современная двоякодышащая рыба; *2* — *Eusthenopteron*, верхнедевонская кистеперая рыба; *3* — *Polypterus*, нынешняя хрящекостная. Брюшные плавники: *4* — *Scaphyrhynchus* (из осетровых); *5* — *Polypterus*. По Ромеру.

Ныне живущие лучеперые имеют плавательный пузырь, расположенный к в е р х у от пищеварительной трубки, и у многих форм открывающийся в кишечник со спинной стороны этого последнего (рис. 517). Этот пузырь уменьшает общий вес тела, а в случаях, когда он сообщается с пищеварительной трубкой, служит гидро-

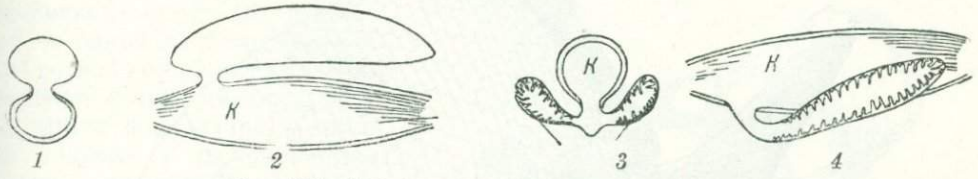



Рис. 517. Плавательные пузыри:

*1* и *2* — спинной (характерный для лучеперых); *3* и *4* — брюшной (характерный для двоякодышащих *Lepidosiren* и *Protopterus*). *К* — кишечная трубка. Из А. Н. Северцова.

статическим органом: при наполнении пузыря воздухом или при опорожнении его удельный вес рыбы изменяется, и она либо всплывает, либо опускается глубже в воду.

Только у многоперов вместо спинного непарного плавательного мешка имеется двураздельный мешок, открывающийся в пищевод снизу и расположенный книзу от этого последнего. Этот мешок служит в качестве дополнительного органа дыхания, — легкого (надо заметить, что легкое многоперов представляет довольно несовершенный орган дыхания и не может заменить этим рыбам жабры).

Древнейшие лучеперые жили, повидимому, главным образом, в пресной воде, но с юры представители этой группы часто встречаются и в морских отложениях.

О т р я д *Chondrostei*, или х р я щ е к о с т н ы х, представляет собой древнейший отряд лучеперых рыб, первые формы которого найдены в среднем девоне. Вместе с тем хрящекостные являются группой, родоначальной для всех прочих групп лучеперых рыб. Примитивные хрящекостные характеризуются покровом из блестящих толстых ганоидных чешуй, определенно гетероцеркальным хвостовым плавником, присутствием ряда вильчатых чешуй (фулькр) на спинном и хвостовом плавниках, а также тем, что у них тела позвонков не окостеневали. Самое название отряда — «хрящекостные» — было дано этой группе в связи с тем, что

при слабо окостеневающем или почти не окостеневающем внутреннем скелете очень многие имеют хорошо развитый наружный костный скелет.

Только что перечисленные признаки ясно выражены у рода *Cheirolepis*, древнейшей лучеперой рыбы (средний девон), у которой парные плавники имеют примитивный характер: широкое основание и менее редуцированные, чем у более новых форм, мясистые лопасти (рис. 518).

Если в девоне хрящекостные попадаются гораздо реже кистеперых и двоякодышащих, то позже они становятся наиболее распространенными пресноводными

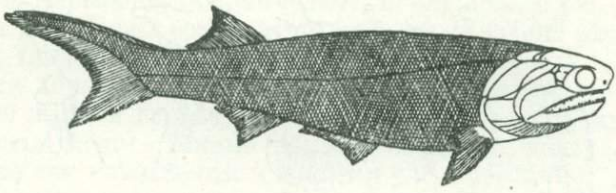


Рис. 518. *Cheirolepis Trailli*. Средний девон.
Длина — около 23 *см*. По Тракуэйру.

рыбами. Из таких более поздних форм упомянем род *Palaeoniscus* (пермь), родственный только что рассмотренной форме. Это были небольшие рыбы с острыми зубами; близкие к этому роду формы продолжали существовать, — правда, в уменьшенном количестве, — до верхней юры.

Группа, к которой принадлежали эти роды, испытала значительную адаптивную радиацию, одно из направлений которой привело к развитию таких

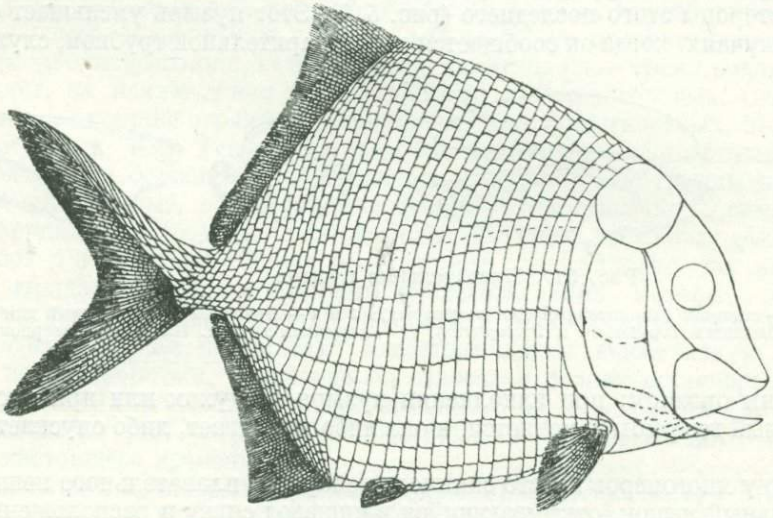


Рис. 519. *Platysomus*. Пермь. Ест. вел. По Тракуэйру.

своеобразных форм, как род *Platysomus* (карбон и пермь), Эта форма имела высокое тело (рис. 519), покрытое удлиненными чешуями, вытянутыми в спинно-брюшном направлении, длинный спинной и столь же длинный анальный плавник. Зубы у этой формы и ее родичей были толстые и тупые. Эти рыбы, повидимому, питались малоподвижными мелкими донными животными, имеющими раковину или скорлупу.

В тропической Африке живут два рода — *Polypterus* и *Calamoichthys*, которые объединяются в семейство многоперов (называемых так потому, что у них спинной плавник разделен на многочисленные отдельные плавники). Тело у них покрыто настоящими ганоидными чешуями, как у примитивных хрящекостных, но хвостовой плавник — дифицеркальный, а в парных плавниках мясистая лопасть гораздо больше, чем у типичных лучеперых рыб. О характере легкого этих рыб

мы уже говорили (стр. 321). Живя в областях, подверженных засухам, многоперы пользуются этим легким как дополнительным органом дыхания, подобно двоякодышащим рыбам, которые будут рассмотрены в конце этой главы. Таксономическое положение многоперов представляется спорным. Одни исследователи относят их к кистеперым, ссылаясь прежде всего на характер парных плавников. Другие ученые, — указывая на то, что парные плавники многоперов, несмотря на поверхностное сходство с соответствующими плавниками кистеперых, имеют совершенно иначе построенный скелет (рис. 516[3] и 516[5]), — сближают многоперов с древними формами группы *Palaeoniscus* и относят это семейство к хрящекостным. Кроме того, многоперы, в отличие от кистеперых, лишены отверстия для непарного глаза, а также внутренних носовых отверстий (хоан).

Мы уже сказали, что хрящекостные были самыми обычными пресноводными рыбами карбона и перми. В течение триаса группа эта в общем клонится к упадку: хрящекостных вытесняют их же потомки, цельнокостные рыбы, которые, как мы скоро увидим, являются в некоторых отношениях более совершенными, чем хрящекостные. В течение юры число этих последних продолжает сокращаться.

Отряд *Holostei*, или цельнокостных в геологической летописи известен с верхнепермской эпохи. Он произошел от одной из филогенетических ветвей хрящекостных. Примитивные формы имеют ганоидные чешуи и фулькры. Хвостовой плавник у цельнокостных обычно — укороченно-гетероцеркальный (см. стр. 289). В области тел позвонков часто развиваются окостенения: в общем внутренний скелет окостеневает больше, чем у хрящекостных, и этим объясняется данное рассматриваемой группе название.

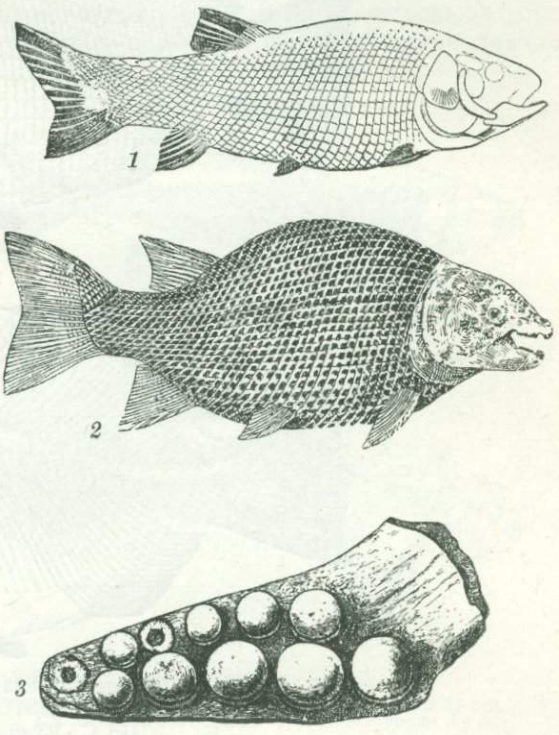



Рис. 520. Мезозойские цельнокостные.

*1* — *Semionotus*, триас (длина — 30 см); *2* — *Lepidotus*, верхняя юра (длина — 1,80 см); *3* — нижняя челюсть *Lepidotus neocomiensis*. × 1/2. По Ромеру (*1*), Абелю (*2*) и Булю и Пивето (*3*).

Первая форма отряда встречена в верхней перми, в течение триаса значение его довольно быстро растет, и в юре он достигает расцвета, ставши наиболее обильной группой костных рыб. Однако уже в меловом периоде господствующее положение у них отвоевывают их же потомки — костистые рыбы. Первоначальное развитие цельнокостных происходит в пресноводных водоемах, но позже большинство этих рыб живет в морях.

Из древнейших цельнокостных упомянем род *Semionotus* (триас), в общем очень похожий на палеониску и его родичей, но легко отличимый от этих хрящекостных укороченно-гетероцеркальным хвостом. Изучение юрских представителей группы, к которой принадлежит семионотус, показывает, что у многих из этих форм увеличивается высота тела. Это мы замечаем уже у рода *Lepidotus* (нижняя юра — нижний мел), но в значительно большей степени у таких форм, как *Dapedius* (нижняя юра). У лепидотуса (рис. 520[3]) и некоторых подобных ему форм зубы — округленные, похожие на гальку, приспособленные для раздавливания организмов, имеющих твердый скелет. Можно думать, что высокотелые, иногда почти дисковидные формы (рис. 521) были обитателями мелководных, но

спокойных участков, какие бывают в некоторых местах коралловых рифов. Рыбы с такой формой тела не могли быстро плавать. В то же время они совсем не похожи на камбал и других рыб, приспособленных к лежанию на дне. Благодаря поверхностной симметрии хвоста и симметричному расположению спинного и анального плавников рыба может длительно занимать даже такое поло-

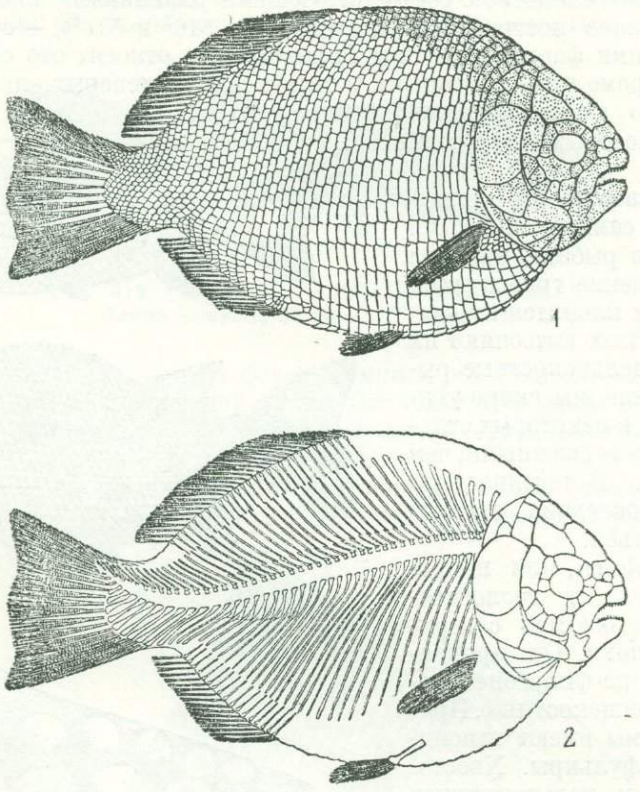



Рис. 521. *Dapedius*, высокотелая юрская форма из семейства *Semionotidae* (*Holostei*). Длина — около 35 *см*. По С. Вудварду.

жение, при котором ось тела находится под прямым углом к горизонтальной плоскости. Таким образом, вращаясь в вертикальной плоскости, рыба может общипывать коралловые полипняки и поедать мелких животных, живущих на неровной поверхности рифов.

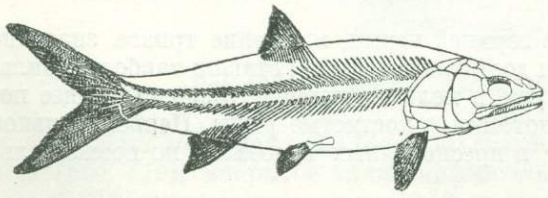


Рис. 522. *Caturus*, представитель цельнокостных, из юры. По С. Вудварду.

У некоторых представителей отряда хвост еще более близок к гомоцеркальному типу, чем у только что рассмотренных форм. Таков, например, род *Caturus* (юра), у которого сохраняются еще ромбические ганоидные чешуи. У этих форм, как и у многих других, окостеневает лишь небольшая часть каждого тела позвонка (рис. 522).

Цельнокостные представляют собою ветвь, обособившуюся от древних хрящекостных, с которыми древнейшие цельнокостные имеют много общего (присутствие ганоидных чешуй, наличие фулькр, характер парных плавников). Можно сказать, что цельнокостные отличаются от хрящекостных некоторыми признаками более совершенной организации и прежде всего — более полным окостенением внутреннего скелета и развитием хвостового плавника в сторону гомоцеркального типа, что связано с усилением этого органа поступательного движения.

Как было уже отмечено, цельнокостные, появившись в верхней перми, испытывают расцвет в юре и постепенно вымирают в течение мела. До настоящего времени продолжают существовать лишь два рода, живущие в пресных водах Северной Америки. Отряд этот представляет поучительный пример процесса вымирания, объяснимый лишь с точки зрения дарвинизма. В этом отношении особенно важно отметить два обстоятельства: во-первых, история рыб дает несомненные доказательства того, что вымирание хрящекостных в значительной степени зависело от эволюции и распространения более совершенных цельнокостных, а вымирание этих последних было связано с развитием более совершенных костистых рыб; во-вторых, вымирание не охватило сразу все формы отряда; оно является довольно медленным процессом, который тянется от мела до настоящего времени; в общем формы вымирают разновременно. Однако процесс вымирания происходил отнюдь не равномерно: с расселением костистых в меловом периоде связано, повидимому, сравнительно быстрое исчезновение многих цельнокостных.

Отряд *Teleostei*, или костистых, господствующая ныне группа рыб, к которой относится свыше двадцати тысяч видов, — подавляющее большинство всех современных рыб. Древнейшие и плохо сохранившиеся остатки костистых известны из верхнетриасовых отложений, но более или менее удовлетворительно изученные ископаемые представители этой группы начинают встречаться лишь с верхней юры. Примерно с середины мела костистые завоевывают господствующее положение среди всех групп рыб как в пресных водах, так и в морях. Такой решительный успех был, конечно, связан с определенными прогрессивными изменениями в строении тела. К числу таких изменений следует отнести развитие, из сравнительно толстых и тяжелых чешуй ганоидного типа, тонких костных чешуй. У костистых никогда не бывает ганоидных или космоидных чешуй: область туловища и хвоста покрыта циклоидными или ктеноидными чешуями. Хвост сделался гомоцеркальным (стр. 289). Фулькры исчезли, и в связи с этим плавники стали более гибкими. Внутренний скелет состоит почти исключительно из кости, позвонки окостеневают (отсюда и самое название отряда), и, таким образом, внутренний скелет сделался прочной опорой для сильно развившейся плавательной мускулатуры. В голове кожные кости опустились глубоко под кожу.

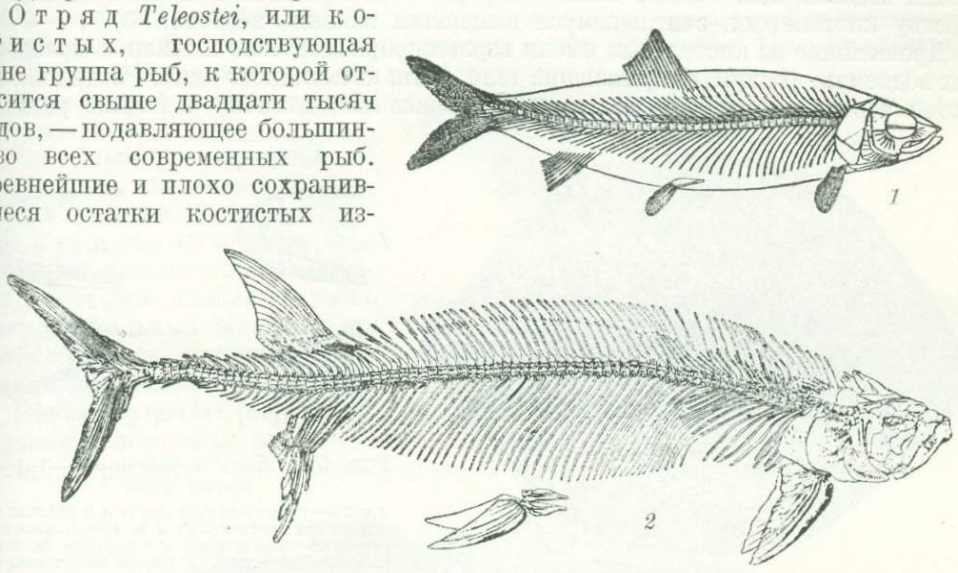



Рис. 523. Мезозойские костистые рыбы.
*1* — *Leptolepis dubius*, примитивный юрский представитель костистых; длина около 23 *см*;
*2* — *Portheus mollasse*, гигантская меловая костистая рыба; длина оригинала около 3,6 *м*.
По С. Вудварду (*1*) и Осборну (*2*).

К числу наиболее примитивных костистых следует отнести род *Leptolepis* (верхняя юра — мел), у которого чешуи циклоидного типа сохраняли еще тонкий покров ганоина. У этой формы продолжала существовать непрерывная спинная струна, которая, впрочем, была окружена окостеневавшими кольцевидными телами позвонков (рис. 523).

Рассмотрение различных филогенетических ветвей этой громадной, процветающей группы не входит в задачу этой книги. Группа эта имеет большое народнохозяйственное значение. Многие относящиеся сюда формы являются общеизвестными рыбами. Таковы, например, карп, лещ, линь, сом, сельдь, лосось, сиг, щука, угорь, колюшка, кефаль, камбала, окунь, бычок, скумбрия, треска.

Взятый в целом отряд костистых представляет яркий пример процветающей в настоящий момент группы.

Надотряд *Crossopterygii* (кистеперые). Эта группа имеет исключительно важное значение, так как она дала начало первым четвероногим суши. В девонском периоде кистеперые были наиболее распространенными костными рыбами. Некоторые исследователи считают ныне живущих многоперов (*Polypterus* и *Calamoichthys*) представителями этого отряда в современной фауне, но большинство ученых теперь относит многоперов к отряду лучеперых. Однако совсем недавно был открыт ныне живущий вид, принадлежащий к одному семейству кистеперых, считавшемуся вымершим в конце мезозоя.

Древнейшие из кистеперых имели веретенообразное тело и жили в пресноводных водоемах. Чешуи, покрывавшие тело, были космоидного типа. Расположение костей черепа в основном соответствует описанию, данному в начале раздела,

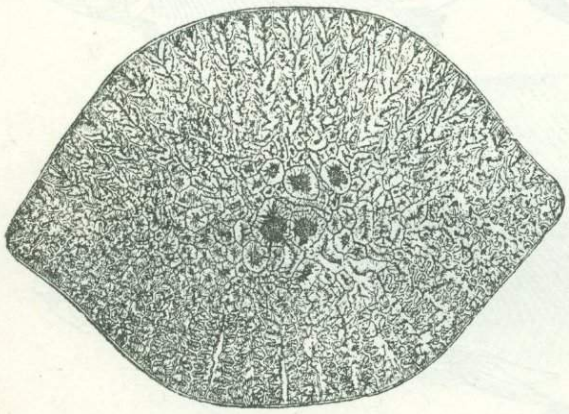


Рис. 524. Поперечное сечение зуба *Holoptychius*, девонской кистеперой рыбы. Видна лабиринтовидная складчатость эмали. По Пандеру.

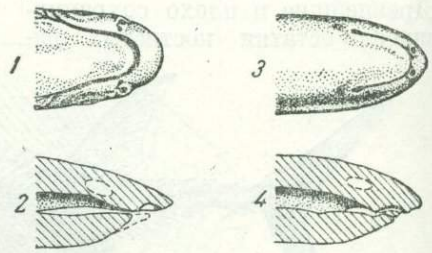



Рис. 525. Схема, поясняющая развитие хоан.

*1* и *2* — голова акулы снизу и в разрезе по плоскости симметрии; *3* и *4* — голова кистеперой рыбы снизу и в разрезе по плоскости симметрии. У акулы обонятельные мешки лежат впереди рта; если нижняя челюсть удлинилась бы до границы, указанной пунктиром, то одно из отверстий обонятельного мешка оказалось бы внутри ротовой полости. По Ромеру

посвященного костным рыбам (стр. 319). Между лобными костями помещалось отверстие для непарного глаза. Вдоль краев челюстей располагался ряд зубов. Кроме того, зубы имелись и на нёбе, причем на костях наружного ряда кожных костей нёба обычно был ряд особенно крупных зубов (рис. 515), имевших так же, как иногда и краевые зубы, своеобразное лабиринтовидное строение (рис. 524), зависящее от многочисленных и извилистых впячиваний или складочек эмалевого слоя. Таким совершенно необычайным строением зубов кистеперых напоминают некоторые древние земноводные. В крыше рта имеются впадины для внутренних носовых отверстий (рис. 515). Присутствием внутренних носовых отверстий, или хоан, кистеперые отличаются от всех ранее рассмотренных нами групп рыб. Так, у акулы имеются лишь наружные носовые отверстия, или ноздри, открывающиеся на наружной поверхности и ведущие в парные обонятельные мешки (рис. 525). Каждая ноздря лежит у акулы на нижней стороне головы, непосредственно впереди нижней челюсти и часто представляет собой щель с двумя расширениями. Чтобы представить себе развитие внутренних носовых отверстий у кистеперых, достаточно предположить, что нижняя челюсть несколько вытянулась вперед и закрыла заднее расширение только что упомянутой щели (рис. 525[2]). Тогда это заднее расширение окажется в ротовой полости и будет функционировать как хоана, — внутреннее носовое отверстие, или внутренний конец канала, через который может проходить воздух, необходимый для дыхания. Это изменение есть важное приспособление к дыханию атмосферным воздухом, позволяющее дышать при

закрытом рте. Кроме кистеперых, хоаны развиты у двоякодышащих рыб и у всех наземных позвоночных. Кистеперые имеют брызгальце. Они без труда отличаются от лупечерых присутствием двух спинных плавников (у лучеперых — один спинной плавник). Хвостовой плавник был первоначально гетероцеркальным, но позже у многих кистеперых он преобразовался в дифицеркальный. Весьма характерно анатомическое строение парных плавников, которые всегда имеют довольно большую мясистую лопасть, покрытую чешуями. От этой лопасти отходят кожные лучи. Скелет мясистой части содержит ось из немногих члеников и неправильно расположенные ветви (рис. 516[2] и 551). Именно такой тип парных плавников был, повидимому, свойствен предку четвероногих. Некоторые древние кистеперые имели перистый плавник с удлиненной мясистой лопастью (рис. 527), в которой длинная скелетная ось несла с двух сторон боковые ветви.

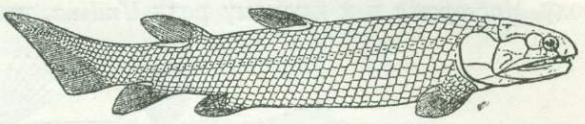


Рис. 526. *Osteolepis*, примитивная среднедевонская кистеперая рыба. Длина около 23 *см*. По Тракуэйру.

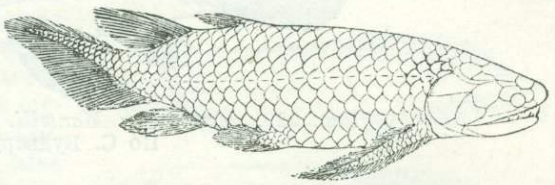


Рис. 527. *Holoptychius*, верхнедевонская кистеперая рыба с гетероцеркальным хвостом и с двурядными конечностями. Длина около 75 *см*. По Тракуэйру.

Род *Osteolepis* (средний девон) — один из самых примитивных родов кистеперых (рис. 526). Туловище и хвост покрыты толстыми ромбическими чешуями. Хвостовой плавник — резко гетероцеркальный. Мясистая лопасть парных плавников довольно короткая и небольшая.

Род *Holoptychius* (верхний девон) представляет уже заметные отклонения от родоначального типа (рис. 527). Тело покрыто довольно большими округлыми чешуями, черепичато налегающими друг на друга. Спинные плавники приблизились к хвостовому, который все-таки остается гетероцеркальным. Грудные плавники длинные, перистые, а брюшные короткие. Отверстия для непарного глаза нет. Заостренные конусовидные зубы имеют лабиринтовидное строение (рис. 524).

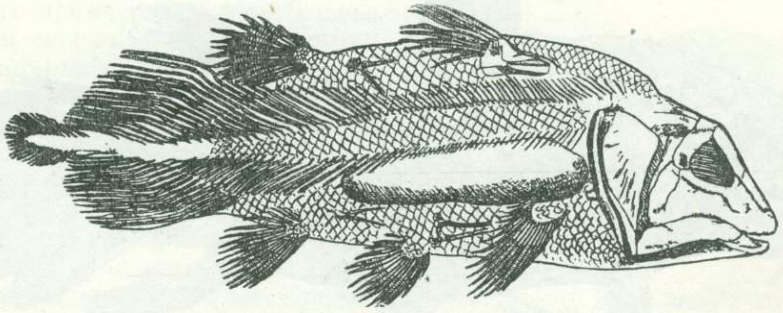


Рис. 528. *Undina penicillata*. Верхняя юра. × $^2/_7$. По Циттелю.

Некоторые девонские формы, в общем довольно близкие к только что рассмотренным, имеют более тонкие, округлые чешуи, явно дифицеркальный хвост и парные плавники с широкими, не удлиненными мясистыми лопастями. Такие формы являются в некоторой степени переходными к более молодой группе кистеперых, известной в геологической летописи от верхнего девона до верхнего мела. У представителей этой группы, например, у верхнеюрского *Undina* (рис. 528), тело было покрыто тонкими округлыми костными чешуями. Хвостовой плавник был дифицеркальный, трехраздельный, с удлиненным осевым отделом. В парных плавниках скелетные элементы коротких мясистых лопастей, очевидно, не окостеневали, кожные лучи были длинные. Замечательно, что в некоторых случаях на ископаемых можно видеть очертания плавательного пузыря. Череп был высокий, с крутым наклоном профиля передней части и с несколько удлиненным рылом.

Даже у самых новых форм (рис. 529) состояние позвоночного столба оказывается весьма примитивным: обизвествлены лишь верхние и нижние дуги позвонков.

До 1939 г. мы не знали никаких бесспорных представителей кистеперых ни в отложениях моложе меловой системы, ни в нынешней фауне. Тем более неожиданным и важным является открытие ныне живущей кистеперой рыбы. Такая рыба была поймана в 1938 г. на глубине около 70 *м* у юго-восточного берега Южной Африки. Эта замечательная рыба, получившая родовое название *Latimeria* (рис. 530), имеет в длину 1,5 *м*. Она настолько близка к верхнемеловому роду *Macropoma* и к юрскому роду *Undina*, что ее следует отнести к одному се-

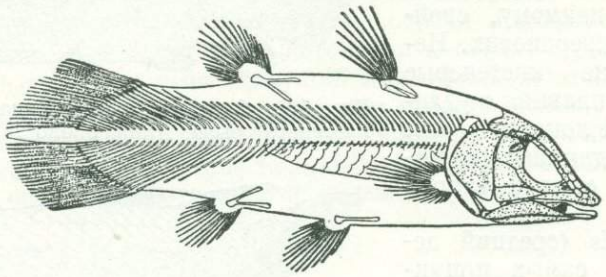


Рис. 529. *Macropoma Mantelli*. Верхний мел. × $^2/_5$.
По С. Вудварду.

мейству с этими мезозойскими формами. Об этом свидетельствуют важнейшие признаки дифицеркального хвостового плавника со своеобразным осевым отделом, основные черты остальных непарных плавников, парных плавников и формы черепа и некоторые другие особенности ныне живущей формы.

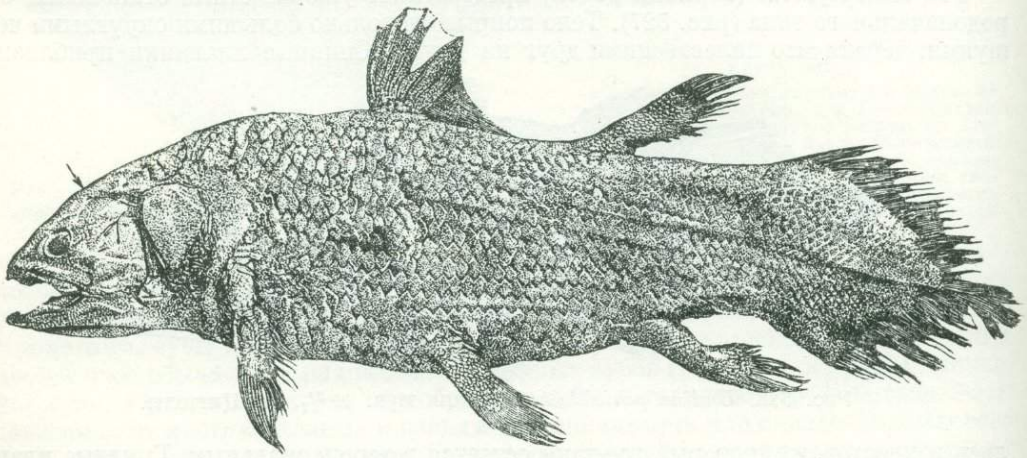


Рис. 530. *Latimeria chalumnae*, ныне живущая кистеперая. Длина 1,5 *м*. Стрелкой показано положение брызгальца. По Дж. Смиту.

Древнейшие кистеперые были найдены в среднем девоне, и уже в девоне становятся самыми обыкновенными костными рыбами. Среди кистеперых были и внеморские и морские рыбы.

Филогенетические отношения между кистеперыми и четвероногими будут рассмотрены нами в следующей главе.

Надотряд *Dipnoi* (двоякодышащие). К этому отряду относятся формы, характеризующиеся тем, что они совмещают легочное дыхание с жаберным, а также некоторыми своеобразными морфологическими признаками, к числу которых следует отнести наличие особых зубных пластинок. У современных форм спинная струна сохраняется в течение всей жизни, и тела позвонков не развиваются.

Двоякодышащие известны в геологической летописи со среднего девона и продолжают существовать доныне (рис. 531). Древнейшие двоякодышащие, подобно кистеперым, имели чешуи космоидного типа, но чешуи эти были всегда округлые, а не ромбические. У последующих форм чешуи становятся тонкими, циклоидными.

Древнейший род *Dipterus*, появляющийся в среднем девоне, очень похож на своих современников из числа кистеперых рыб (рис. 531 и 532). У него было два спинных плавника и один анальный, а хвостовой плавник был явно гетероцеркального характера. Однако эволюционная история двоякодышащих свидетельствует о редукции переднего спинного плавника, об увеличении заднего спинного, о перемещении его в направлении хвоста и о развитии дифицеркального хвостового плавника. У новейших форм этот последний сливается с анальным и с задним спинным, и в результате получается единый непарный плавник, окаймляющий заднюю часть тела у ныне живущих двоякодышащих. Парные плавники у большинства форм имеют длинную мясистую лопасть, содержащую членистый стержень, от которого в две противоположные стороны отходят боковые ветви (рис. 531). Такие плавники очень похожи на парные плавники голоптихиуса (ср. рис. 527).

У самых примитивных форм голова была почти сплошь покрыта кожными костями, которые по своему числу и по расположению иногда довольно близки соответствующим костям кистеперых; в других случаях комплекс покровных костей черепа содержит много мелких элементов. У последующих форм число этих костей сильно сокращается, и образуемый ими покров становится весьма неполным. Непарного глаза нет. Предчелюстные и верхнечелюстные кости отсутствуют у всех известных двоякодышащих, так же как и зубные кости нижней челюсти. В связи с этим отсутствуют и те группы зубов, которые располагаются на этих костях у других костных рыб. В верхней и нижней челюстях вместо отдельных конусовидных зубов имеются зубные пластинки. В верхней челюсти одна пара зубных пластинок располагается на крыловидных костях (птеригоидах), а другая пара менее крупных пластинок — на предсошниках. Первой паре в нижней челюсти противостоит пара пластинок, лежащих на венечных костях. Изучение индивидуального развития ныне живущих форм показывает, что каждая пластинка развивается путем сращения отдельных зубов (рис. 533 и 534). На зубных пластинках многих древних форм мы видим расходящиеся гребни, усаженные бугорками, каждый из которых гомологичен само-

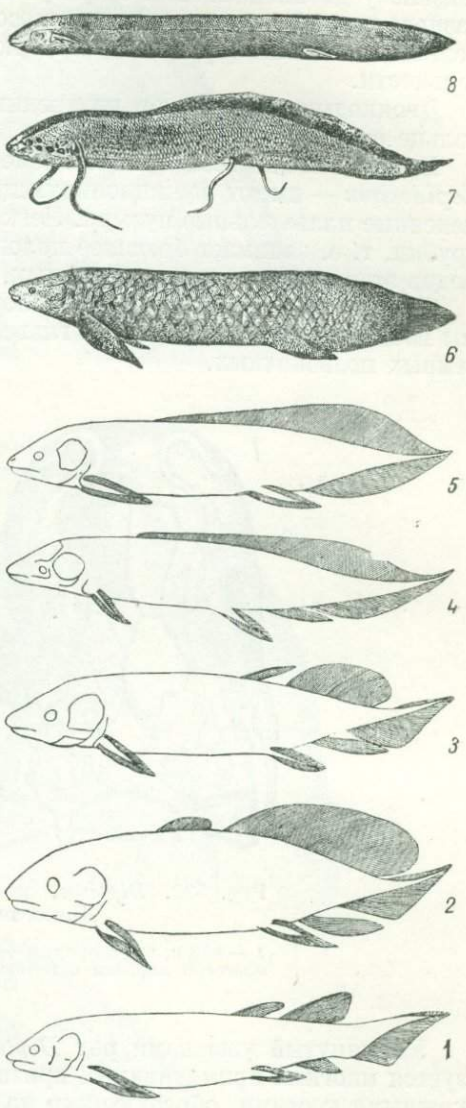



Рис. 531. Ископаемые и ныне живущие двоякодышащие.

*1* — *Dipterus Valenciennesii*; нижняя часть среднего девона; *2*—*Dipterus macropterus*; верхняя часть среднего девона; *3* — *Scaumenacia curta*; нижняя часть верхнего девона; *4* — *Phaneropleuron*; верхняя часть верхнего девона; *5* — *Uronemus lobatus*; нижний карбон; *6* — *Neoceratodus Forsteri*, форма, ныне живущая в Австралии; *7* — *Protopterus annectens*, форма, ныне живущая в Африке; *8* — *Lepidosiren paradoxa*, форма, ныне живущая в Южной Америке. По Долло.

стоятельному зубу (рис. 534). Для двоякодышащих весьма характерно сращение первичной хрящевой верхней челюсти с мозговой коробкой, что, как мы знаем, свойственно также цельноголовым (стр. 317). Весьма вероятно, что это явление связано у двоякодышащих с присутствием больших зубных пластинок — своеобразного и мощного аппарата, приспособленного для раздавливания и растирания мелких животных (пресноводных брюхоногих, раков, червей) и водной растительности.

Двоякодышащие имеют внутренние носовые отверстия, или хоаны. Брызгальце отсутствует.

Представители всех трех современных родов — *Neoceratodus*, *Protopterus* и *Lepidosiren* — имеют функционирующие легкие, представляющие собой видоизмененные плавательные пузыри. Легкое расположено книзу от пищеварительной трубки, т. е. занимает брюшное положение. У первого из только что названных родов этот орган является непарным, а у остальных двух — парным (рис. 517).

Современные формы живут в условиях сезонных засух. С их образом жизни мы познакомимся в следующей главе, в связи с вопросом о происхождении наземных позвоночных.

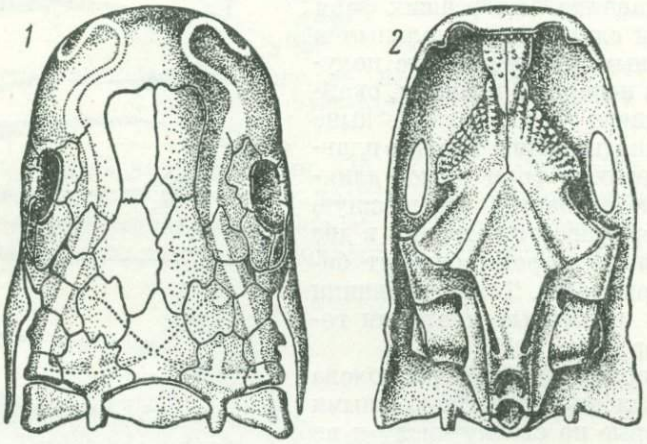



Рис. 532. *Dipterus*, девонская двоякодышащая рыба. Длина тела около 35 *см*.

*1* — череп, вид сверху; *2* — вид со стороны нёба. Передняя часть мозговой коробки с носовыми капсулами — не окостеневала. По Ромеру.

Упомянутый уже нами род *Dipterus* (средний и верхний девон) характеризуется многими примитивными признаками: блестящими космоидными чешуями, кожными костями, образующими на голове сплошной покров, резко гетероцеркальным хвостовым плавником, двумя самостоятельными спинными плавниками и отдельным анальным плавником. Нетрудно видеть, что все эти признаки делают диптеруса очень похожим на примитивных кистеперых, от которых его трудно было бы отличить, если бы он не обладал характерными для двоякодышащих признаками и прежде всего — своеобразным зубным аппаратом (рис. 532[2]). На птеригоидных зубных пластинках имеется 10—12 веерообразно расходящихся гребней, несущих многочисленные бугорки.

Некоторые позднее появившиеся формы имеют уже вполне дифицеркальный хвостовой плавник, с которым слился анальный. Таков, например, род *Ctenodus* (карбон — нижняя пермь), у которого зубные пластинки несут многочисленные, почти параллельные зазубренные гребни (рис. 534).

Род *Ceratodus* (триас — эоцен) характеризуется наличием на нёбе и на нижней челюсти зубных пластинок, несущих относительно немногочисленные гребни, на которых нет бугорков. Онтогенетическое развитие зубных пластинок у ныне живущих представителей рода *Neoceratodus* (близкого к *Ceratodus*) свидетельствует о том, что такие гладкие, лишенные бугорков, зубные пластинки должны

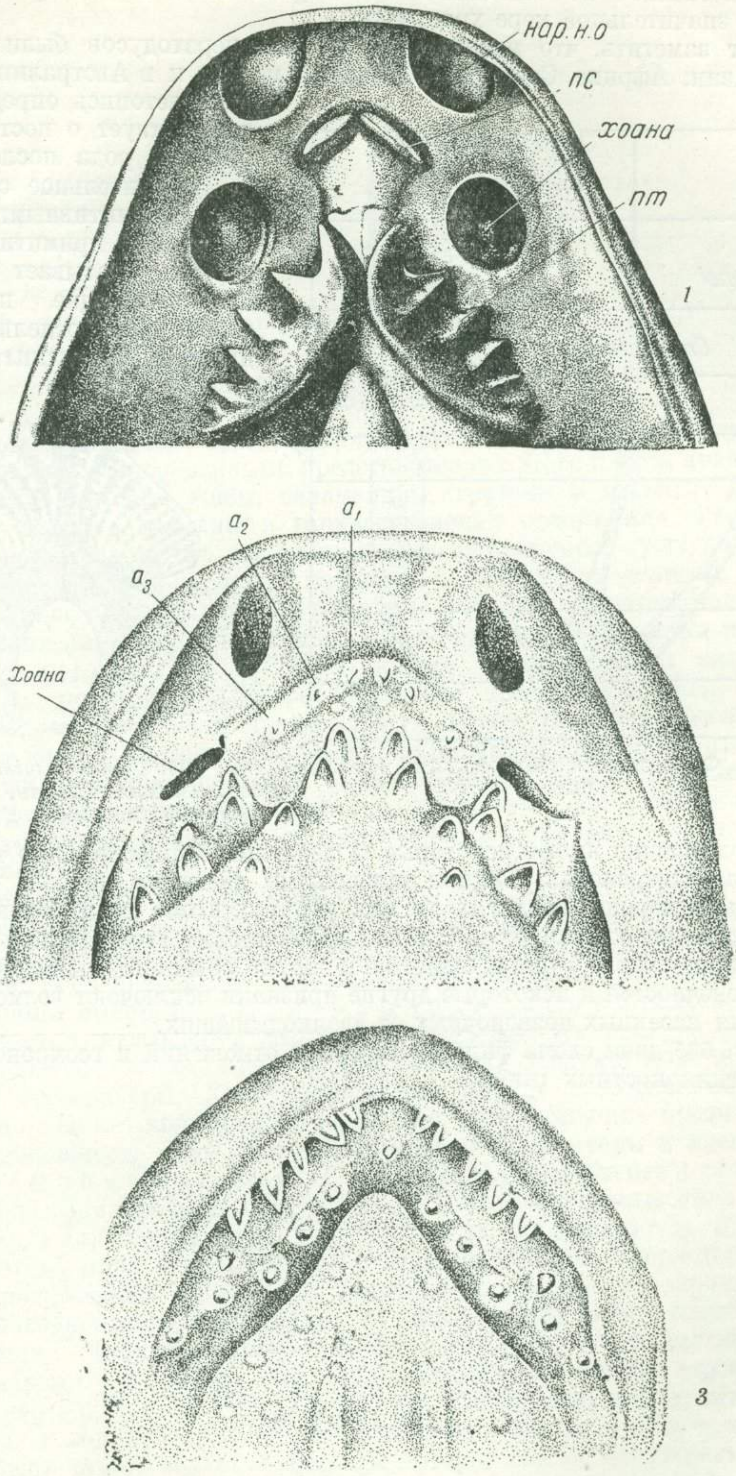



Рис. 533. Зубные пластинки *Neoceratodus Forsteri* и их развитие.

*1* — нёбная поверхность. *нар. н. о.* — наружное носовое отверстие; *пс* — предсошниковая зубная пластинка; *пт* — птеригоидная пластинка; *2* — развитие зубных пластинок верхней челюсти. $a_1$, $a_2$, $a_3$ — отдельные зубы, которые впоследствии срастаются в предсошниковую зубную пластинку. За ними находятся зубы, которые позже сливаются в птеригоидную зубную пластинку. *3* — нижняя челюсть молодой особи, вид сверху. Видны два ряда отдельных зубов, которые впоследствии срастаются, на каждой половине челюсти в одну зубную пластинку. × 60. По Земону.

были образоваться из отдельных зубов (рис. 533). У неоцератодуса скелет остается в значительной мере хрящевым.

Следует заметить, что ископаемые остатки цератодусов были найдены в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке и в Австралии. Геологическая летопись определенно свидетельствует о постепенном вымирании рода после мезозоя.

Поразительное сходство между примитивными двоякодышащими и примитивными кистеперыми указывает на то, что двоякодышащие представляют собой ветвь, отделившуюся от древнейшей группы кистеперых.

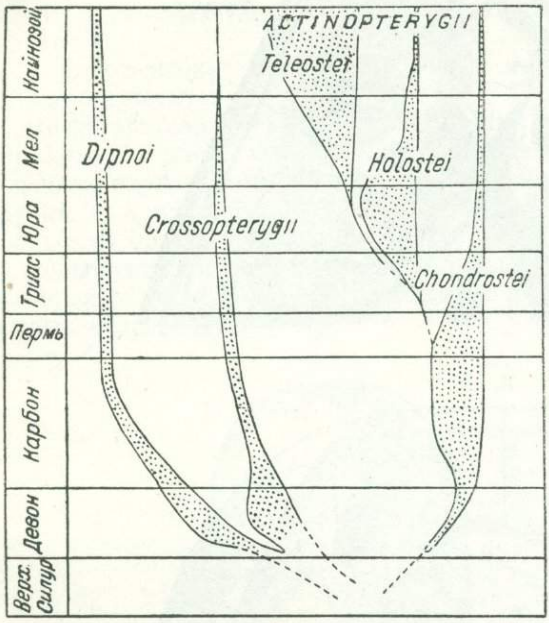



Рис. 535. Филогения и геохронология костных рыб.

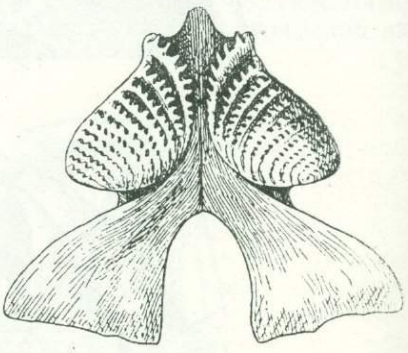


Рис. 534. *Ctenodus tuberculatus*. Карбон. Нижняя челюсть, с двумя зубными пластинками. × 1/4. По Абелю.

Двоякодышащие имеют некоторые существенные признаки, по которым они похожи на четвероногих. Такими признаками являются, прежде всего, наличие довольно хорошо развитых легких и присутствие хоан. Однако морфологическое строение крыши черепа, такая черта весьма своеобразной специализации, как присутствие зубных пластинок вместо обыкновенных зубов, характер парных конечностей и некоторые другие признаки исключают возможность происхождения наземных позвоночных от двоякодышащих.

На рис. 535 дана схема филогенетических отношений и геохронологического распределения костных рыб.

ГЛАВА XVII

# ЗЕМНОВОДНЫЕ

*Amphibia* (земноводные, или амфибии) — древнейший и низший класс четвероногих позвоночных. Современными представителями этого класса являются такие животные, как лягушки, жабы, саламандры, тритоны и червяги. Древнейшие ископаемые амфибии найдены в верхнедевонских отложениях. Геологическая летопись говорит о том, что эти примитивные позвоночные суши получили широкое распространение в карбоне и продолжали быть обыкновенными животными в перми; в триасе группа занимала все еще довольно заметное положение, но была представлена уже гораздо беднее и однообразнее, — формами преимущественно одного подотряда. С юры роль класса амфибий стала малозаметной: они были в значительной мере вытеснены пресмыкающимися, — классом, который представляет собой прогрессивную ветвь, обособившуюся от класса амфибий. От юры до настоящего времени сохраняются лишь сравнительно малочисленные филогенетические ветви земноводных, приспособившихся к некоторым определенным местообитаниям, где им до сих пор удается вести более или менее успешную борьбу за существование и конкурировать с животными других групп.

Изучение нынешних форм позволяет обнаружить многие существенные черты класса. Земноводные, подобно рыбам, имеют влажную, слизистую поверхность тела. Слизь в большом количестве выделяется многочисленными слизевыми железами кожи. Все современные животные этого класса, так же, как, несомненно, и все ископаемые его представители, — х о л о д н о к р о в н ы. Холоднокровными, как известно, называются животные, у которых температура тела соответствует температуре окружающей среды (воды или воздуха) или лишь немного выше этой температуры. Холоднокровными, наряду с амфибиями, являются все первично-водные животные, а также все ныне живущие пресмыкающиеся. В противоположность этим животным, современные птицы и млекопитающие являются т е п л о к р о в н ы м и, т. е. имеют более или менее постоянную температуру тела. Земноводные кладут мелкие и многочисленные яйца (икринки), которые, как у рыб, не защищены от высыхания сколько-нибудь прочным покровом; поэтому яйца откладываются в воде. Такое яйцо содержит слишком малый запас питательных веществ для длительного пребывания зародыша в яйце, и юное земноводное скоро вылупляется из яйца в весьма ранней стадии развития, в виде личинки. Личинка (головастик лягушки) некоторое время живет в воде и дышит жабрами. Развиваясь, она принимает форму и строение взрослого земноводного и переходит к легочному дыханию. Следовательно, характер яиц, откладываемых в воде и способ индивидуального развития ставят земноводных в тесную зависимость от водной среды, вне которой они не могут размножаться и развиваться. Это обстоятельство, конечно, ограничивает возможность распространения земноводных на суше, приспособления их к наземным местообитаниям разнообразных типов.

**Подкласс Stegocephali (стегоцефалы).** Почти все амфибии, существовавшие до триаса, имеют сплошную костную крышу черепа, состоящую из тесно примыкающих друг к другу кожных костей. В крыше черепа имеются отверстия

для парных глаз, теменного глаза и ноздрей (см. рис. 536). Такие земноводные получили название *Stegocephali*, что означает «покрытоголовые». *Stegocephali* можно рассматривать как подкласс класса *Amphibia*. Анатомическое строение стегоцефалов и их палеонтологическая история показывают, что, хотя при самом появлении их в геологической летописи они оказываются разделенными на несколько основных ветвей, все эти ветви расходятся от одной исходной, родоначальной группы, которая должна была существовать до появления древнейших из доныне найденных, т. е. верхнедевонских стегоцефалов. Таким образом, подкласс стегоцефалов является группой, соответствующей требованиям естественной классификации. Вполне возможно, хотя и не доказано, что все остальные, более новые формы амфибий развились из одной филогенетической ветви, обособившейся от одного отряда подкласса стегоцефалов, и образуют тоже группу родов, объединяемых общим происхождением от одного предка. Поэтому все эти земноводные могут быть условно объединены в особый подкласс, который можно назвать подклассом *Euamphibia*, или настоящих амфибий. Древнейшие формы этого подкласса начинают появляться в геологической летописи с юры. *Euamphibia* продолжают существовать до настоящего времени.

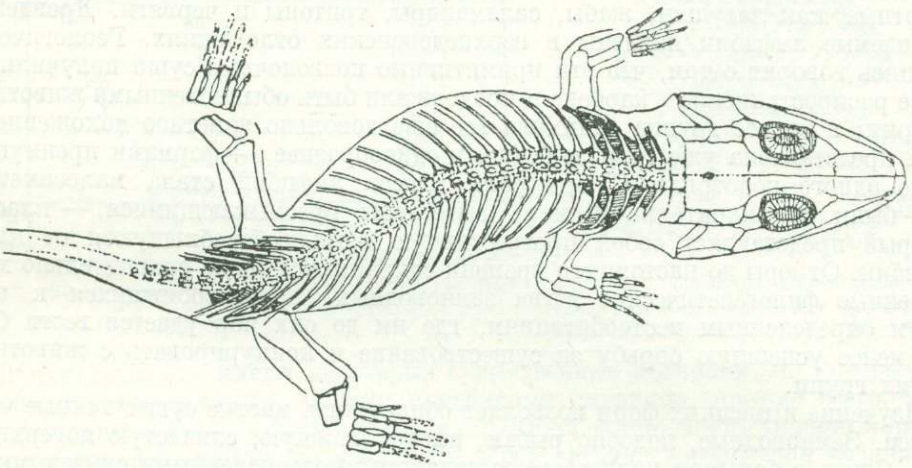


Рис. 536. Скелет *Diplovertebron*, маленького эмболомерного земноводного. Верхний карбон. Вид сверху. По Уотсону.

Нам следует познакомиться прежде всего с основными чертами анатомического строения наиболее примитивных амфибий, т. е. той группы, которая является родоначальной не только для остальных земноводных, но и для всех других, высших классов четвероногих. Морфология примитивных стегоцефалов будет для нас исходной точкой для изучения истории других амфибий, а также пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.

Примитивные стегоцефалы по своему внешнему виду несколько напоминают нынешних саламандр (рис. 536). На теле их нет чешуй, покрывавших тело у рыб, которые были предками этих древнейших земноводных. Тела позвонков в значительной степени окостеневают, но в то же время более или менее сохранялась спинная струна, которая обычно проходила через центральные отверстия, которыми прободены тела позвонков. Хорошо развиты верхние дуги, а в хвостовом отделе позвоночника — и нижние. Имеется один ряд ребер, соответствующий верхнему ряду ребер рыб (см. стр. 290 и рис. 471). Все позвонки, от первого спереди до проксимальных хвостовых, несут ребра. Самые длинные ребра находятся в грудной области. У большинства земноводных имеется один крестцовый позвонок, к которому прикрепляется тазовый пояс.

Череп, как мы уже отметили, имеет сплошной покров из кожных костей (рис. 537). Скульптура, которую мы видим на наружной стороне этих костей, указывает на то, что они были обнажены или лежали под тонким слоем кожи. По расположению костей череп в общем похож на череп примитивных костных

рыб. В отличие от кистеперых, у которых отверстие для непарного глаза находится между лобными костями, у примитивных стегоцефалов это отверстие помещается между теменными костями. В связи с исчезновением жабер, исчезает и прикрывавшая их крышка, а щель, в которой находилось брызгальце, превратилась в так называемую ушную вырезку (рис. 537[5]), расположенную над чешуйчатой костью. Наружные носовые отверстия располагаются на верхней стороне.

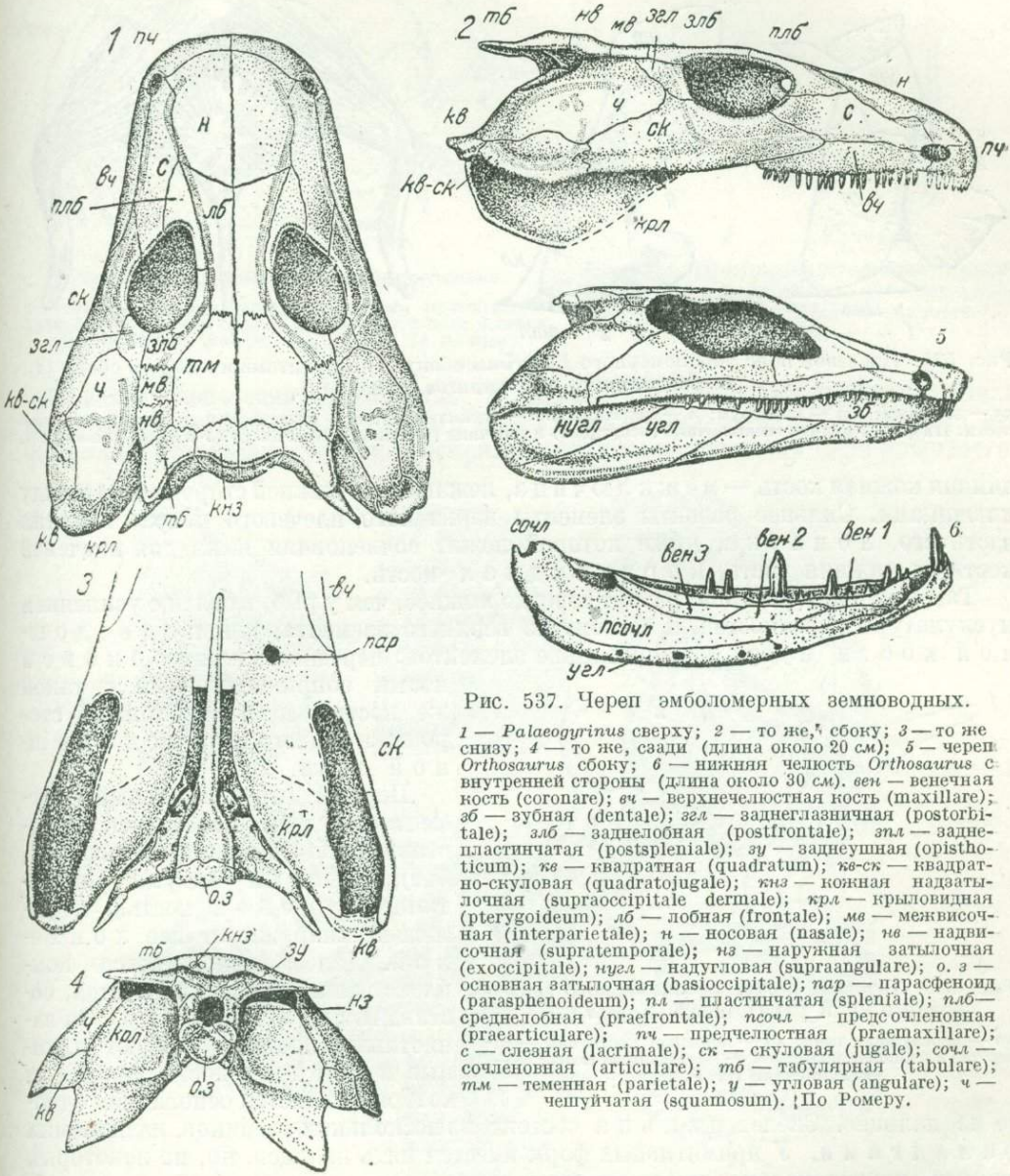



Рис. 537. Череп эмболомерных земноводных.

*1* — *Palaeogyrinus* сверху; *2* — то же, сбоку; *3* — то же снизу; *4* — то же, сзади (длина около 20 *см*); *5* — череп *Orthosaurus* сбоку; *6* — нижняя челюсть *Orthosaurus* с внутренней стороны (длина около 30 *см*). *вен* — венечная кость (coronare); *вч* — верхнечелюстная кость (maxillare); *зб* — зубная (dentale); *згл* — заднеглазничная (postorbitale); *злб* — заднелобная (postfrontale); *зпл* — заднепластинчатая (postspleniale); *зу* — заднеушная (opisthoticum); *кв* — квадратная (quadratum); *кв-ск* — квадратно-скуловая (quadratojugale); *кнз* — кожная надзатылочная (supraoccipitale dermale); *крл* — крыловидная (pterygoideum); *лб* — лобная (frontale); *мв* — межвисочная (interparietale); *н* — носовая (nasale); *нв* — надвисочная (supratemporale); *нз* — наружная затылочная (exoccipitale); *нугл* — надугловая (supraangulare); *о. з* — основная затылочная (basioccipitale); *пар* — парасфеноид (parasphenoideum); *пл* — пластинчатая (splenïale); *плб* — среднелобная (praefrontale); *псочл* — предсочленовная (praearticulare); *пч* — предчелюстная (praemaxillare); *с* — слезная (lacrimale); *ск* — скуловая (jugale); *сочл* — сочленовная (articulare); *тб* — табулярная (tabulare); *тм* — теменная (parietale); *у* — угловая (angulare); *ч* — чешуйчатая (squamosum). ¦По Ромеру.

Расположение зубов в основном такое же, как и примитивных костных рыб; совершенно так же, как у кистеперых, кроме внешнего ряда острых зубов, имеются находящиеся кнутри от них лабиринтовидные зубы. Между тонкой добавочной клиновидной костью (парасфеноидом) и крыловидными костями располагаются, у примитивных форм, довольно узкие межкрыловидные впадины. Всегда имеются отверстия для хоан.

Сзади, вокруг большого затылочного отверстия, имеется четыре кости: основная и верхняя затылочные кости и пара наружных затылочных. С первым позвонком череп сочленяется посредством единого округленного участка, предста-

вляющего собою затылочный мыщелок. Нижняя челюсть в общем похожа на нижнюю челюсть кистеперых.

У примитивных форм сохранились костные склеротические пластинки (стр. 308).

Парные конечности. Плечевой пояс (рис. 538) у большинства утрачивает связь с головой. Имеются клейтрум и ключица, и возникает еще сре-

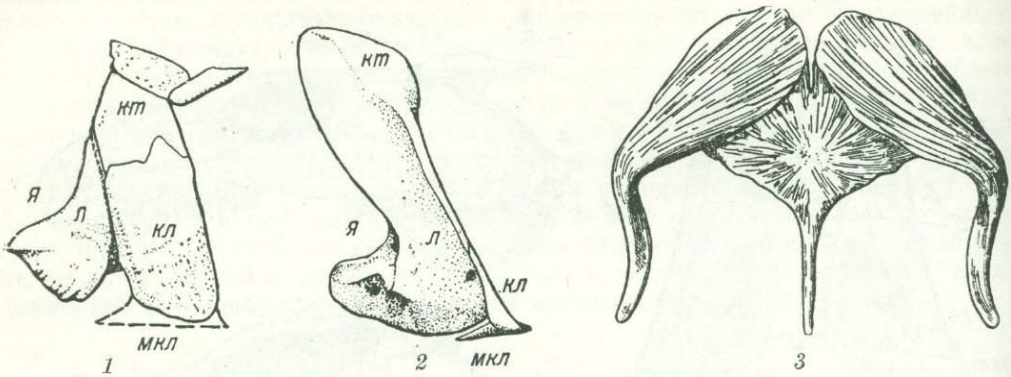



Рис. 538. Плечевой пояс эмболомерного *Eogyrinus* сбоку (*1*) и рахитомного *Eryops* сбоку (*2*), и рахитомного *Dvinosaurus* снизу (*3*).

*кл* — ключица; *кт* — клейтрум; *л* — лопатка; *мкл* — межключица; *я* — сочленовная ямка для плечевой кости. На фиг. 3 видны: межключица (посредине) и ключица (по бокам). По Ромеру (*1* и *2*) и Сушкину (*2*).

динная кожная кость — межключица, лежащая на нижней стороне тела между ключицами. Сильнее развиты элементы первичного плечевого пояса: верхняя часть его, лопатка, ниже которой лежит сочленовная ямка для плечевой кости, и нижняя часть, коракоидная кость.

Тазовый пояс (рис. 539) развит гораздо мощнее, чем у рыб, в связи с усилением мускулатуры конечностей, и состоит из верхнего элемента, или подвздошной кости, и двух лежащих ниже элементов: переднего, или лобковой кости, соприкасающейся с такой же костью противоположной стороны, и заднего, или седалищной кости.

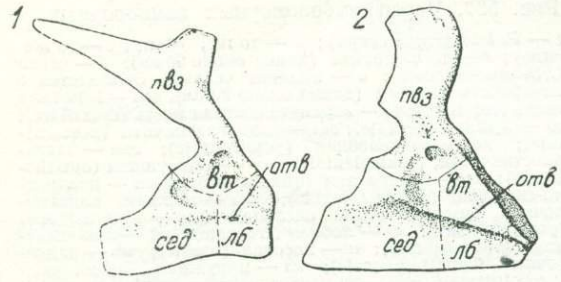



Рис. 539. Тазовые пояса эмболомерного земноводного (*1*) и рахитомного *Eryops* (*2*).

*вт* — вертлужная ямка; *лб* — лобковая кость; *отв* — отверстие в лобковой кости; *пвз* — подвздошная кость; *сед* — седалищная. Из Ромера.

Первый (проксимальный) сегмент передней конечности представлен плечевой костью (рис. 540), а второй — двумя элементами: лучевой костью и лежащей кнаружи от нее локтевой. Далее располагается комплекс мелких коротких костей, составляющих запястье. За запястными костями следуют длинные пястные кости, каждая из которых является основанием одного из пальцев. Скелет пальца состоит из нескольких члеников, называемых фалангами. У примитивных форм имеется пять пальцев, но, по некоторым данным, первоначальное число их было равно семи.

В задней конечности (рис. 540[1]) имеются элементы, вполне соответствующие по положению только что рассмотренным костям передней конечности. Перечислим их в том же порядке, т. е. начиная от проксимальных элементов: 1) бедренная кость, 2) большая и малая берцовые кости, 3) предплюсна, 4) плюсна и 5) фаланги пальцев.

Следует отметить характерное для примитивных форм положение конечностей. Проксимальный сегмент обычно отходит почти горизонтально, прямо в противоположные стороны, а второй сегмент направлен вниз под прямым углом к предыдущему (рис. 541).

При эволюционном развитии древнейших амфибий из рыб совершился ряд изменений в области уха (рис. 542). Существовавшая у рыб функция восприятия

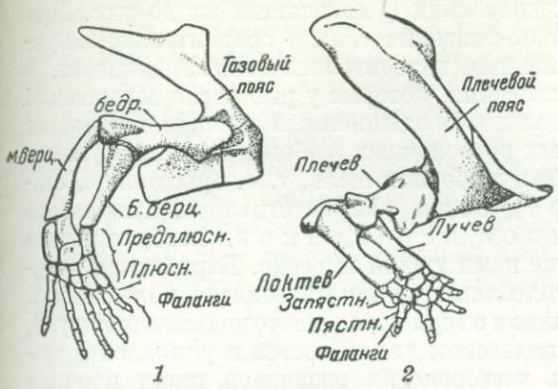



Рис. 540. Конечности лабиринтодонтов.

*1* — тазовый пояс и задняя конечность примитивного лабиринтодонта, вид сбоку; *2* — плечевой пояс и передняя конечность *Eryops*, вид сбоку. По Майнеру.

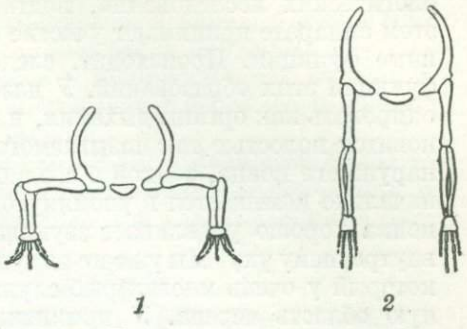



Рис. 541. Положение туловища и конечностей у примитивного наземного позвоночного (*1*) и у млекопитающего (*2*). По Ромеру.

ощущений равновесия сохраняется. В связи с этим три полукружных канала амфибий имеют большое сходство с соответствующими органами рыб. Зато существенно изменились условия восприятия слуховых ощущений. Для животного

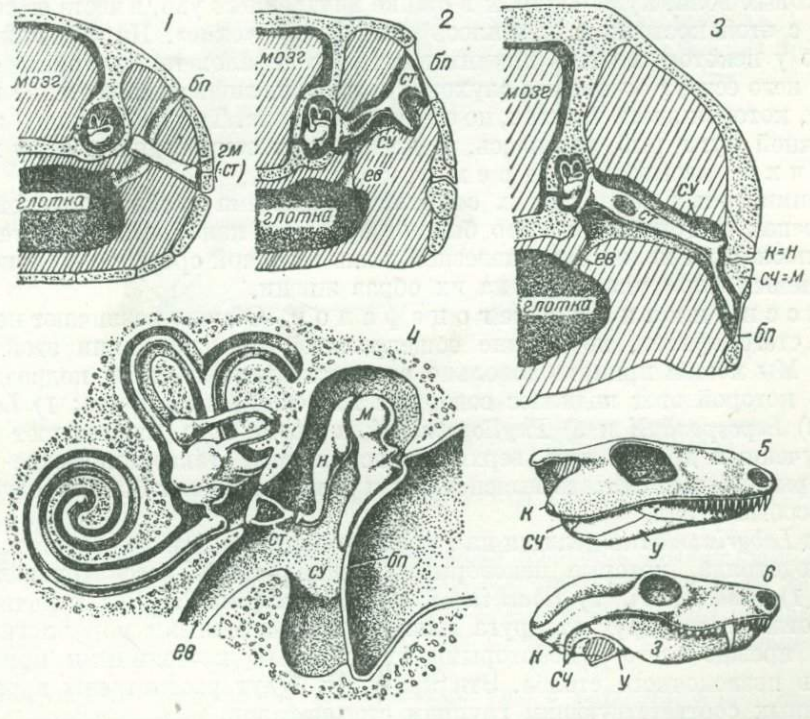



Рис. 542. Стадии эволюции слухового аппарата у позвоночных.

*1* — поперечный разрез половины черепа рыбы в области уха. Ухо состоит лишь из внутреннего уха с его мешками и полукружными каналами. *2* — такой же разрез черепа амфибии. Верхний элемент подъязычной дуги (*гм*) превратился в слуховую косточку, стремечко (*ст*), служащее передатчиком слуха; первая жаберная щель, брызгальце, преобразовались в евстахиеву трубу (*ев*) и полость среднего уха (*су*), а наружный конец брызгальца затянулся барабанной перепонкой (*бп*). *3* — такой же разрез черепа звероподобного пресмыкающегося. Стремечко приближается к двум костям — квадратной (*к*) и сочленовной (*сч*), которые образуют челюстное сочленение. *4* — разрез области уха человека. Две косточки челюстного сочленения (*к* и *сч*) сделались дополнительными слуховыми косточками, молоточком (*м*) и наковальней (*н*). *5* — (череп примитивного четвероногого) и *6* — (череп звероподобного пресмыкающегося) — показывают отношение барабанной перепонки к челюстному сочленению. Первоначально она (косая штриховка) — высоко в ушной вырезке, там, где у рыб находится брызгальце; у звероподобных пресмыкающихся она переместилась к области уха. У млекопитающих нижняя челюсть состоит из одной кости (*з*), и кости челюстного сочленения становятся дополнительными слуховыми косточками. По Ромеру.

находящегося на суше, в воздушной среде, необходим орган, способный воспринимать колебания воздуха. В связи с этим у примитивных четвероногих развивается аппарат, улавливающий эти колебания и доводящий их до уха. При этом, согласно результатам сравнительно-анатомических и сравнительно-эмбриологических исследований, подтверждаемых палеонтологическими данными, в этом аппарате принимают участие образования, которые у рыб несли совершенно иные функции. Происходит, следовательно, эволюционный процесс изменения функций этих образований. У наземных позвоночных жабры перестают функционировать как органы дыхания, и первая жаберная щель, т. е. брызгальце, становится полостью так называемого среднего уха, затягиваясь, близ своего наружного конца, тонкой барабанной перепонкой, которая первоначально помещается в упомянутой уже нами ушной вырезке. Барабанная перепонка хорошо улавливает звуковые колебания; но как проводятся колебания к внутреннему уху? Мы уже не раз упоминали о верхнем элементе подъязычной дуги, который у очень многих рыб служил подвеском для челюстей и упирался в ушную область черепа. У примитивных четвероногих развилась такая прочная связь верхней челюсти с остальным черепом, что этот подвесок стал излишним. Однако он помещался очень близко от брызгальца и от места возникновения барабанной перепонки, а внутренний конец этого подвеска прикреплялся к мозговой коробке близ области внутреннего уха. Следовательно, нужно было лишь небольшое изменение в положении этого элемента, чтобы он сделался передатчиком слуховых волн, — слуховой косточкой, примыкающей своим наружным концом к барабанной перепонке, а своим основанием — к области внутреннего уха. Для того, чтобы такая косточка функционировала как передатчик звуковых волн, нужно, чтобы в стенке внутреннего уха, в месте ее соприкосновения с этой косточкой, развилось отверстие — «окно». Надо, однако, заметить, что у некоторых очень примитивных стегоцефалов такого «окна» еще нет, а вместо него есть, у основания слуховой косточки, лишь ямка в стенке внутреннего уха, которая здесь утонена, но еще не прободена. Так из верхнего элемента подъязычной дуги рыб развилась, у древнейших земноводных, слуховая косточка, называемая стремечком.

У примитивных земноводных сохраняется система органов боковой линии, и на черепах стегоцефалов часто бывают бороздки каналов этой системы. Так как эта последняя может быть полезной лишь в водной среде, то ее присутствие у ископаемых форм указывает на их образ жизни.

Классификация стегоцефалов. Обычно различают несколько отрядов стегоцефалов, но вполне общепринятой классификации этой группы еще нет. Мы можем принять довольно распространенную схему подразделения, согласно которой этот подкласс содержит три обширных отряда: 1) *Labyrintodontia*, 2) *Lepospondyli* и 3) *Phyllospondyli*; а кроме того, существуют еще два мало изученных древнейших, верхнедевонских рода, таксономическое положение которых нельзя считать выясненным и которые, может быть, следует выделить в особый отряд.

Отряд *Labyrintodontia* делится на три филогенетически тесно связанных между собою подотряда, которые некоторыми специалистами рассматриваются как отряды: 1) *Embolomeri*, 2) *Rhachitomi* и 3) *Stereospondyli*. Все перечисленные группы отличаются друг от друга многими существенными морфологическими чертами, прежде всего — некоторыми относительно постоянными признаками элементов позвоночного столба. Эти признаки будут рассмотрены в разделах, посвященных соответствующим группам стегоцефалов.

Девонские стегоцефалы. Рассмотрим сначала древнейшую группу стегоцефалов, остатки которых были найдены девять лет назад в верхнедевонских отложениях Гренландии. Эти самые древние из ископаемых четвероногих принадлежат к двум родам: *Ichthyostega* (рис. 543) и *Ichthyostegopsis*, которые известны по описанию лишь черепов. В крыше черепа ихтиостеги имеются почти все элементы, характерные для черепа стегоцефала, но, кроме того, мы видим еще одну непарную кость впереди носовых костей и еще один непарный элемент на противоположном конце крыши черепа, соответствующий непарной кожной верхней затылочной кости кистеперых (ср. рис. 515 и 537). По характеру

этих двух элементов ихтиостега стоит к рыбам ближе, чем любой стегоцефал из более молодых отложений. В этом смысле еще важнее присутствие маленькой парной кости, представляющей собой остаток жаберной крышки. Весьма знаменательно, что наружные носовые отверстия находятся не на верхней стороне крыши черепа, как у всех последевонских стегоцефалов, а внизу, отделяясь от хоан лишь тонкой костной перегородкой. Такое положение наружных носовых отверстий, весьма близкое к тому, что мы видим у кистеперых и у девонской двоякодышащей рыбы *Dipterus* (см. рис. 532), представляет собой очень примитивный признак, связывающий ихтиостегу с рыбами.

Отряд *Labyrintodontia* (лабиринтодонты). Лабиринтодонты — обширная группа, удовлетворяющая концепции естественной классификации и состоящая из трех подотрядов, которые представляют три главных этапа в раз-

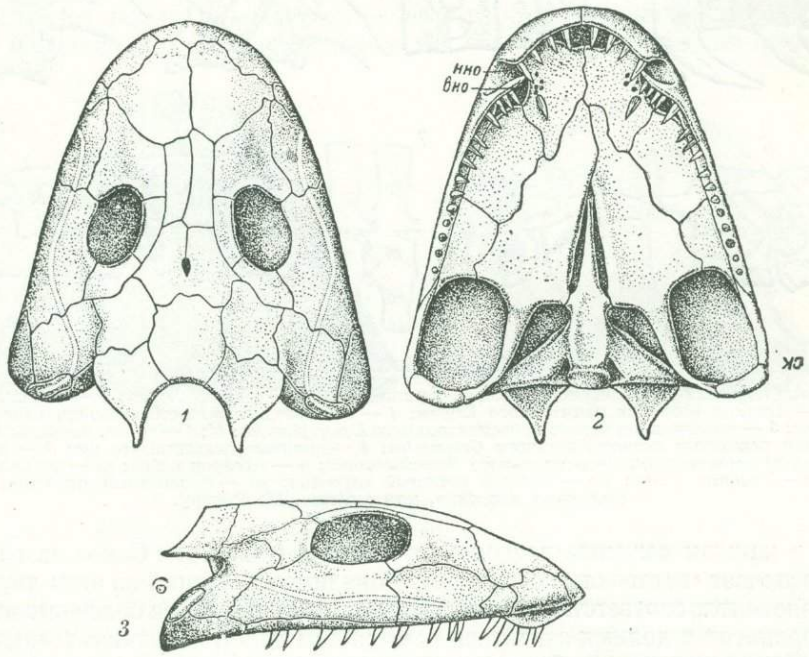



Рис. 543. Верхнедевонское земноводное *Ichthyostega*.

*1* — реставрированный череп, вид сверху; *2* — то же, снизу; *3* — то же, сбоку. *нно* — наружное носовое отверстие; *вно* — внутреннее носовое отверстие. Длина черепа — около 20 *см*. По Севе-Содербергу из Ромера.

витии этой группы. Лабиринтодонты встречаются от верхов нижнего карбона до верхов триаса.

В осевом скелете этих стегоцефалов каждый позвонок обычно состоит из нескольких отдельно окостеневавших элементов, причем тела позвонков не срастались с верхней дугой (на этом основании рассматриваемый отряд нередко фигурирует под названием *Temnospondyli*, происходящим от греческого слова «тэмно», что значит «резать», «рубить» или «расчленять»).

История отряда показывает, что вначале, уже с карбона, наиболее выдающейся его чертой был процесс приспособления к новой, наземной среде, связанный со многими морфологическими изменениями и, в частности, с прогрессивными изменениями конечностей. В дальнейшем, однако, все большее и большее распространение получали формы, вновь приспособлявшиеся к водной жизни, а последние триасовые лабиринтодонты были формами, вполне вернувшимися к водной жизни. Такие изменения в экологии отряда, несомненно, связаны с эволюцией и расселением усовершенствованных потомков одной из ветвей лабиринтодонтов,— пресмыкающихся, которые были гораздо более совершенными животными суши и довольно быстро — в геологическом смысле — вытесняли лабиринтодонтов. Распространение пресмыкающихся было одним из главных факторов вымирания

лабиринтодонтов сначала на суше, а затем, в связи с развитием и расселением водных рептилий, и в воде.

Подотряд *Embolomeri*, формы которого известны преимущественно из среднего и верхнего карбона, где они составляют подавляющее большинство лабиринтодонтов, характеризуется прежде всего присутствием двух дисковидных тел по-

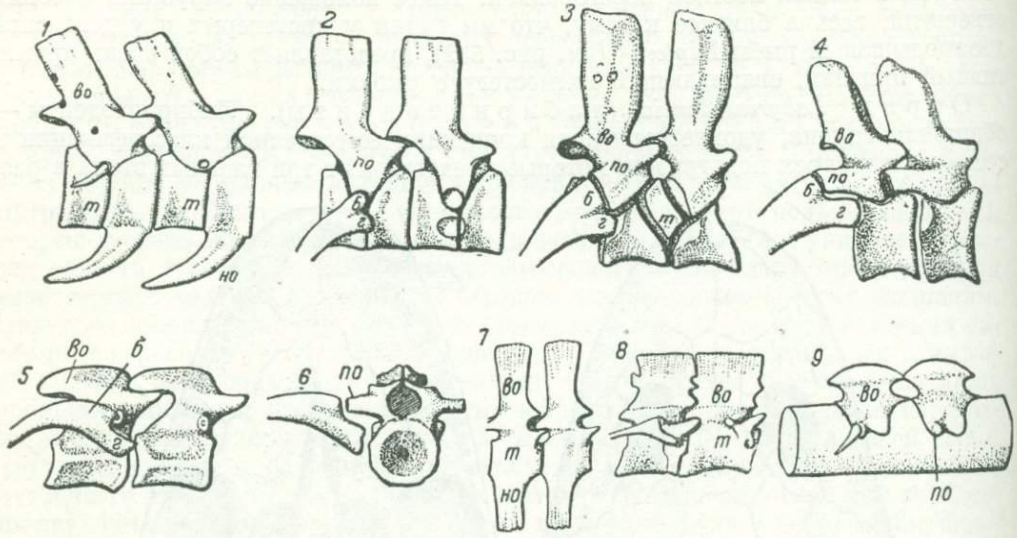



Рис. 544. Позвонки стегоцефалов.

*1* — хвостовые позвонки эмболомерного *Cricotus*, верхний карбон — нижняя пермь; *2* — спинные позвонки его же; *3* — спинные позвонки рахитомного *Eryops*; *4* — спинные позвонки стереоспондильного *Mastodonsaurus*, триас; *5* — позвонки пермского лепоспондильного *Lysorophus* сбоку; *6* — то же, спереди; *7* — хвостовые позвонки пермского лепоспондильного *Crossotelos*; *8* — спинные позвонки его же; *9* — реставрация спинной струны пермского филлоспондильного *Branchiosaurus*; *б* — бугорок ребра; *во* — верхний остистый отросток; *г* — головка ребра; *но* — нижний остистый отросток; *по* — поперечный отросток; *т* — тело (истинное) позвонка, или centrum. По Ромеру.

звонков в каждом сегменте позвоночного столба (рис. 544). Самое название этой группы означает «вставочные сегменты». Повидимому, задний из этих двух дисковидных элементов соответствует единственному телу позвонка более высоких классов четвероногих и должен считаться «настоящим телом позвонка» (centrum). Череп был довольно высокий. Формы этой группы имели один затылочный мыщелок, а межкрыловидные впадины у них были узкие, небольшие. Ноги были развиты сравнительно слабо. Судя по имеющимся скудным данным, не только на задней ноге, но и на передней

Рис. 545. *Archegosaurus*. Нижняя пермь.

*1* — череп, вид сверху, схема; сильно увеличено; *2* — нижняя челюсть *Archegosaurus Decheni*, с наружной стороны. × 1/3. Из Суиннертона (*1*) и Штромера (*2*).

было пять пальцев (у более новых амфибий передняя нога имеет не более четырех пальцев).

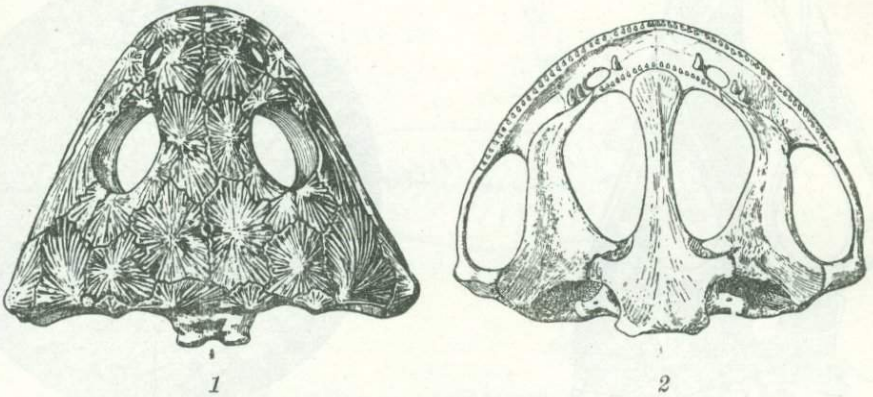
Одной из типичных форм подотряда является *Palaeogyrinus* (карбон), череп которого был описан нами в начале этой главы, при рассмотрении скелета примитивных стегоцефалов (рис. 537).

Эмболомерные известны с верхней части нижнего карбона, к концу карбона значение их уменьшается, а в начале пермского периода они исчезают из геологической летописи.

Подотряд *Rhachitomi* обособляется в качестве отдельной филогенетической ветви от предыдущего подотряда еще в верхнем карбоне, а в перми становится господствующей группой лабиринтодонтов. В позвоночнике произошли значительные изменения (рис. 544): в каждом сегменте его оба дисковидных тела эмболомерного типа испытали редукцию, причем переднее тело позвонка представляет собой довольно большое клиновидное образование у нижней стороны позвоночника, а заднее разделилось на пару небольших боковых кусков. Самое название подотряда означает «рассеченные позвонки».

Наблюдается раздвоение затылочного мыщелка (см. рис. 546), связанное с уменьшением основной затылочной кости, образующей срединную часть этого мыщелка. Заметно расширяются межкрыловидные впадины (см. рис. 546[2]).

Представители рода *Archegosaurus* (нижняя пермь) имели вытянутое вперед рыло и длинный, сжатый с боков, хвост (рис. 545[1] и 545[2]). На передних конечностях было по четыре пальца, а на задних — по пяти. Задние конечности были развиты сильнее передних. Животные эти, очевидно, жили в воде, где они ловили рыбу.



*1* *2*

Рис. 546. *Dvinosaurus*. Верхняя пермь.

*1* — череп *Dvinosaurus primus* сверху (слизевые каналы не показаны), × 2/5; *2* — череп *Dvinosaurus secundus* со стороны неба, × 1/4. По Сушкину.

К рахитомным относится также род *Dvinosaurus* (верхняя пермь), с широким, плоским треугольным черепом (рис. 546 и 538[3]). Имеются широкие межкрыловидные впадины. У представителей этого рода всю жизнь сохранялись жабры. Таким образом, род этот представляет собою пример возврата к жаберному дыханию. Ушных вырезок нет.

К концу перми почти все рахитомные вымирают, и в нижнем триасе существуют лишь очень немногие формы этой группы.

Подотряд *Stereospondyli*—наиболее молодая, триасовая группа лабиринтодонтов, к которой относятся и крупнейшие формы отряда. У стереоспондильных совершенно исчезают элементы заднего тела позвонка, и остается лишь переднее тело, являющееся крупным костным образованием с выемкой вверху (рис. 544).

Эти животные имели большую голову и сравнительно короткие туловище и хвост; очень маленькие конечности были явно неспособны поддерживать тело на суше, и уже это говорит за то, что стереоспондильные лабиринтодонты жили в водной среде не только в юном возрасте, но и во взрослом состоянии (рис. 547). Череп был сильно утолщен, а глаза смотрели вверх, как у донных животных (рис. 548). Наружные затылочные кости образуют пару затылочных мыщелков. Межкрыловидные впадины велики.

Сюда относится один из крупнейших родов стегоцефалов *Mastodonsaurus* (нижний и верхний триас), у которого длина черепа достигала 1 *м* (рис. 547). Лабиринтовидное строение зуба мастодонзавра показано на рис. 547[3].

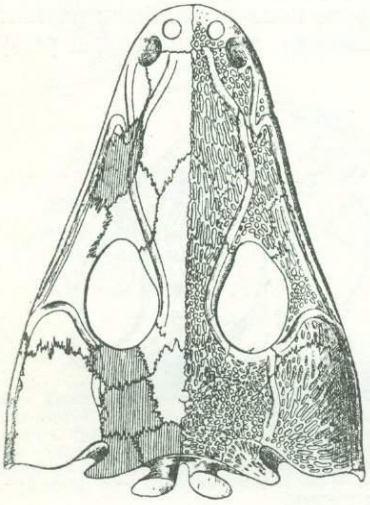
У представителей рода *Capitosaurus* (триас) мы видим широкие межкрыловидные впадины (рис. 548). Открывающиеся назад ушные вырезки малы.

Все известные доныне стереоспондильные лабиринтодонты жили в триасе; в юрских отложениях не найдено ни одной формы этой группы, которая вымерла

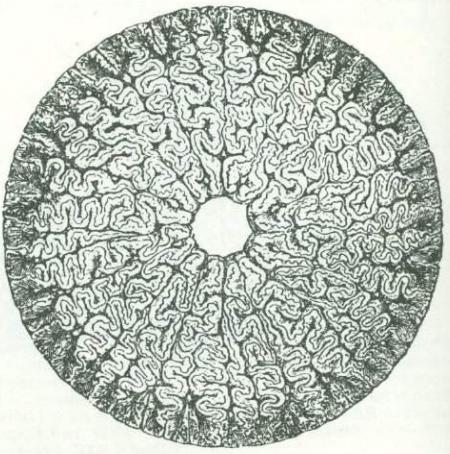
в связи с развитием и адаптивной радиацией водных пресмыкающихся. Так исчезли последние стегоцефалы.

Отряд *Lepospondyli*. Древнейшие из известных форм этого отряда найдены в верхах нижнего карбона, а самые новые были встречены в низах нижней перми. У лепоспондильных тело позвонка есть единая трубковидная полая кость, похожая на песочные часы и обычно срастающаяся с верхней дугой (рис. 544). Такое образование очень мало похоже на характерные для лабиринтодонтов тела позвонков и обособленные от них верхние дуги.

1



2

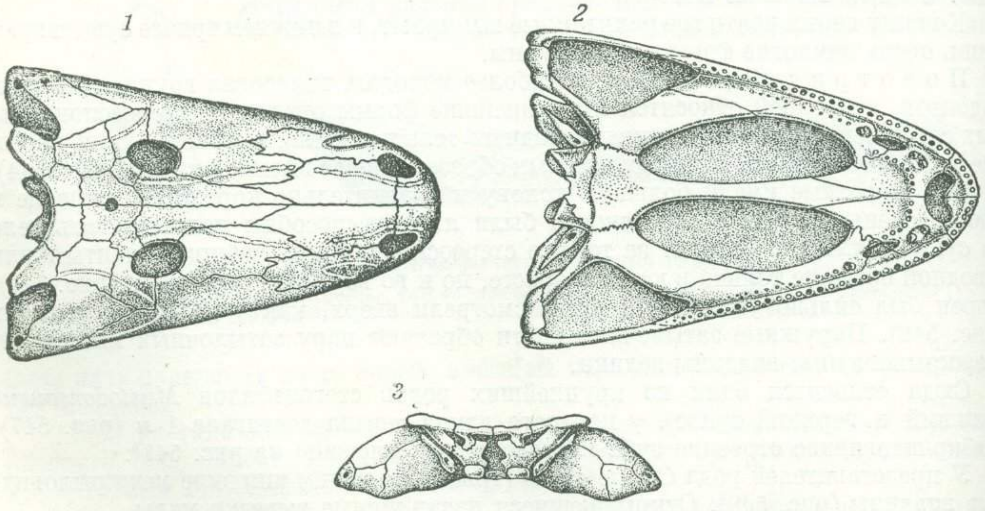


3

Рис. 547. *Mastodonsaurus*. Верхний триас.

*1* — *Mastodonsaurus giganteus*, вид сбоку (длина около 3 *м*); *2* — то же, череп (длина около 70 *см*) сверху; на левой половине удален покровный костный слой; *3* — поперечный разрез зуба *Mastodonsaurus Jaegeri*. × 2. По Абелю (*1*), Штромеру (*2*) и Р. Оуэну (*3*).

Сюда относятся обычно небольшие формы, весьма разнообразные по своему облику и по приспособлениям. Среди них имеются животные с сильно вытя-



1

2

3

Рис. 548. Череп стереоспондильного *Capitosaurus*. Триас. Длина черепа около 30 *см*.

*1* — вид сверху; *2* — вид с небной стороны; *3* — вид сзади. Из Ромера.

нутым в длину змеевидным телом, и наряду с ними — стегоцефалы с чрезвычайно широким черепом.

О т р я д *Phyllospondyli* представлен в среднем и в верхнем карбоне, а также в нижней перми. Возможно, что эта группа происходит от рассмотренных нами верхнедевонских стегоцефалов группы *Ichthyostega*; в пользу этого говорят расположение и характер костей крыши черепа (ср. рис. 543 и 549). Однако мы пока не знаем строения позвоночного столба ихтиостеги, и поэтому вопрос о родстве ее с последевонскими стегоцефалами остается открытым.

В позвоночном столбе (рис. 544[9]) имеются хорошо развитые верхние дуги, но ниже этих последних, вместо каких-либо элементов, которые представляли бы собою тела позвонков, располагаются лишь тонкие продолжения верхних дуг, облекавшие верхнюю часть спинной струны.

К этому отряду относится род *Branchiosaurus* (верхний карбон — пермь) и его ближайшие родичи. Все эти формы часто называются бранхиозаврами, по имени типичного рода (рис. 549). Это были маленькие стегоцефалы, по своему

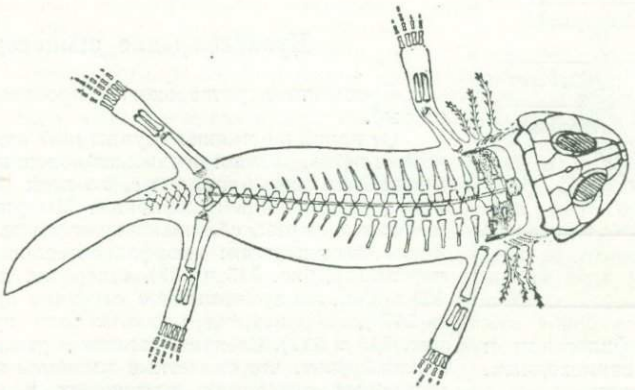


Рис. 549. *Branchiosaurus*, небольшой филлоспондильный стегоцефал из нижней перми. Длина около 6 *см*. По Буллмэну и Уитарду.

облику несколько похожие на нынешнюю саламандру. Череп у них был короткий, широкий, очень плоский, глазницы были большие. Нёбо — с огромными межкрыловидными впадинами. В юной стадии развития имелись жабры. Некоторые части скелета конечностей (запястье и предплюсна), а также их поясов (лобковая кость), оставались хрящевыми и потому не сохранялись в ископаемом состоянии.

Не исключена возможность, что бранхиозавры принадлежали к стволу, от которого обособилась ветвь, приведшая к нынешним бесхвостым и хвостатым амфибиям.

**Подкласс Euamphibia («настоящие амфибии»).** Все послетриасовые амфибии распределяются, как мы уже сказали, между тремя отрядами: 1) *Anura* (бесхвостые), 2) *Urodela* (хвостатые) и 3) *Apoda* (безногие, или червяги).

Безногие не известны в ископаемом состоянии и представляют собою весьма своеобразно специализированную группу тропических форм, приспособившихся к «подземной жизни» (прокладыванию ходов во влажной земле). У этих животных нет ног, глаза неразвиты. Череп построен прочно, в связи с роющим образом жизни.

Остальные *Euamphibia*, бесхвостые и хвостатые, имеют некоторые существенные общие признаки: череп остается в значительной степени не окостеневающим, имеются парные затылочные мыщелки; отверстия для теменного глаза уже нет. Череп не имеет сплошной крыши из тесно примыкающих друг к другу костей; многие кости, характерные для стегоцефалов, отсутствуют. В нёбе имеются большие межкрыловидные впадины. В нижней челюсти, вместо десятка костей, имевшихся у древнейших лабиринтодонтов, бывает не более четырех элементов. Лобковая кость не окостеневает, а запястье и предплюсна тоже могут оставаться в значительной степени хрящевыми; в этом можно видеть сходство рассматриваемых амфибий с бранхиозаврами.

Отряд *Anura* (бесхвостые), представленный в ископаемом состоянии от верхней юры и продолжающий существовать ныне, обнаруживает значительную специализацию, связанную с особым способом передвижения — прыганьем. Сюда относятся лягушки и подобные им формы.

Отряд *Urodela* (хвостатые), содержащий нынешних тритонов, саламандр и другие современные формы, известен в ископаемом состоянии лишь с нижнего мела. По общей форме тела эти животные гораздо примитивнее бесхвостых, и своим обликом напоминают древних стегоцефалов. Обычно бывает хорошо развитый скелет жаберных дуг. Некоторые формы на всю жизнь остаются в воде, продолжая дышать жабрами. Плечевой пояс остается преимущественно хрящевым.

На рис. 550 дана схема филогенетических отношений важнейших групп класса земноводных.

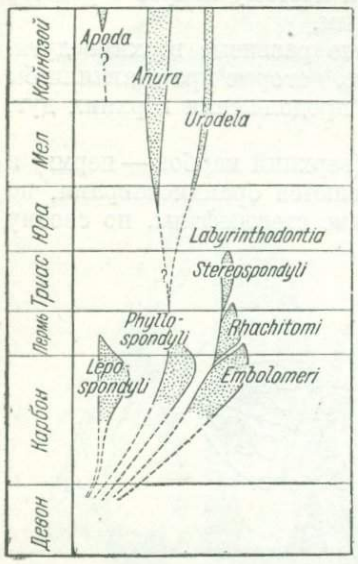



Рис. 550. Схема филогении и геохронологии земноводных. По Ромеру.

## Происхождение земноводных

Древнейшие четвероногие произошли, несомненно, от рыб.

От какой же именно группы рыб отходит филогенетическая ветвь, давшая первых земноводных? Такой группой могли быть лишь кистеперые, из всех рыб наиболее близкие к примитивным амфибиям. Мы уже отметили замечательные черты, сближающие этих последних с древнейшими кистеперыми: морфологическое строение крыши черепа (ср. рис. 515 и 537), отверстия для хоан (ср. рис. 525 и 543), лабиринтовидное строение зубов (ср. рис. 524 и 547[3]), характерное расположение зубов на нёбе (ср. рис. 515 и 537). Следует, наконец, указать на тот весьма важный факт, что скелетные элементы парных плавников некоторых девонских кистеперых в основном соответствуют по своему характеру и расположению скелетным элементам конечностей примитивных амфибий (рис. 551). У этих кистеперых мы видим гомологи плечевой, лучевой и локтевой костей и элементов кисти четвероногих. Таким образом, сравнительно-анатомическое изучение обеих групп привело исследователей к несомненному заключению, что амфибии произошли от какой-то очень древней формы из отряда кистеперых.

Как, однако, рыбы могли переселиться на сушу? Чтобы подойти к разрешению этого вопроса, следует познакомиться с экологией ныне живущих двоякодышащих рыб, которые, будучи

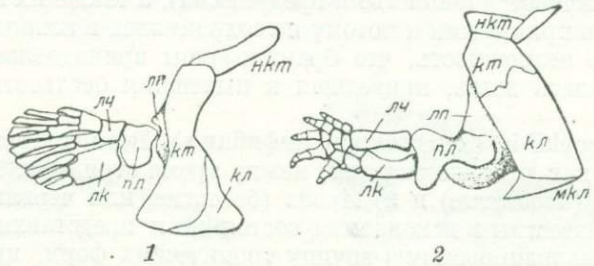



Рис. 551. Передние конечности и пояса у девонской кистеперой рыбы *Sauripterus* (*1*) и у примитивного земноводного (*2*).

*кл* — ключица; *кт* — клейтрум; *лк* — локтевая кость; *лп* — лопатка; *лч* — лучевая кость; *мкл* — межключица; *нкт* — надклейтрум; *пл* — плечевая кость. Из Ромера.

рыбами, имеют, однако, некоторые важные приспособления наземных позвоночных. Эти рыбы дышат, как мы уже сказали в предыдущей главе, и жабрами и своеобразными легкими. Такое состояние может быть исходным для развития форм, дышащих исключительно легкими, для перехода от рыбы к наземному животному. Дарвин раньше других указал на важное значение изучения двоякодышащих для разрешения вопроса о развитии наземных позвоночных от рыб. В своем «Происхождении видов» Дарвин говорит, что два различных органа могут исполнять у одной и той же особи одну и ту же функцию, и это представляет крайне важный способ перехода. Далее Дарвин указывает, что существуют рыбы, дышащие посредством жабер воздухом, растворенным в воде, и в то же время свободным воздухом, содержащимся

в их плавательном пузыре, причем этот орган снабжен перегородками, которые весьма богаты сосудами, и имеет трубку, доставляющую воздух.

В настоящее время существует три рода двоякодышащих рыб.

Австралийский *Neoceratodus* (рис. 531[6]) — большая рыба, ныне живущая лишь в реках Квинсленда (Австралия), — селится в сравнительно спокойных и глубоких местах, где вода удерживается в течение всего года. В таких местах, полных богатой водной растительностью, рыба ведет малоподвижный образ жизни, обычно лежит на дне. Питается она ракообразными, червями и моллюсками, пожирая этих животных вместе с водными растениями. Кроме жабер, в качестве органа дыхания функционирует, — повидимому, постоянно — легкое. Но в жаркое время года, когда вода заражается продуктами гниения организмов, жаберное дыхание становится затруднительным или невозможным, и тогда легкие, как органы дыхания, приобретают исключительно важное значение. В таких условиях иногда мрут все обыкновенные рыбы, двоякодышащая же рыба благополучно переживает. В общем же австралийская двоякодышащая рыба по образу жизни ближе к настоящим рыбам, чем африканские и южноамериканские ее родичи: она живет в воде круглый год, имеет хорошо развитые жабры. Парные плавники ее для передвижения по суше служить не могут.

Африканская двоякодышащая рыба (*Protopterus*) живет в болотах, которые тянутся вдоль берегов рек (рис. 531[7]). Она гораздо более активна, чем австралийская двоякодышащая рыба, подвижна. Питается она, главным образом, лягушками, червями и ракообразными. Главным органом движения у нее, как у всех рыб, является хвост. Длинные парные «плавники» бесполезны для плавания, но ими рыба пользуется для поддержания тела над поверхностью дна и для ползанья. В качестве органов дыхания функционирует, параллельно с жабрами, и легкое. При наступлении сухого времени года рыба зарывается в ил, образует вокруг себя особую капсулу из слизи и ила, и в таком положении переживает до следующего дождливого сезона, дыша исключительно легкими.

Южноамериканская двоякодышащая рыба (*Lepidosiren*) живет в обширных болотах, расположенных, главным образом, вдоль больших рек (рис. 531[8]). Болота эти отличаются пышной растительностью. В сухое время года болота сокращаются в своей площади, а иногда даже пересыхают. Рыба имеет червеобразное тело; она лениво ползает, извиваясь по дну, иногда опираясь на свои задние парные плавники. Питается она и растительной и животной пищей, в частности — пресноводными брюхоногими. Сухое время года рыба переживает в трубовидной норе, подобно африканской двоякодышащей рыбе.

Надо думать, что предки наземных позвоночных были рыбами, жившими приблизительно в таких условиях, как нынешние двоякодышащие рыбы: в условиях жаркого климата, при правильном чередовании сухого и дождливого времени года. Рыбы, жившие в подобных условиях в материковых водоемах, могли довольствоваться кислородом, содержащимся в воде в дождливое время года. Но после того как наступало сухое время, потоки замедляли свое движение, и обильные водами реки сменялись целым рядом небольших и мелких водоемов со стоячей водой, где погибало множество растений и животных.

Процессы гниения остатков этих организмов поглощали запасы содержащегося в воде свободного кислорода, и жизнь обыкновенных рыб, дышавших исключительно жабрами, становилась затруднительной или даже невозможной. В таких условиях должны были сохраняться и развиваться, в силу естественного отбора, рыбы, которые были способны в той или иной степени использовать кислород воздуха, — рыбы и с легочным, и с жаберным дыханием. Так должны были возникнуть предки наземных позвоночных, подобные двоякодышащим рыбам по образу жизни.

Таким образом, этими животными уже был сделан значительный шаг в сторону приспособления к жизни на суше.

Как, однако, могли развиться парные конечности наземного типа — ноги? Мы знаем, что двоякодышащие рыбы пользуются своими парными конечностями для поддержания тела над дном и даже для ползания по дну. В отношении неоцератодуса это было подтверждено непосредственными наблюдениями над рыбами, помещенными в аквариум. Этой способностью обладали, надо думать, и кистеперые предки четвероногих, парные плавники которых, к тому же, имели довольно мощные мясистые лопасти с сильно развитым внутренним скелетом (рис. 551). Нетрудно представить себе, что в условиях сезонных засух эта способность должна была, в силу естественного отбора, совершенствоваться. Действительно, если в том или ином водоеме жизнь становилась, в связи с сильным усыханием, невозможной или крайне затруднительной, то выживать должны были те особи, которые могли покинуть свое местообитание и переползти через некоторое, хотя бы небольшое, пространство суши в один из ближайших невысохших водоемов. Таким образом, должна была развиваться способность передвижения по суше с помощью парных конечностей, что было связано с постепенным изменением «кистеперого» плавника в конечность четвероногого типа. Вместе с этим развивались и другие приспособления к жизни вне воды.

ГЛАВА XVIII

# ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ

Земноводные, как мы видели, сохранили определенную связь с водной средой, вне которой не могут развиваться личинки. *Reptilia*, или пресмыкающиеся, кладут яйца не в воде, а на земле. Яйца пресмыкающихся довольно крупные, с большим количеством желтка, и поэтому зародыш может развиваться в яйце до тех пор, пока он не станет похожим на родителей в основных чертах своего строения. Яйца откладываются в сравнительно небольшом количестве, и — что особенно важно — каждое яйцо защищено снаружи прочными оболочками, предохраняющими содержимое от высыхания. Таким образом, яйцо пресмыкающихся существенно отличается от «икринки» земноводных, и строение его является одним из важнейших приспособлений к условиям существования на суше. На рис. 552 мы видим зародыш, окруженный зародышевыми оболочками: амнионом и серозой. Так называемый аллантоис служит одновременно зародышевым мочевым пузырем и органом дыхания развивающегося зародыша. Эту последнюю функцию аллантоис может выполнять благодаря тому, что твердая скорлупа яйца является пористой.

Рис. 552. Схема зародыша птицы.

*ам* — амнион; *ал* — аллантоис; *эсм* — желточный мешок; *к* — первичный кишечный канал; *с* — сероза. По Боасу.

Возникновение этого способа развития было событием огромной важности в эволюции наземных позвоночных. Пресмыкающиеся и оба происшедшие от них класса высших позвоночных, птицы и млекопитающие, объединяются в одну большую группу *Amniota*, т. е. позвоночных, у которых зародыш снабжен зародышевыми оболочками. Они противополагаются всем остальным позвоночным — бесчелюстным, рыбам и амфибиям, — у которых зародышевые оболочки не образуются и которые составляют группу, известную под названием *Anamnia*.

Вместе с тем пресмыкающиеся утратили кожные железы, которые у земноводных поддерживали влажное состояние кожи, вследствие чего сильно сократилось испарение с поверхности тела. Вообще говоря, пресмыкающиеся значительно совершеннее приспособлены к жизни на суше, чем амфибии, и могут жить в гораздо более разнообразных условиях, чем земноводные, которые могут существовать лишь близ воды.

Этим и надо объяснить быстрое распространение пресмыкающихся по поверхности суши и вытеснение ими земноводных, а также развитие, среди пресмыкающихся, форм, приспособленных к самым разнообразным условиям существования.

Ныне живущие пресмыкающиеся — ящерицы, змеи, черепахи, крокодилы и другие — не дают представления об истории развития пресмыкающихся на протяжении конца палеозоя и всего мезозоя, когда они переживали время своего расцвета. Всем вымершим и ныне живущим пресмыкающимся можно, однако, дать следующую общую характеристику. Пресмыкающиеся — холоднокровные животные: у них нет механизма, который регулировал бы теплоту тела,

а потому активность животного зависит от температуры среды. Соответственно этому ныне живущие пресмыкающиеся распространены преимущественно в теплых странах. Тело у них покрыто чешуями. Дышат все они легкими. Рептилии, как и земноводные, имеют две пары конечностей, которые, впрочем, могут исчезать (например у змей). Конечности, как и все тело, видоизменяются у разных пресмыкающихся применительно к самым разнообразным способам передвижения: к медленному ползанию, беганию, плаванию, лазанию и т. д.

Довольно трудно дать общую характеристику скелета рептилий, так как анатомия его у форм различных групп класса представляет большое разнообразие. В позвоночнике (см. рис. 555) хорошо развиты настоящие тела позвонков, соответствующие задним элементам или задним телам эмболомерных и рахитомных лабиринтодонтов, передние же элементы представляют собой маленькие, лежащие внизу, клиновидные косточки или совершенно исчезают. Настоящие тела первоначально были двояковогнуты (амфицельные позвонки), в дальнейшем же передняя поверхность тела может оставаться вогнутой, а задняя — стать выпуклой (процельные позвонки), или, наоборот, передняя становится выпуклой, а задняя остается вогнутой (опистоцельные позвонки), или, наконец, обе поверхности могут стать более или менее плоскими (платицельные позвонки). В позвоночнике у большинства рептилий хорошо выделяется шейная область, где ребра укорачиваются или отсутствуют. Пресмыкающиеся имеют не менее двух крестцовых позвонков.

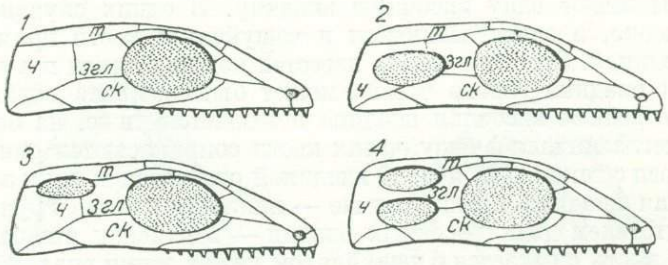



Рис. 553. Черепа рептилий сбоку. Схема, показывающая различные типы височной впадины.

*1* — отверстия нет — анапсидный тип черепа; *2* — нижняя впадина, заднеглазничная и чешуйчатая; кости смыкаются над отверстием, — синапсидный тип; *3* — верхняя впадина, заднеглазничная и чешуйчатая кости встречаются под отверстием, — парапсидный тип; *4* — присутствуют обе впадины, — диапсидный тип; *згл* — заднеглазничная кость; *ск* — скуловая; *m* — теменная; *ч* — чешуйчатая. По Ромеру.

В черепе отверстие для теменного глаза иногда имеется, но чаще отсутствует. Характерная для многих амфибий ушная вырезка сохраняется у самых примитивных форм, у подавляющего же большинства она исчезает или значительно преобразуется. В височной области у многих рептилий развиваются височные впадины (рис. 553) — одна или две с каждой стороны черепа. Возникновение их, повидимому, связано с усилением височных мускулов, закрывающих пасть. Присутствие или отсутствие этих впадин, их положение и число имеют большое значение для классификации пресмыкающихся, которое мы рассмотрим несколько позже. Мозговая коробка хорошо окостеневает. Затылочный мыщелок почти всегда одиночный.

Плечевой пояс у большинства состоит из лопатки, одного коракоида (реже двух коракоидных элементов), ключицы и межключицы (некоторые примитивные формы имеют и клейтрум).

Для пресмыкающихся типичны следующие фаланговые формулы, т. е. формулы, выражающие число фаланг пальцев, начиная от первого (соответствующего большому пальцу человека) до последнего (мизинца):

на передней ноге: 2—3—4—5—3
на задней ноге: 2—3—4—5—4.

Самые древние остатки рептилий найдены в верхнем карбоне; в начале перми класс был представлен уже многочисленными и довольно разнообразными формами, а это свидетельствует о том, что дивергентное развитие многих филогенетических ветвей пресмыкающихся началось задолго до конца карбона. К началу юры в геологической летописи появляются все крупные группы. Мезозой был подлинным веком расцвета пресмыкающихся. Юра и мел были теми периодами, в течение которых класс был представлен наиболее обильно и разнообразно. Однако к концу мела целый ряд отрядов клонится к упадку, а в кайнозое на первый план выдвигаются новые господствующие классы наземных позвоночных — млекопитающие и птицы.

Систематика класса рептилий, большинство отрядов которого давно вымерло, представляет немалые трудности. К числу важнейших признаков, которые кладутся в основу подразделения класса на большие группы, следует отнести характер височных впадин. Наиболее примитивные формы имеют череп со сплошной крышей, совершенно лишены височных впадин, и в этом отношении вполне похожи на древних амфибий (рис. 554). Такой тип черепа называется анапсидным. Другие формы имеют одну височную впадину. В одних случаях эта впадина находится высоко, а заднеглазничная и чешуйчатая кости примыкают друг к другу под впадиной. Этот тип черепа известен под названием парапсидного. Височная впадина такого черепа может быть названа верхней. В других случаях единственная височная впадина помещается ниже, на боковой стороне черепа, а заднеглазничная и чешуйчатая кости соприкасаются одна с другой над впадиной. Череп с такой чешуйчатой впадиной относится к синапсидному типу. Височная впадина в этом случае — нижняя. Многие группы характеризуются присутствием двух височных впадин — верхней и нижней, причем заднеглазничная кость смыкается с чешуйчатой между этими впадинами. Такой тип носит название диапсидного. Диапсидный череп имеет две скуловые дуги — верхнюю и нижнюю — и может быть назван также двухдуговым, черепа же парапсидного и синапсидного типов являются однодуговыми.

Наиболее примитивные и древние пресмыкающиеся имеют еще много общего со стегоцефалами, от которых они, вероятно, произошли.

**Подкласс Anapsida.** Формы с анапсидным черепом объединяются в подкласс *Anapsida*.

Одним из самых примитивных пресмыкающихся была *Seymouria*, остатки которой известны из нижней перми Северной Америки (рис. 554 и 555). Это было сравнительно небольшое животное, достигавшее около 0,5 *м* в длину. Череп — анапсидного типа. Расположение его кроющих костей вполне соответствует тому, что наблюдается у некоторых примитивных эмболомерных стегоцефалов. Хорошо развит теменной глаз. Продолжает существовать и имеет значительные размеры ушная вырезка. Имеется единственный затылочный мыщелок, чем сеймурия напоминает древнейших лабиринтодонтов. Межкрыловидные впадины малы, как у примитивных стегоцефалов. Остальные части черепа также в общем напоминают анатомическое строение соответствующих частей черепа примитивных земноводных; то же можно сказать и о зубах, а также и о скелете туловища. Конечности — короткие, массивные. Плечевой пояс массивный. Судя по острым зубам, сеймурия питалась мелкими животными.

Сеймурия близка к той древнейшей группе пресмыкающихся, от которой произошли остальные группы этого класса. К сеймурии примыкает род *Kotlassia* из верхнепермских отложений (река Северная Двина).

Более прогрессивными родичами только что упомянутых форм являются так называемые парейазавры, известные из пермских отложений СССР и Африки. Все эти формы раньше причислялись к одному роду *Pareiasaurus*, из которого впоследствии было выделено несколько отдельных родов. Это были крупные животные (рис. 556). В отличие от сеймурии и многих других пресмыкающихся, при обычной позе животного, стоявшего на четырех ногах, туловище было в значительной степени приподнято над землей, ноги же занимали положение, близкое к вертикальному, а не были растопырены в стороны, как у более примитивных форм. Парейазавры имели большой череп, крыша которого снаружи несла часто костные бугорки и выступы. Кроме зубов, расположенных вдоль краев рта,

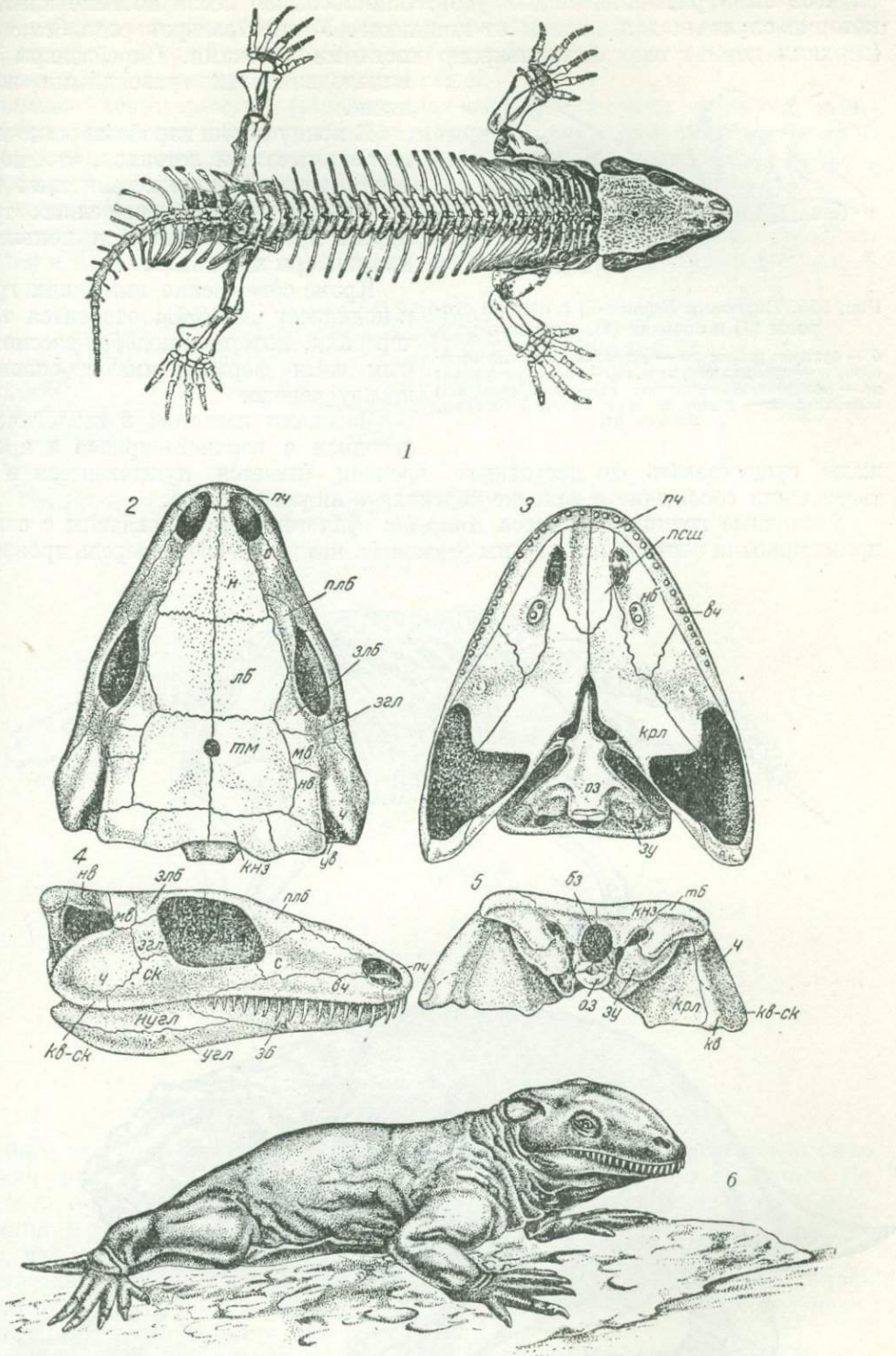
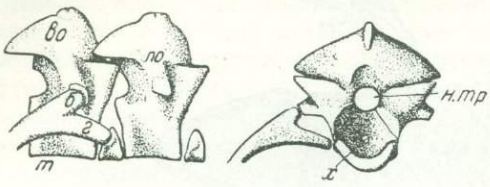



Рис. 554. *Seymouria*. Пермь.

*1* — скелет сверху (длина — около 50 см); *2* — череп сверху; *3* — череп с небной стороны; *4* — череп с боку; *5* — череп сзади; *6* — реставрация животного. *бз* — боковая (наружная) затылочная; *вч* — верхнечелюстная; *зб* — зубная; *згл* — заднеглазничная; *злб* — заднелобная; *зу* — заднеушная; *кв* — квадратная; *кв-ск* — квадратно-скуловая; *кнз* — кожная надзатылочная; *крл* — крыловидная; *лб* — лобная; *мв* — межвисочная; *н* — носовая; *нб* — небная; *нв* — надвисочная; *нугл* — надугловая; *оз* — основная затылочная; *плб* — переднелобная; *псш* — предсошник; *пч* — предчелюстная; *с* — слезная; *ск* — скуловая; *тб* — табулярная; *тм* — теменная; *ув* — ушная вырезка; *угл* — угловая; *ч* — чешуйчатая. По Уиллистону (*1*), Ромеру (*2—5*) и Л. Прайсу (*6*).

на нёбе были ряды маленьких зубов. Спина обычно несла костные пластины, которые служили для защиты от хищников. У парейазавров рода *Scutosaurus* (верхняя пермь) тело было покрыто костными щитками. Парейазавры были малоподвижными травоядными животными.




*1* *2*

Рис. 555. Позвонки *Seymouria* с правой стороны (*1*) и спереди (*2*). Ест. вел.

*б* — бугорок ребра; *во* — верхний остистый отросток; *г* — головка ребра; *н. тр* — нервная трубка; *по* — поперечный отросток; *т* — тело (centrum) позвонка; *х* — отверстие для спинной струны. Из Ромера.

К концу перми парейазавры исчезают из геологической летописи, что, по всей вероятности, связано с развитием более подвижных и более совершенных травоядных пресмыкающихся и появлением новых форм хищников.

Кроме совершенно вымерших групп, к подклассу *Anapsida* относятся также черепахи, которые, подобно рассмотренным нами формам, имеют сплошную крышу черепа.

Черепахи известны в геологической летописи с верхнего триаса и продолжают существовать до настоящего времени (имеется нуждающееся в подтверждении сообщение о находке черепахи в нижней перми).

Различные группы подкласса *Anapsida* филогенетически связаны с самыми примитивными рептилиями группы *Seymouria*, которая в свою очередь произошла

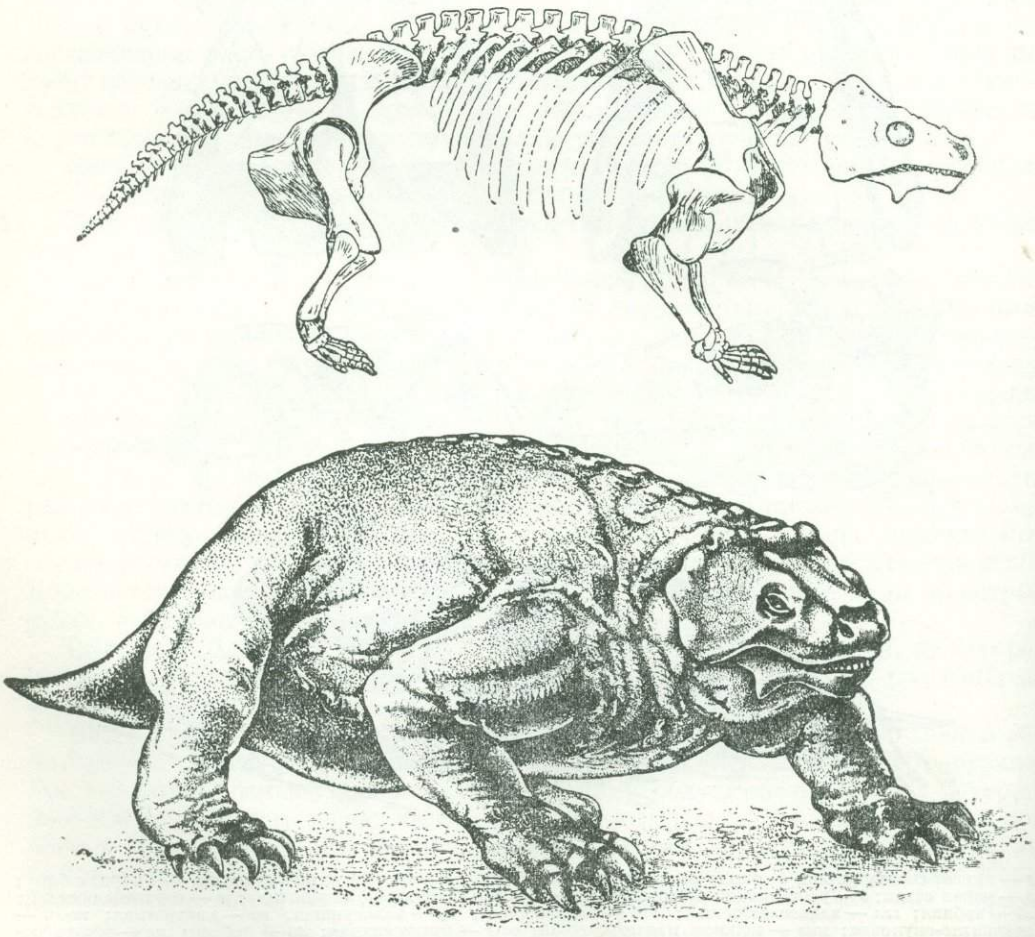
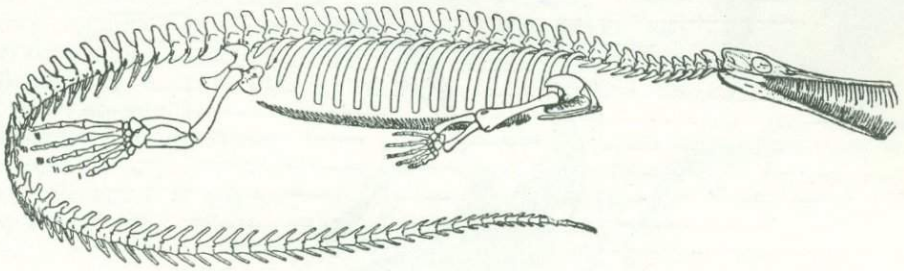


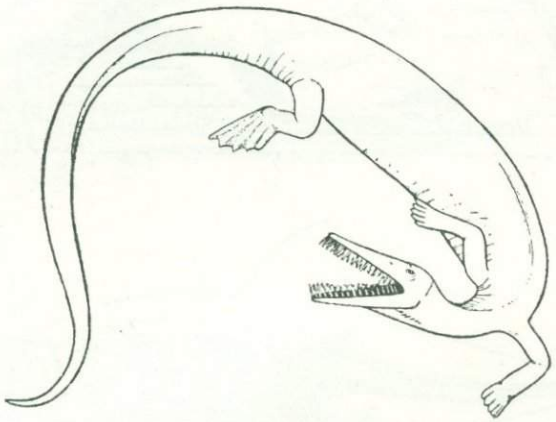
Рис. 556. Парейазавр *Bradysaurus*. Средняя пермь. Длина около 2,4 *м*.
Скелет (наверху) и реставрация животного (внизу). По Бруму и Л. Прайсу.

от примитивных амфибий. Попытки проследить эволюцию других групп пресмыкающихся из примитивных *Anapsida* пока не дают прочно обоснованных филогенетических построений. Тем не менее, при рассмотрении этих групп, мы будем указывать на их вероятные родственные связи.

**Подкласс Ichthyopterygii (рыбоплавниковые).** Типичными формами этого подкласса являются знаменитые ихтиозавры, или рыбоящеры, мезозоя (рис. 558), однако сюда же относят и гораздо более древних мезозавров (рис. 557), остатки которых были находимы в Южной Америке и в Южной Африке в отложениях, возраст которых определяется как верхняя часть верхнего карбона или нижняя пермь. Эти, повидимому, пресноводные, формы были, судя по строению челюстей и характеру зубов, хищниками, поедавшими рыб. Длинный и сильный



*1*



*2*

Рис. 557. Мезозавр. Верхний карбон.

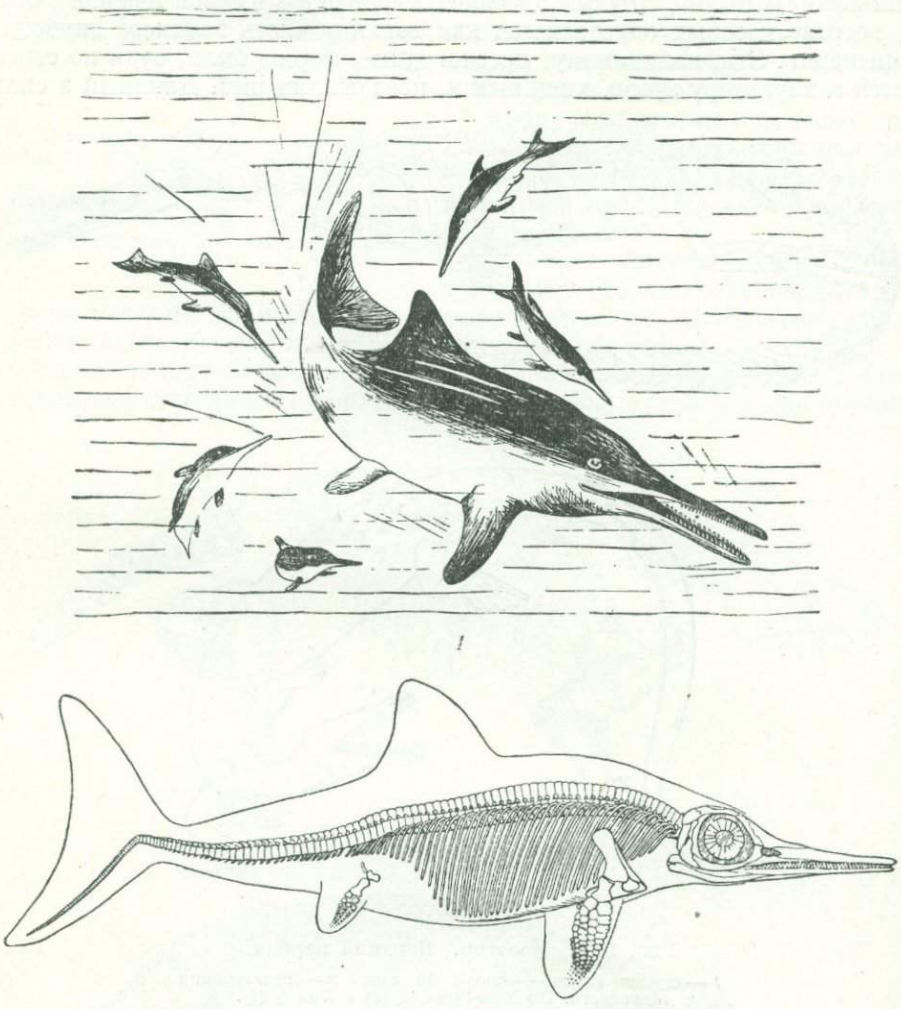
*1* — скелет (длина — около 40 *см*); *2* — реставрация животного. По Мак-Грегори (*1*) и Лоллу (*2*).

хвост был, очевидно, их главным органом плавания. Передние ноги могли быть органами управления движением; задние ноги были более длинные и мощные. Не исключена возможность, что мезозавры были предками ихтиозавров, но у этих последних, в противоположность мезозаврам, задние ноги были короче и развиты слабее, чем передние.

Ихтиозавры представляют собой большую группу, геологическая летопись которой охватывает промежуток времени от среднего триаса до верхнего мела. Максимального разнообразия они достигали в юре.

Название группы происходит от названия рода *Ichthyosaurus* (юра). Ихтиозавры по наружному виду очень рыбообразны (рис. 558). Тело было веретеновидное, высокое, несколько сжатое с боков. На хорошо сохранившихся отпечатках видно, что животное имело спинной плавник, не поддерживаемый костными образованиями, и большой гипоцеркальный хвостовой плавник, который был главным органом поступательного движения. Конечности, особенно задние, были сильно укорочены и функционировали как органы управления.

Тела позвонков вогнуты и спереди и сзади. Своеобразно специализированным является череп. Часть, лежащая впереди глаз, сильно удлинена. Ноздри отодвинуты далеко назад, что является приспособлением для облегчения легочного дыхания при водном образе жизни. Глаза очень большие, защищены склеротическими пластинками. Существует отверстие для теменного глаза. Имеются большие верхние височные впадины. Челюсти вооружены многочисленными коническими острыми зубами.



*1*



*2*

Рис. 558. Ихтиозавры. *1* — самка с детенышами; *2* — *Ichthyosaurus quadriscissus*. Верхний лейас. По Найту (*1*) и Штромеру (*2*).

Тазовый пояс редуцирован и утратил соединение с крестцовыми позвонками. Длинные кости ног (плечевая, лучевая и локтевая передней ноги и бедренная, большая и малая берцовая задней) сильно укорочены, так же как и кости пясти и плюсны и фаланги пальцев (рис. 559). Число фаланг возрастает. В некоторых случаях число рядов фаланг тоже увеличивается и доходит до семи-восьми.

Одно из интереснейших приспособлений к жизни в море заключается в том, что ихтиозавры были живородящими. Этим они были избавлены от необходимости посещать берег для откладывания яиц. В этой особенности ихтиозавров позволяют удостовериться находки ископаемых остатков беременных самок с зародышами.

Ихтиозавры представляют весьма высокую степень приспособленности к водной, морской жизни. С точки зрения эволюции этой группы, очень важным является тот факт, что триасовые ее представители оказываются гораздо менее

пециализированными, чем более молодые формы. У триасовых ихтиозавров хвостовой отдел позвоночника тянулся почти прямо, не отклоняясь круто вниз; хвостовой плавник был сравнительно слабо развит (рис. 560[1]). Это указывает на то, что какие-то отдаленные предки ихтиозавров были типичными наземными пресмыкающимися.

После расцвета, достигнутого этой группой в юре, ихтиозавры становятся более редкими в нижнем мелу и вымирают, повидимому, задолго до окончания мелового периода. Чем объясняется повсеместное вымирание этой некогда богатой и широко распространенной группы? Этот вопрос остается пока недостаточно изученным. Здесь мы заметим лишь, что как раз с середины мела, по свидетельству геологической летописи, в морской фауне выдающуюся роль начинают играть некоторые другие хищные рептилии, в частности — мозазавры, с которыми мы скоро познакомимся.

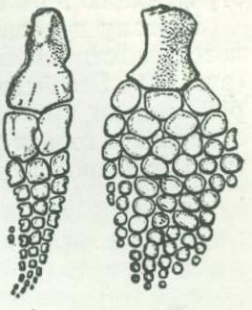



Рис. 559. Передние конечности ихтиозавров.

*1 — Merriamia*, триас; *2 — Ophthalmosaurus*, юра. Из Ромера.

**Подкласс Sauropterygia.** Теперь мы можем перейти к рассмотрению другого подкласса мезозойских рептилий, приспособленных к водному образу жизни, к подклассу *Sauropterygia*. Они имели, подобно ихтиозаврам, верхнюю височную впадину и характеризуются, следовательно, черепом парапсидного типа. Тела позвонков — либо двояковогнутые, либо плоские и спереди и сзади. В крыше черепа сохраняется отверстие для теменного глаза. Наружные носовые

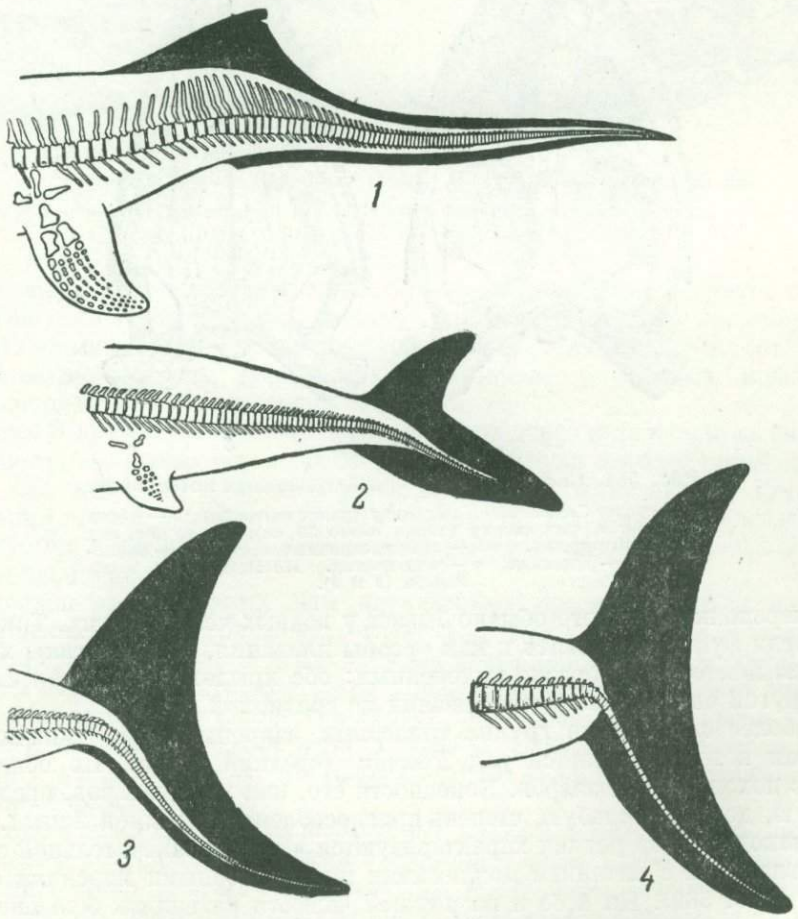
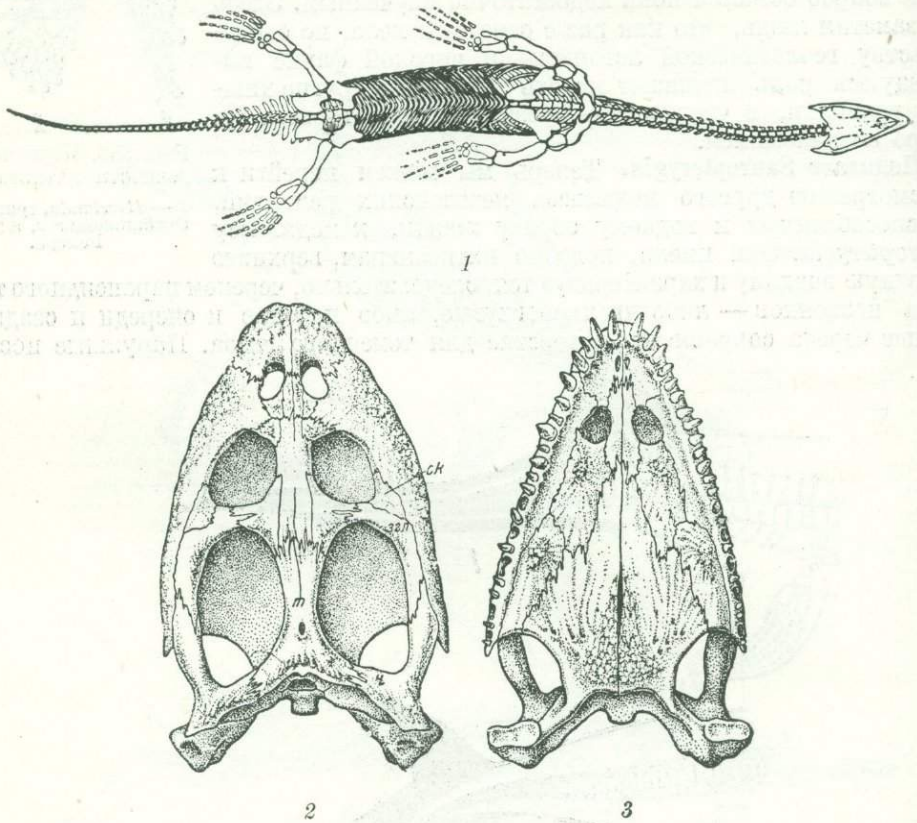



Рис. 560. Хвостовые плавники ихтиозавров.

*1 — Mixosaurus Nordenskiöldi*, триас, молодая особь; *2 — Ichthyosaurus quadriscissus*, верхний лейас, молодая особь; *3* — тот же вид, взрослая особь; *4 — Ichthyosaurus trigonus* var. *posthumus*, верхний мальм. По Абелю из Лолла.

отверстия отодвинулись, как у ихтиозавров и у многих других морских форм, значительно назад. У одних завроптеригий конечности могли еще функционировать как органы хождения, у других же конечности совершенно утратили эту функцию и были приспособлены исключительно для плавания.

К этому подклассу относятся нотозавры (род *Nothosaurus* и другие), остатки которых встречаются в триасе, преимущественно в среднем отделе этой системы (рис. 561). Это были сравнительно небольшие животные с длинной шеей, в некоторой степени приспособленные к морской жизни. Кости предплечья (лучевая и локтевая) и голени (большая и малая берцовые) были заметно укорочены. Пальцы мало отличаются от пальцев рептилий, живущих на суше, но, вероятно, соеди-




*1* *2* *3*

Рис. 561. Скелет и череп среднетриасовых нотозавров.

*1* — скелет *Ceresiosaurus*, вид снизу (длина около 1 *м*); *2* — череп *Simosaurus*, вид сверху (длина около 30 *см*); *3* — то же, вид с нёбной стороны. *згл* — заднеглазничная кость; *ск* — скуловая; *т* — теменная; *ч* — чешуйчатая. По Пейеру (*1*) и из Ромера (*2* и *3*).

нялись перепонкой, как это обычно бывает у водных четвероногих. Такие конечности могли функционировать и как органы плавания, и как органы хождения. Нёбо оказывается своеобразно измененным: обе крыловидные кости смыкаются одна с другой на всем своем протяжении по срединной линии.

Еще более своеобразна группа триасовых завроптеригий, типичным представителем которой является род *Placodus* (средний триас). По общему виду плакодус похож на нотозавров. Конечности его, как у нотозавров, представляют некоторую, довольно слабую, степень приспособления к водной жизни. В то же время плакодус и его родичи характеризуются чертами замечательной специализации, связанной с питанием моллюсками и им подобными морскими беспозвоночными (рис. 562). На нёбе и на нижней челюсти развились большие плоские зубы, похожие на зубы раздавливающей «мостовой» скатов (см. рис. 512). Следует обратить внимание на большой отросток нижней челюсти, направленный кверху. К этому отростку прикреплялись мощные челюстные мускулы, которые произ-

водили работу раздавливания мелких животных, имевших твердую скорлупу или раковину. Выступавшие вперед передние зубы были полезны, но всей вероятности, для отрывания от субстрата животных сидячего бентоса или для вскрывания замкнувшихся раковин двустворок.

Более обширную группу составляют плезиозавры, называемые так по имени типичного рода *Plesiosaurus* (юра). Эти морские пресмыкающиеся (рис. 563) появляются в рэте (в первом веке юрского периода) и продолжают существовать на протяжении юры и мела, к концу которого они исчезают. Эти животные, достигавшие значительных размеров (в длину до 15 *м*), были хорошо приспособлены к морской жизни, причем органами поступательного движения были ластовидные конечности. В полную противоположность ихтиозаврам, плезиозавры имели гибкую шею, которая у некоторых форм была чрезвычайно длинной. Крыловидные кости, частично смыкаясь друг с другом, оставляли между собой небольшую межкрыловидную впадину. Острые конические зубы располагались в один ряд, тянувшийся вдоль краев челюстей. Зубы сидели в особых ячейках. Плечевая и бедренная кости были довольно длинные, но кости предплечья и голени были сильно укорочены. Число фаланг в каждом пальце значительно возросло, но число пальцев не увеличивалось.

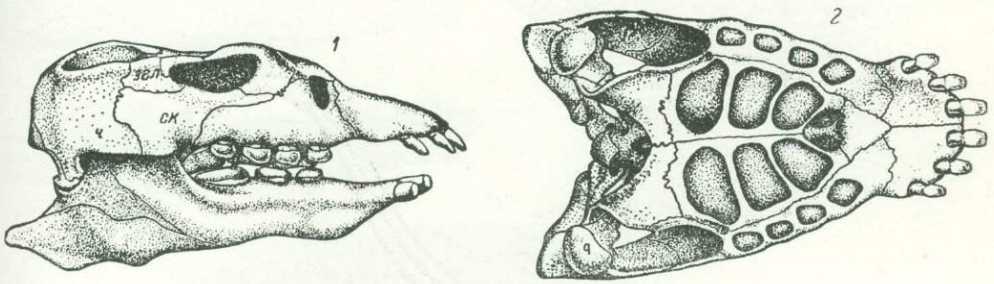



Рис. 562. Череп *Placodus*. Триас. Длина черепа около 25 *см*.

*1* — вид сбоку; *2* — вид со стороны неба. *згл* — заднеглазничная кость; *ск* — скуловая; *ч* — чешуйчатая. Из Ромера.

Плезиозавры во многих отношениях близки к нотозаврам. Несмотря на далеко продвинувшуюся специализацию нёба у найденных доныне нотозавров, возможно, что плезиозавры представляют собою ветвь, обособившуюся от какой-то пока неизвестной группы древнейших нотозавров, у которых крыловидные кости сохраняли еще примитивное строение.

**Подкласс Diapsida.** Все формы с черепом диапсидного типа и с двумя скуловыми дугами иногда объединяются в подкласс *Diapsida*, куда относят таких пресмыкающихся, как гаттерия, ящерицы, змеи, крокодилы, динозавры и птерозавры. Мы сохраним эту, быть может, слишком обширную подклассовую единицу, которую некоторые современные палеонтологи пытаются разбить на два или даже несколько подклассов.

Древнейшие из известных нам двухдуговых пресмыкающихся найдены в верхнепермских и нижнетриасовых отложениях Южной Африки. Из этих форм назовем род *Youngina* (верхняя пермь). У этого древнего пресмыкающегося (рис. 564) череп имеет многие примитивные черты: присутствие теменного глаза, подвижное сочленение крыловидных костей с мозговой коробкой, наличие зубов не только вдоль краев челюстей, но и на нёбных костях. Однако в то же время имеются две височные впадины, так что эта древняя форма является уже настоящим диапсидным пресмыкающимся.

К юнгине близка группа так называемых клювоголовых, которая появляется уже в триасе и которая представлена в настоящее время гаттерией, ныне продолжающей жить лишь на некоторых островках у побережья Новой Зеландии. Для развития клювоголовых из форм группы *Youngina* были нужны лишь немногие морфологические изменения. *Sphenodon*, или гаттерия (рис. 565), напоминая по облику ящерицу, сохраняет некоторые черты весьма примитивного строения. У этой формы есть отверстие для теменного глаза, нёбо является столь же при-

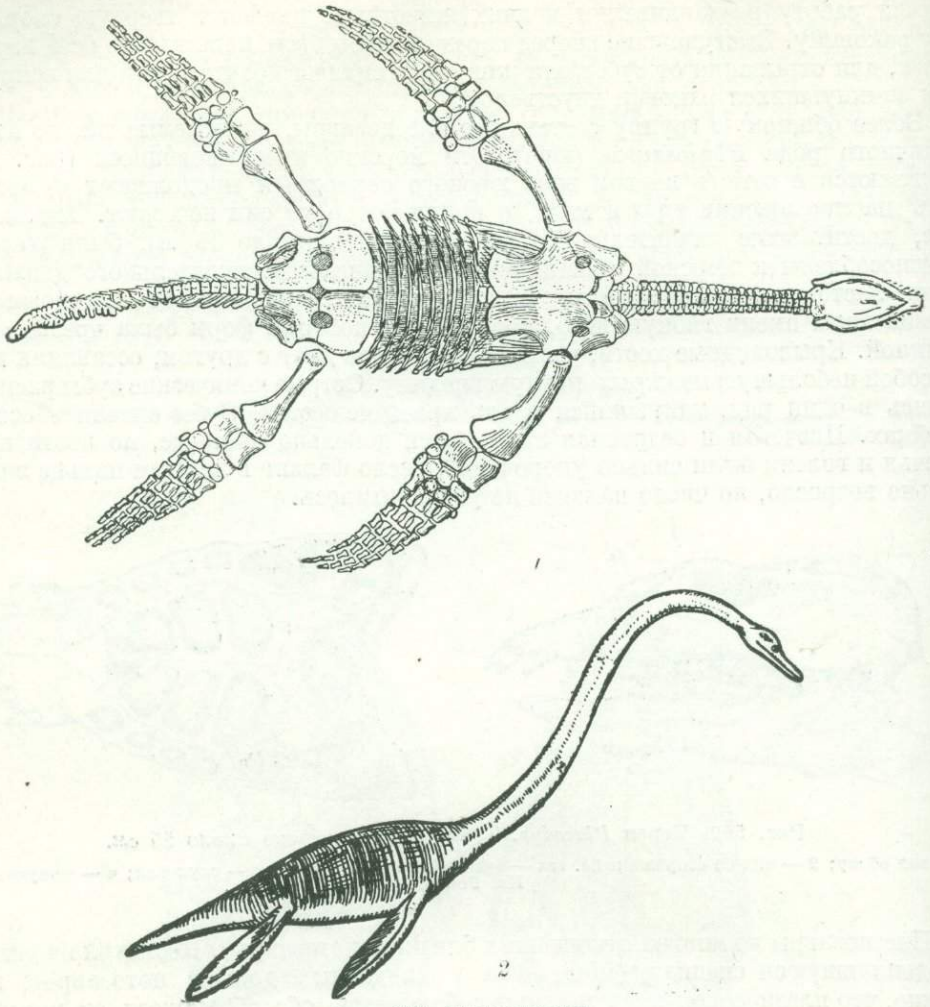


Рис. 563. Плезиозавры.

*1* — скелет *Thaumatosaurus*, юрского плезиозавра, вид снизу (длина около 3,3 *м*); *2* — *Elasmosaurus*, длинношейный верхнемеловой плезиозавр. × $^1/_{100}$. Из Ромера (*1*) и Берри (*2*).

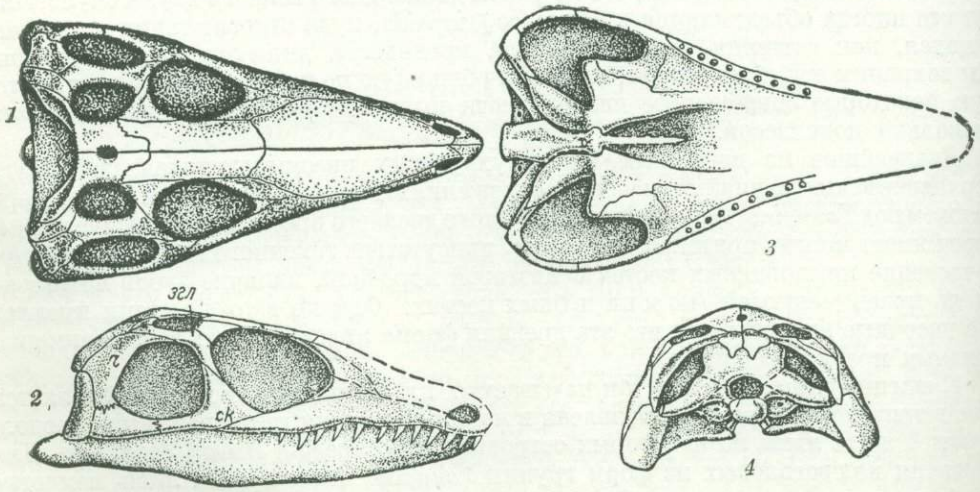



Рис. 564. Череп *Youngina*, примитивного диапсидного из верхней перми.

*1* — вид сверху; *2* — вид сбоку; *3* — вид со стороны нёба; *4* — вид сзади. *згл* — заднеглазничная кость; *ск* — скуловая; *ч* — чешуйчатая. По Ромеру.

митивным, как у юнгины, зубы имеются не только на краевых костях, но и на нёбе, тела позвонков вогнуты и спереди и сзади. Подобно юнгине, *Sphenodon* имеет две височные впадины, чем он отличается от ящериц, у которых костный покров области, расположенной ниже верхней скуловой дуги, является, как мы скоро увидим, сильно редуцированным. Очень характерная черта, отличающая гаттерию и от юнгины и от ящериц, заключается в том, что предчелюстная кость представляет подобие клюва (отсюда и название всей группы).

Гаттерия является мало измененным реликтом весьма древней филогенетической ветви, и по своему строению очень мало, лишь второстепенными особенно-

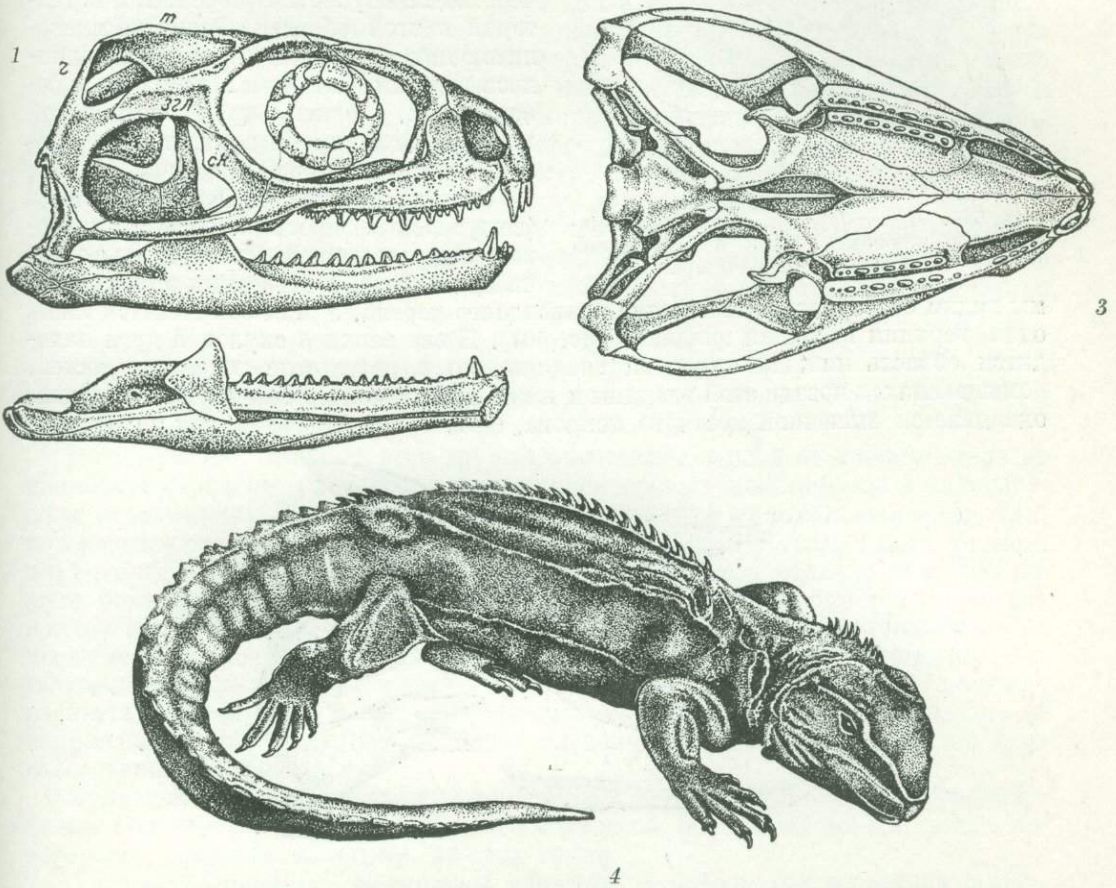



Рис. 565. Ныне живущая гаттерия (род *Sphenodon*).

*1* — череп сбоку; *2* — нижняя челюсть с внутренней стороны; *3* — вид черепа со стороны нёба; *4* — общий вид животного. *згл* — заднеглазничная кость; *ск* — скуловая; *m* — теменная; *ч* — чешуйчатая. По Ромеру (*1, 2, 3*) и Гааке (*4*).

стями, отличается от некоторых юрских клювоголовых. Ветвь эта обособилась от каких-то древних пресмыкающихся группы *Youngina*, вероятно, не позднее начала триаса.

В триасе существовали своеобразно специализированные клювоголовые, называемые ринхозаврами. По своему черепу ринхозавры (рис. 566) в основном довольно близки к гаттерии, но отличаются некоторыми признаками высокой специализации: «клюв» верхней челюсти у них сильно оттянут книзу и лишен зубов, передний конец нижней челюсти отогнут кверху, носовые отверстия слились в одно отверстие. Ринхозавры были приспособлены к раздавливанию твердой пищи и питались, повидимому, моллюсками.

Только что рассмотренная группа дает поучительный пример переживания единственного представителя древней группы, изученная геологическая летопись которой начинается в нижнем триасе и прерывается в нижнем эоцене, где был

встречен один род этой группы. Чем объяснить факт, что гаттерия продолжает существовать, а прочие формы целого отряда клювоголовых известны лишь в ископаемом состоянии, и притом почти все — из мезозоя? Это любопытное явление зависит, несомненно, от изоляции области, в которой живет гаттерия. Новая Зеландия утратила сухопутную связь с другими материками, повидимому, еще в мезозое. На этих островах, до поселения на них человека, не было, повидимому, ни одного млекопитающего (исключая летучих мышей). Отсутствие более совершенных врагов и конкурентов было необходимым условием переживания гаттерий в этой области. Развитие млекопитающих, по всей вероятности, явилось важным фактором вымирания клювоголовых. Факты из геологической истории этой группы могут быть объяснены лишь теорией Дарвина.

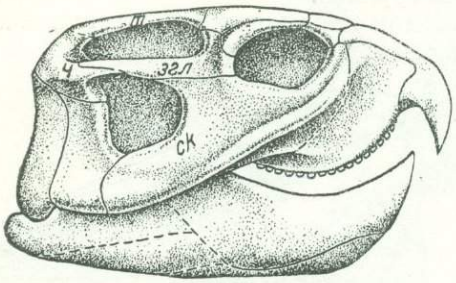



Рис. 566. *Hyperodapedon*, триасовый ринхозавр с клювом. Череп сбоку (длина около 20 *см*). Из Ромера.

Отряд *Squamata*. Отряд *Squamata* (чешуеносных пресмыкающихся) содержит ящериц и змей. Древнейшие формы найдены в юре. У животных этой группы мы видим своеобразное изменение диапсидного черепа. У них сохраняется лишь одна, верхняя височная впадина (рис. 567). Ниже верхней скуловой дуги находится область нижней височной впадины, но в результате редукции костей, помещающихся позади этой впадины и ниже нее, область, лежащая за глазницей, оказывается лишенной костного покрова. Нёбо такого же типа, как у гаттерии.

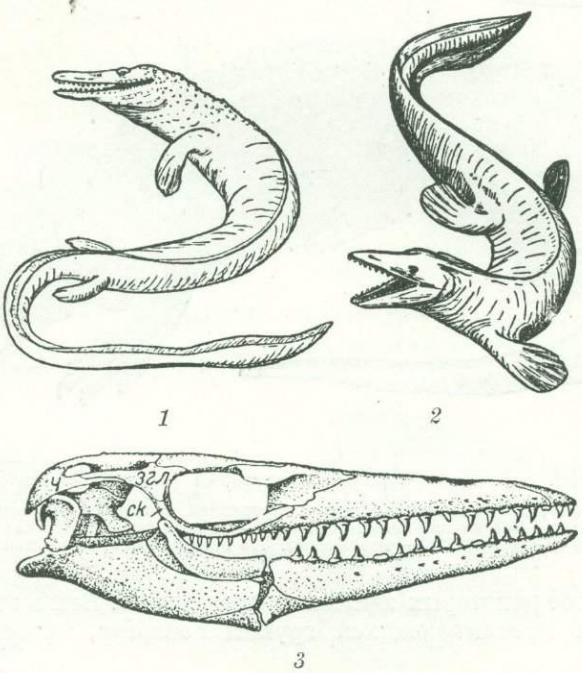



Рис. 567. Мозазавры. Верхний мел.

*1*—реставрация *Nectoportheus*; *2*—реставрация *Clidastes*; *3* — череп *Clidastes*, вид сбоку (длина около 50 *см*). *згл*—заднеглазничная кость; *ск* — скуловая; *ч* — чешуйчатая. Из Берри (*1, 2*) и Ромера (*3*).

Зубы прирастают к костям, а не сидят в ячейках. У большинства форм тела позвонков процельные, — вогнутые спереди и выпуклые сзади, так что выпуклый задний конец тела одного позвонка входит во впадину тела другого позвонка. Таким образом, сочленение между телами позвонков совершеннее, чем у форм, имеющих двояковогнутые тела позвонков.

Вполне возможно, что *Squamata* произошли от очень древних клювоголовых. Переход от диапсидного черепа этих последних к тому состоянию височной области, которое мы видим у ящериц, мог произойти путем редукции тонкой дуги, которая у клювоголовых находится под нижней впадиной.

Своеобразными морскими ящерицами были мозазавры (рис. 567), остатки которых встречаются в верхнемеловых отложениях. Сюда относится род *Mosasaurus*, к которому принадлежат некоторые крупнейшие формы группы, достигавшие длины в 12 *м* и больше, а также другие роды. Эти животные имели длинную голову. Шейный отдел был короткий, туловище и хвост были длинные. Главным органом плавания у них служил хвост, а органами управления — конечности, два проксимальных сегмента которых были сильно укорочены, как это обычно наблюдается у четвероногих, вторично приспособившихся к водному образу жизни. Число фаланг пальцев несколько возросло, но число пальцев не увеличилось. Череп построен в основном так же, как у некоторых примитивных ящериц: посредине нижней челюсти имеется сочленение, которое позволяло животному шире раскрывать пасть и заглатывать крупную добычу. Острые, несколько согнутые зубы, сидящие в ячейках, служили, повидимому, для захватывания рыбы.

Весьма высокоспециализированными формами рассматриваемого отряда являются змеи — самая молодая из групп пресмыкающихся. Древнейшая из известных доныне змей была найдена в нижнем мелу (в неокоме). Змеи утратили конечности, хотя у некоторых форм сохраняются рудименты задней пары ног. Поступательное движение совершается посредством волнообразного изгибания длинного тела. Череп изменился в направлении большей подвижности некоторых из составляющих его элементов, что связано с приспособлением к заглатыванию крупной добычи. Исчезает даже верхняя скуловая дуга.

Геологическая летопись этой группы охватывает период от нижнего мела до настоящего времени, причем большинство ископаемых змей найдено в кайнозойских отложениях. В настоящее время существует, по минимальным подсчетам, не менее двух тысяч видов, относящихся к различным семействам. Таким образом, эта группа, богато представленная в современной фауне, в отличие от подавляющего большинства групп меловых рептилий, не только не потерпела ущерба в конце мела или в начале третичного периода, но даже достигла больших успехов после мезозоя. Почему же она не пострадала в связи с эволюцией и быстрым — в геологическом смысле — расселением млекопитающих в конце мела? Змеи достигли расцвета после мезозоя, в «век млекопитающих» благодаря тому, что ни одно из направлений эволюционного развития млекопитающих не аналогично, по приспособлениям, змеям.

Кроме уже рассмотренных нами форм диапсидных пресмыкающихся, существует еще большое количество групп этого подкласса. Мы познакомимся лишь с некоторыми, наиболее важными, из этих групп.

О т р я д *Crocodilia*. Крокодилы известны в ископаемом состоянии с нижней юры. По общему виду они несколько похожи на ящериц, но во многих отношениях существенно отличаются от этих последних. Длинный, сжатый с боков, хвост является главным органом плавания. Задние ноги длиннее передних. Тело покрыто роговыми щитками и бляшками, под которыми лежат костные пластинки. В черепе произошли значительные изменения, в связи с приспособлением к дыханию во время пребывания животного в воде. Ноздри находятся на кончике длинного рыла, и животное может дышать даже тогда, когда только этот кончик выступает над водой. Но у примитивных наземных позвоночных хоаны находились в передней части рта, — положение, не выгодное для длиннорылого животного, живущего в воде, но дышащего легкими. У крокодилов этот недостаток устраняется путем развития так называемого в т о р и ч н о г о н ё б а, т. е. костной перегородки, которая разделяет первоначальную полость рта на верхний отдел, или носоглоточный проход, через который проходит вдыхаемый воздух, и нижний — вторичную полость рта (рис. 568, а также рис. 569). Это вторичное нёбо образуется предчелюстными, челюстными и нёбными костями (рис. 569), а у новейших форм крыловидные кости сомкнулись по срединной линии и образовали продолжение вторичного нёба. Таким образом возникли новые хоаны, которые помещаются на заднем конце носоглоточного прохода.

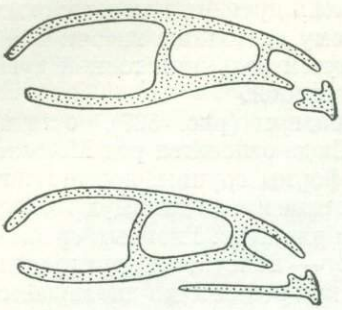


Рис. 568. Схематические продольные разрезы черепов рептилий, поясняющие развитие вторичного нёба.

Вверху—форма с примитивным положением хоан, т. е. не имеющая вторичного нёба; близ переднего конца черепа (в правой части рисунка) мы видим наружное носовое отверстие (наверху) и хоану (внизу). Внизу—форма, отличающаяся от предыдущей присутствием вторичного костного нёба; в связи с этим хоаны находятся значительно дальше от переднего конца черепа, чем в предыдущем случае. По Шмальгаузену.

В средне- и верхнеюрскую эпоху, а также в начале мела, существовали морские крокодилы. Из них назовем род *Geosaurus* (верхняя часть верхней юры), представители которого имели до 2 *м* в длину. Наружный панцырь отсутствовал, конечности сильно видоизменились и развились в ласты; передние конечности были короче задних (рис. 570). Главным органом плавания был хвост, развившийся в хвостовой плавник, в котором позвоночник был отклонен вниз, как у ихтиозавров. Геозавр и его родичи были нередки в морях верхней юры, а последний представитель этой группы найден в неокоме (нижний мел).

О т р я д *Pterosauria* (л е т а ю щ и е я щ е р ы). Эти диапсидные рептилии встречаются от нижнего лейаса до верхнего мела (недавно было опубликовано сообщение о находке остатков летающих ящеров в пермских отложениях). Остатки птерозавров встречаются в морских отложениях, вместе с остатками рыб, ихтиозавров, плезиозавров и мозазавров. Передние конечности были развиты в большие перепончатые крылья. Кожная перепонка каждого крыла поддерживалась одним, чрезвычайно

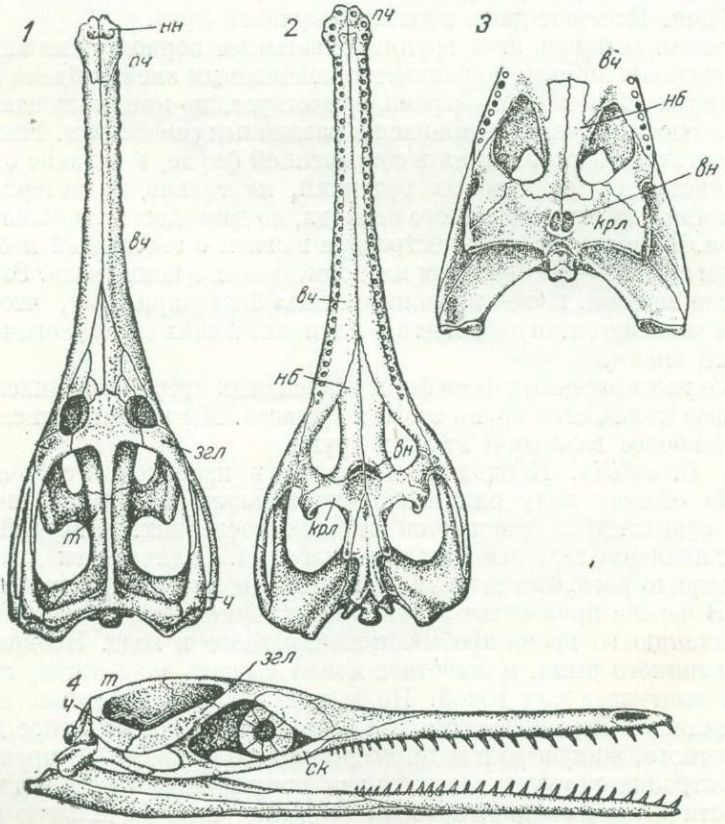



Рис. 569. Черепа крокодилов.

*1* — череп юрского *Steneosaurus* сверху; *2* — то же снизу (длина черепа около 75 *см*); *3* — часть нёба эоценового *Crocodilus affinis*, изображенная для того, чтобы показать перемещение внутренних носовых отверстий назад; *4* — череп юрского морского крокодила *Geosaurus*, (длиною около 38 *см*). *вн*—внутреннее носовое отверстие; *вч* — верхнечелюстная кость; *згл* — заднеглазничная; *крл* — крыловидная; *нб* — нёбная; *нн* — наружное носовое отверстие; *пч* — предчелюстная; *ск* — скуловая; *т* — теменная; *ч* — чешуйчатая. По Ромеру.

удлиненным и утолщенным последним пальцем (мизинцем). Остальные три пальца были маленькие, с когтями на концах. Многие кости были полые и легкие, как у птиц. Для прикрепления главных мускулов крыла служила очень большая грудина.

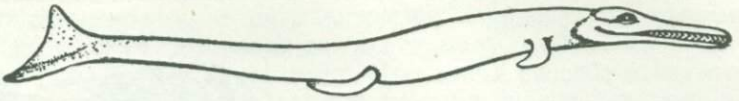


Рис. 570. Морской крокодил *Geosaurus*. Из Лолла.

Птерозавры делятся на два подотряда: *Rhamphorhynchoidea* и *Pterodactyloidea*. Первый, более примитивный, представлен в юре. Формы этого подотряда имели длинный хвост, у них обычно были хорошо развиты зубы. Задние ноги были пятипалые. Типичным родом этого подотряда является верхнеюрский *Rhamphorhynchus* (рис. 571), сохранявший очень длинный, тонкий хвост с расширенной лопастью на конце.

Подотряд *Pterodactyloidea* содержит формы, встречающиеся от верхней юры до верхнего мела. Хвост у них был сильно укороченный, рудиментарный. Пятый палец (мизинец) задней ноги подвергся сильной редукции. Зубной аппарат у многих был значительно ослаблен, и зубы сохранялись лишь в передних частях челюстей. У некоторых форм зубы совершенно отсутствовали.

Род *Pterodactylus* (верхняя юра) уже обнаруживает некоторые признаки редукции зубного аппарата (рис. 572[1]). Представители этого рода были маленькими птерозаврами, в некоторых случаях не больше воробья. К этому же отряду относится род *Pteranodon* (верхний мел), представители которого были крупнейшими из летающих животных всех времен, достигали 8 *м* в размахе крыльев (рис. 572[2]). Такой птерозавр мог бы одним крылом покрыть любую из крупных летающих птиц нашего времени.

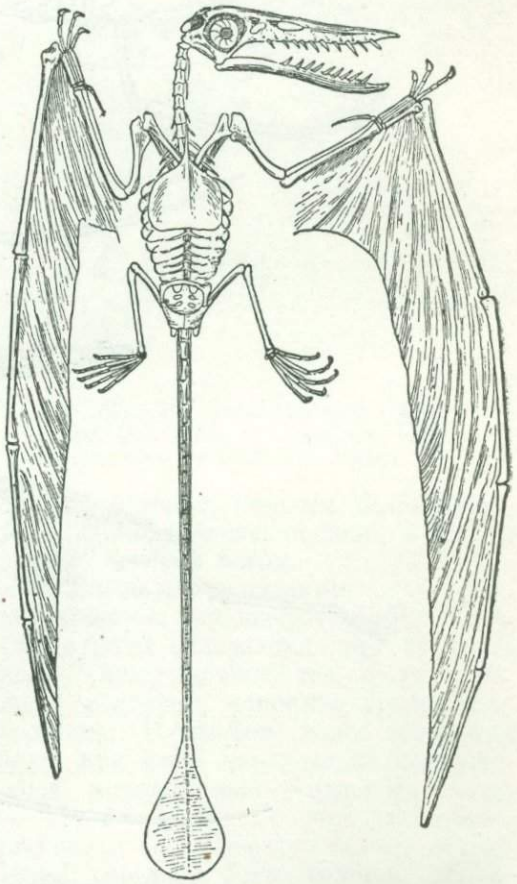
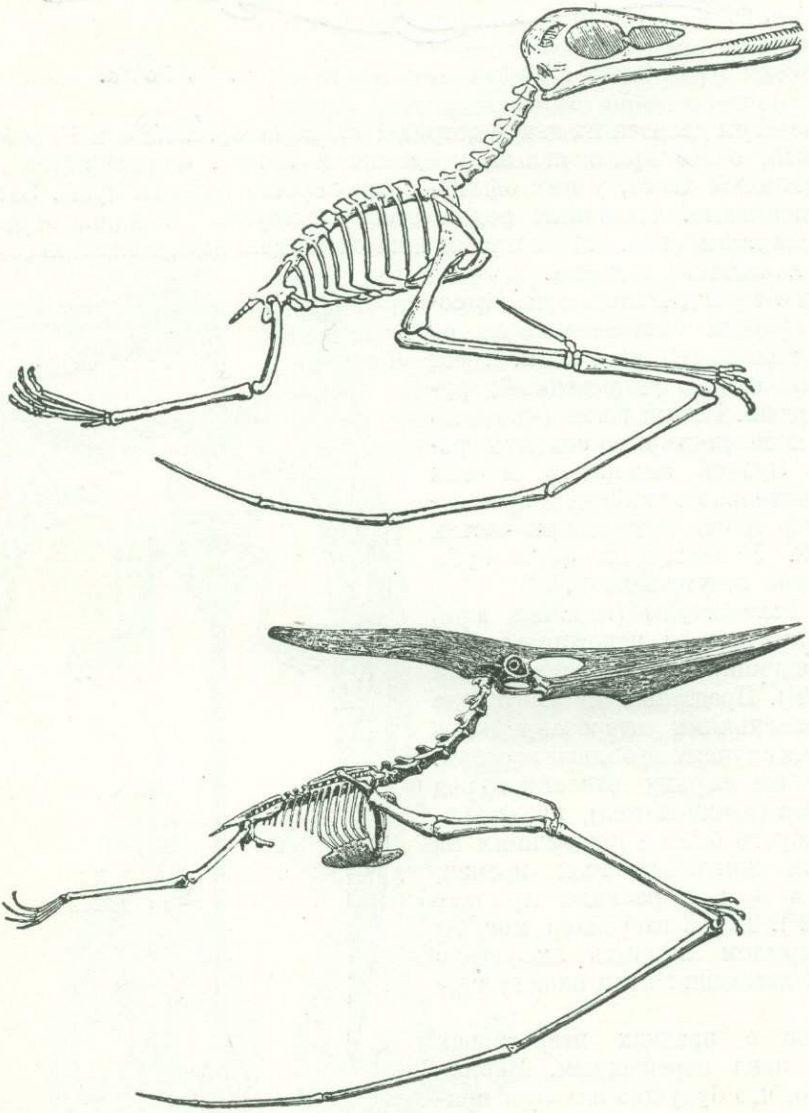


Рис. 571. *Rhamphorhynchus*, длиннохвостый юрский птерозавр. × 1/4. Из Уиллистона.

Вопрос о предках птерозавров остается пока нерешенным. Вполне возможно, что будущие находки примитивных форм дадут нам ключ к изучению происхождения летающих ящеров, к выяснению первых этапов приспособления рептилий к летанию с помощью перепончатых крыльев.

Птерозавры исчезают из геологической летописи еще до окончания мелового периода, примерно в середине верхнего мела. Их вымирание, без сомнения, зависело от процесса распространения гораздо более совершенных летающих позвоночных — птиц. Помимо общих преимуществ класса птиц над классом пресмыкающихся, к которому принадлежат птерозавры, надо иметь в виду еще несовершенство органов летания этих последних. В самом деле, перепонка у них поддерживалась лишь одним пальцем. За отсутствием в такой перепонке внутренних опорных элементов сравнительно небольшое повреждение ее могло погубить

крыло, а вместе с ним и животное. Птица же может потерять несколько перьев и не утратить способности летать. Даже крыло летучей мыши, поддерживаемое несколькими пальцами, а не одним, является в этом отношении гораздо более надежным органом, чем крыло птерозавра. Нет ничего удивительного в том, что летающие ящеры были побеждены во многих отношениях более совершенными птицами.



2

Рис. 572. Представители *Pterodactyloidea*.

*1* — *Pterodactylus*, небольшой короткохвостый юрский птерозавр; *2* — *Pteranodon*, гигантский меловой птерозавр. Максимальный размах крыльев составляет 7,5—8 *м*. По Уиллистону (*1*) и Итону (*2*).

Динозавры. Теперь мы перейдем к рассмотрению тех наземных мезозойских пресмыкающихся, которые известны под названием динозавров. Эти животные были так широко распространены в мезозое, начиная от верхней части триаса, что мезозойская эра называется иногда веком динозавров.

Многие палеонтологи, изучающие динозавров, находят, что эти отряды не ближе друг к другу, чем к некоторым другим отрядам рептилий, например к крокодилам; отсюда делается вывод, что термин «динозавры» уже не может употре-

бляться как наименование определенной таксономической единицы естественной класеификации пресмыкающихся. Динозавры характеризуются некоторыми морфологическими чертами: незначительными размерами мозговой полости черепа, диапсидным типом черепа, наличием так называемой предглазничной впадины между глазницей и носовым отверстием (рис. 580), зубами, сидевшими в особых ямках, а также некоторыми морфологическими признаками, связанными с хождением на двух ногах, которое было, повидимому, свойственно всем древнейшим и наиболее примитивным динозаврам. При таком способе передвижения задние конечности несут всю тяжесть тела, а поэтому значительно усиливается связь тазового пояса с позвоночником, подвздошная кость соединяется обычно с четырьмя или даже с пятью крестцовыми позвонками. При двуногом хождении ноги, конечно, не могут быть растопыренными в стороны, они в значительной степени выпрямились и направлены от таза прямо вниз, к земле. При стоянии на задних ногах часть тела, расположенная впереди тазового пояса и более или менее наклоненная, уравновешивается длинным и мощным хвостом, который, та-

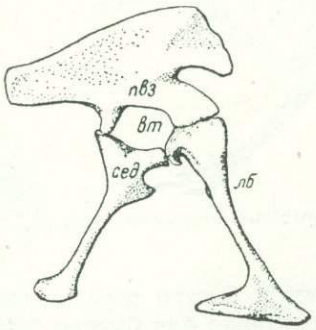



Рис. 573. Таз ящеротазового динозавра (*Allosaurus* из *Theropoda*).

*вт* — вертлужная ямка; *лб* — лобковая кость; *пвз* — подвздошная; *сед* — седалищная. Из Ромера.

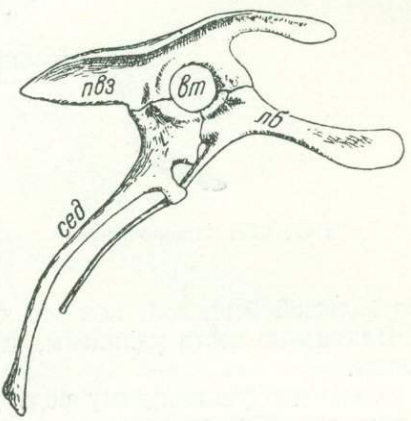



Рис. 574. Таз птицетазового динозавра *Iguanodon*. Объяснения букв см. под рис. 573. По Абелю.

ким образом, является важным балансирующим органом. Впрочем, даже у древнейших динозавров «двуногость» была развита в различной степени, а многие более новые формы вернулись к хождению на четырех ногах.

Все рода динозавров распределяются между двумя отрядами.

Один из этих отрядов носит название *Saurischia*, или ящеротазовых, а другой — *Ornithischia*, или птицетазовых. Эти отряды отличаются друг от друга прежде всего по характеру тазового пояса. У ящеротазовых таз, в основном, мало отличается от таза многих других рептилий, например крокодилов, и имеет, как говорят, трехлучевое строение. В тазовом поясе завриских (рис. 573) подвздошная кость тянется более или менее параллельно позвоночнику, лобковая направлена наискось вперед, а седалищная — наискось назад.

Тазовый пояс орнитисхий (рис. 574) нередко называют четырехлучевым. В нем более или менее утолщенная подвздошная кость нередко бывает сильно вытянута, а лобковая состоит из двух ветвей: передней, более толстой, направленной вперед, и задней, более тонкой, тянущейся вниз и назад параллельно седалищной кости. Такой таз несколько напоминает таз птиц (отсюда и название отряда).

Отряд *Saurischia* (ящеротазовые). Представители этого отряда известны от верхнего триаса до верхнего мела. Примитивные ящеротазовые были «двуногими», т. е. ходили на задних ногах. Почти все представители отряда имели зубы на всем протяжении челюстей. Древнейшие формы были хищными, но впоследствии некоторые перешли к травоядному питанию и вернулись к четвероногому способу хождения. У хищных форм были, очевидно, мощные когти, на что указывают сжатые с боков и изогнутые конечные фаланги. Все хищные динозавры относятся к отряду ящеротазовых.

Одним из примитивных родов ящеротазовых является верхнеюрский род *Compsognathus* (рис. 575), величиной с кошку. Близкие к нему формы были найдены в верхнетриасовых отложениях. Компсогнатус был подвижным «двуногим» хищником. Многие кости были полые. Бедреная кость у него была несколько

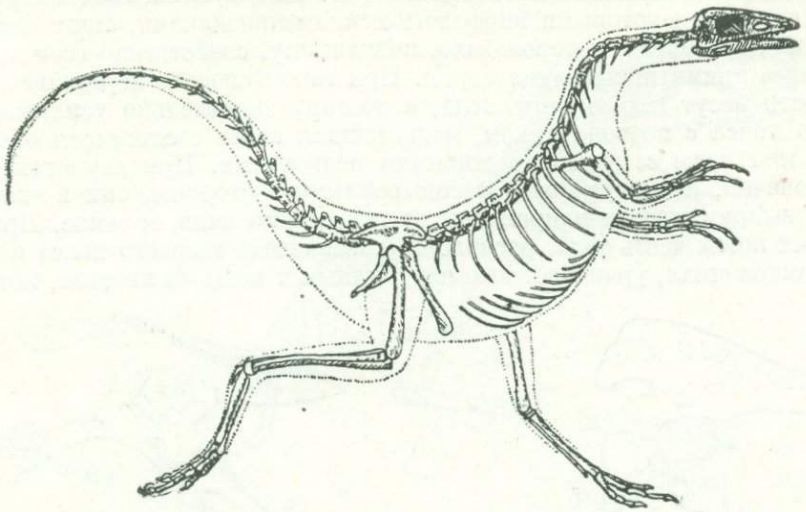


Рис. 575. Ящеротазовый динозавр *Compsognathus*. Верхняя юра. По Гейльманну.

короче большой берцовой, как это обычно бывает у быстро передвигающихся форм. Плюсневые кости удлинены, что также характерно для быстро бегающих животных.

К только что упомянутому роду довольно близок верхнемеловой род *Struthiomimus* (рис. 576), по величине и по общему виду немного напоминающий страуса. Этот ящеротазовый динозавр имел маленькую голову, длинную шею и длинные, тонкие задние ноги, похожие на ноги бегающей птицы. На задних ногах было по три пальца. Три плюсневые кости были сильно удлинены, и, таким образом, длина задних ног значительно возросла. Передние ноги были довольно длинные, с тремя пальцами; они могли служить органами хватания. Своеобразной особенностью этих динозавров было полное отсут-

Рис. 576. *Struthiomimus*, меловой, страусоподобный динозавр из отряда *Saurischia*. Высота около 1,5 *м*. По Осборну.

ствие зубов. Полагают, что эти подвижные, быстро бегавшие животные питались яйцами. При таком специализированном способе питания они не нуждались в зубах, а хватательные передние конечности («руки») нужны были им для таскания яиц из гнезд других яйцекладущих рептилий, которых в те времена было очень много.

Из крупных хищников назовем верхнемеловой род *Tyrannosaurus* (рис. 577) Эти животные достигали 14 *м* в длину и были самыми крупными из всех плото-

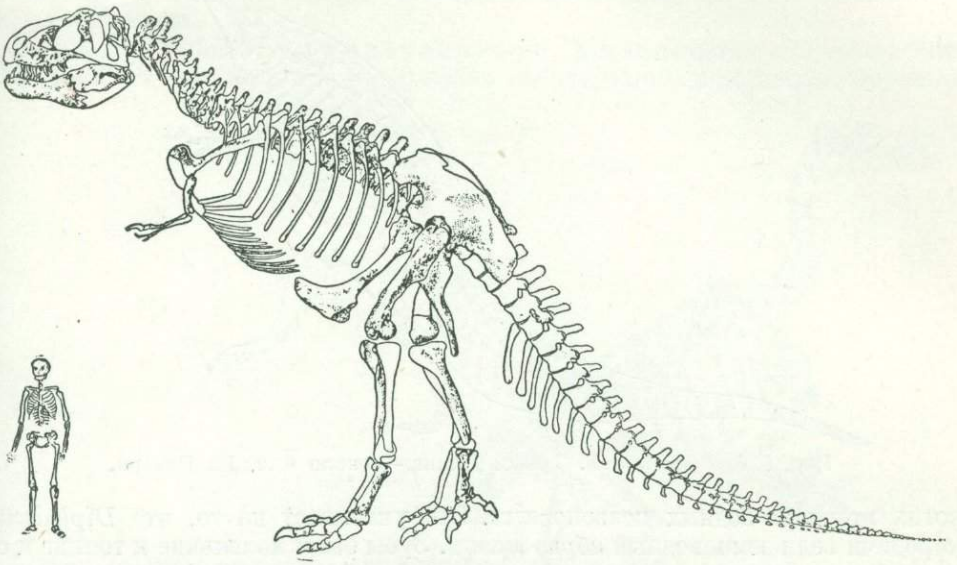


Рис. 577. *Tyrannosaurus rex*. Верхний мел. Слева, для сравнения, помещен скелет человека, изображенный в том же масштабе. По Осборну.

ядных животных, когда-либо живших на суше. Череп был очень большой, а в челюстях сидели большие ножевидные зубы с зазубренными краями. Передние конечности были чрезвычайно малы. Задние, наоборот, были массивны, причем плюсневые кости имели умеренную длину.

В отличие от только что рассмотренных форм, многие другие заврисхии вернулись к четвероногому способу передвижения. Некоторые триасовые формы, — у которых плюсневые кости не испытали значительного удлинения, характерного, например, для компсогнатуса и его более древних родичей, — иллюстрируют одну из ранних стадий эволюции в сторону «четвероногости». Такими формами являются *Anchisaurus* (рис. 578), из триасовых отложений Северной Америки, и *Plateosaurus* (рис. 579), из верхнего триаса Германии. У этих форм передние ноги были сравнительно мало укороченные и довольно массивные, и вполне возможно, что такие животные, будучи в основном «двуногими», все же иногда ходили на четырех ногах.

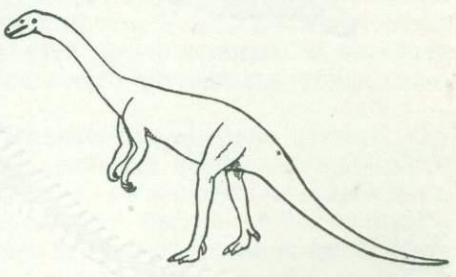


Рис. 578. *Anchisaurus*. Верхний триас. $\times$ $^1/_{24}$. Из Берри.

От подобных форм произошли группы «четвероногих» травоядных ящеротазовых юры и мела. Некоторые представители этой группы являются крупнейшими из всех наземных животных, ископаемых и современных. Характерным представителем этой группы является род *Diplodocus* (верхняя часть верхней юры), достигавший в длину, от головы до кончика хвоста, более 25 *м* (рис. 580). Это животное имело необыкновенно маленькую голову, длинную шею, массивное туловище, очень длинный хвост и столбовидные толстые ноги. В черепе имеются большие височные впадины и предглазничные ямки. Мозговая полость

черепа характеризуется крайне ничтожной величиной. Ноздри были отодвинуты далеко назад: они находились между глазами на верхушке черепа. Такое положение наружных носовых отверстий, как мы уже знаем, наблюдается у

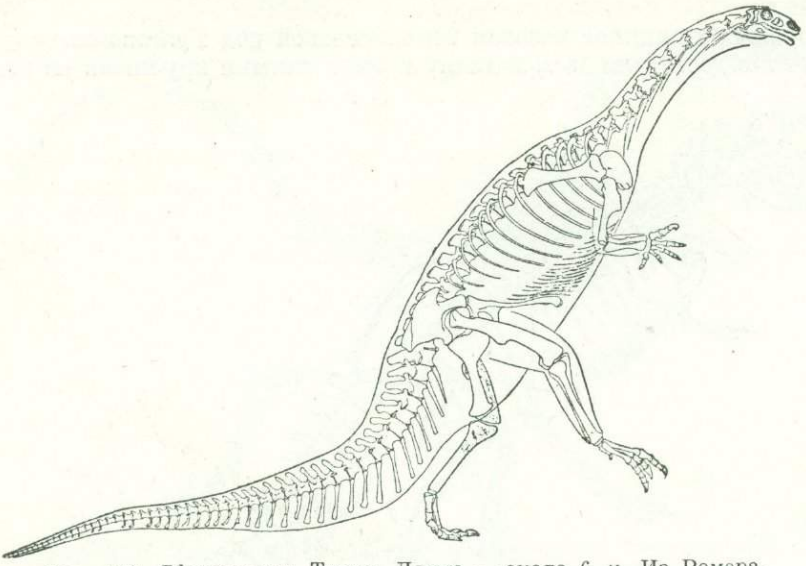
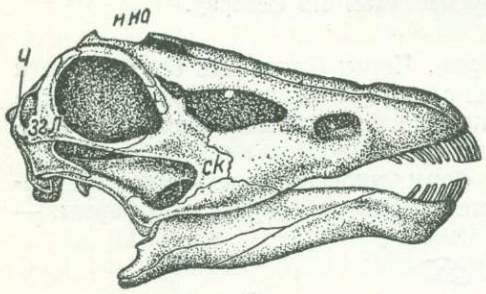
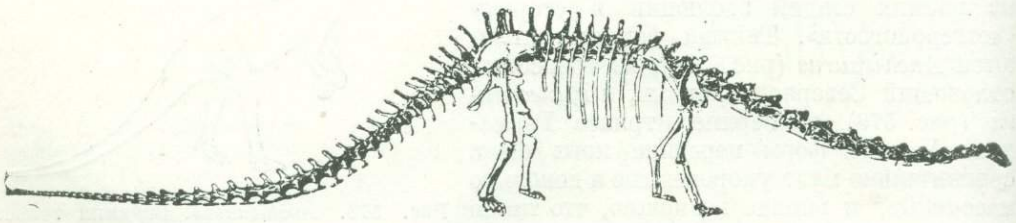


Рис. 579. *Plateosaurus*. Триас. Длина — около 6 *м*. Из Ромера.

многих вторично-водных позвоночных. Это указывает на то, что *Diplodocus* и его родичи вели земноводный образ жизни. Зубы были маленькие и тонкие и служили, быть может, для захватывания мягкой водной растительности. Передние шейные позвонки, так же как и задние из хвостовых, были малы, но ближе к туловищу, и в области туловища тела позвонков достигали огромных размеров. Характерно, что в области таза находилось расширение спинного мозга, которое было в несколько раз объемистее всего головного мозга. Углубления, существовавшие в телах и дугах позвонков, значительно уменьшали их вес. Задние ноги, несшие бо́льшую часть тяжести огромного тела, тянулись от таза почти прямо вниз. Передние




*2*



*1*

Рис. 580. *Diplodocus*. Верхняя юра.

*1* — скелет (длина — свыше 25 *м*); *2* — череп сбоку; *згл* — заднеглазничная кость; *нно* — наружные носовые отверстия; *ск* — скуловая кость; *ч* — чешуйчатая. Из Ромера.

ноги были короче задних. Пястные и плюсневые кости были короткие. Несмотря на наличие массивных конечностей, животным, обладавшим столь грузным телом, было, вероятно, нелегко ходить по земле, и они, повидимому, жили преимущественно в воде — в болотах и различных пресноводных водоемах, лишь изредка вылезая на твердую землю.

Формы, довольно близкие к только что описанной, встречаются и в меловых отложениях. К концу мела ящеротазовые исчезают из геологической летописи. Мы не знаем, когда они окончательно вымерли, но, согласно имеющимся у палеонтологов данным, исчезновение их произошло не одновременно на всех материках. Так, например, травоядные «четвероногие» ящеротазовые очень редко встречаются в меловых отложениях Северной Америки, но гораздо обильнее представлены в странах южного полушария, где они, по предположению некоторых палеонтологов, были обычными наземными животными на протяжении всего мелового периода.

Отряд *Ornithischia* (птицетазовые). Характеристику тазового пояса орнитисхий мы уже дали в начале раздела, посвященного динозаврам. Формы, от-

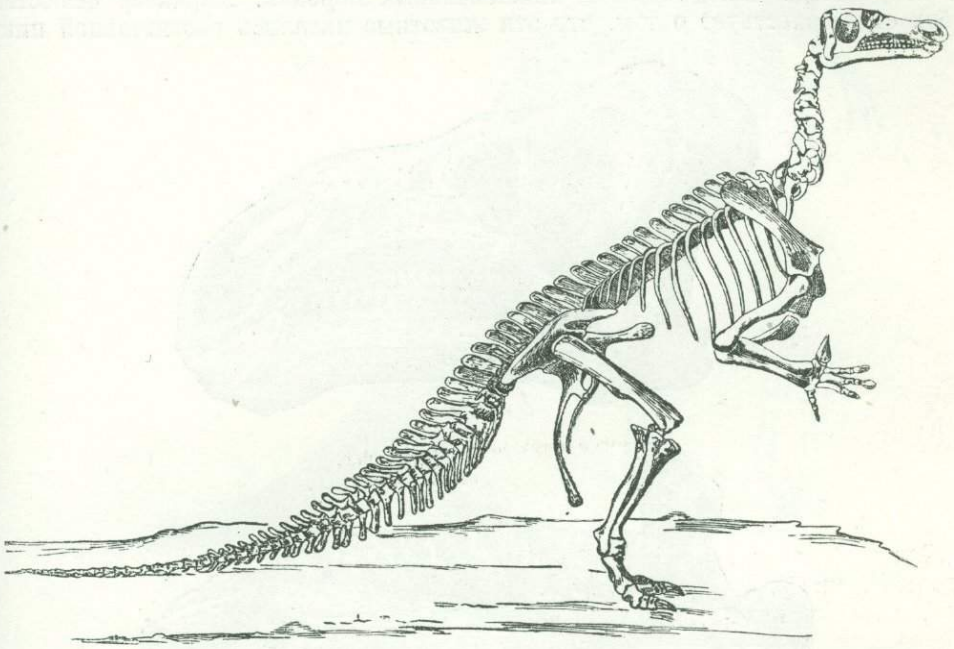


Рис. 581. *Iguanodon*. Нижний мел. Длина — около 10 *м*. По Долло и Боасу.

носящиеся к этому отряду, травоядные. Зубы у них были травоядного типа—тесно сидящие, тонкие, плоские, с мелко зазубренным краем. У подавляющего большинства птицетазовых в передней части челюстей зубов не было. В передней части нижней челюсти была особая предзубная кость, которая выступала наподобие клюва (см. рис. 586).

Птицетазовые получают широкое распространение значительно позднее, чем ящеротазовые. В верхнетриасовых отложениях найдены неудовлетворительной сохранности обломки костей, которые, быть может, принадлежали древнейшим птицетазовым. Сведения о птицетазовых динозаврах юры в общем довольно скудны, но в меловых отложениях эта группа представлена многочисленными и разнообразными формами.

К числу наилучше изученных форм относится род *Iguanodon* из нижнемеловых отложений (рис. 581). В Бельгии было открыто местонахождение этих ископаемых животных, в котором были раскопаны скелетные остатки 29 особей. Большинство этих скелетов прекрасно сохранилось. Это была самая замечательная из всех находок динозавров в Европе. Длина самых крупных особей достигала не менее 10 *м*. Этот большой «двуногий» динозавр имел сравнительно короткую шею и длинный, сжатый с боков, хвост. Позвоночник состоял из 10 шейных позвонков, 18 грудных и поясничных, 4—6 сросшихся крестцовых и около 50 хвостовых. Голова держалась под почти прямым углом к позвоночнику. В черепе (рис. 582) были небольшие предглазничные ямки и большие отверстия для ноздрей. Передние части обеих челюстей не несли зубов, и при жизни были,

несомненно, покрыты роговым слоем, образуя своего рода клюв. Многочисленные лопатовидные зубы, зазубренные вдоль переднего и заднего края, служили для жевания растительной пищи (рис. 582[2]). Нижняя челюсть имеет высокий венечный отросток. Передние ноги были значительно меньше задних и имели по пяти пальцев, из которых первый имел толстую конечную фалангу с заостренным концом и служил, быть может, для нанесения ударов врагам, например— хищникам, нападавшим на игуанодонов. Животные эти были пальцеходящими, т. е. ходили на пальцах задних ног. На каждой ноге было по три функционировавших пальца (второй, третий и четвертый). Первый палец был представлен лишь рудиментарной плюсневой косточкой, а пятый совершенно исчез.

«Двуногий» способ передвижения этих животных подтверждается следами их ног, иногда находимыми в нижнемеловых породах. Характер челюстей и зубов свидетельствует о том, что эти животные питались растительной пищей,

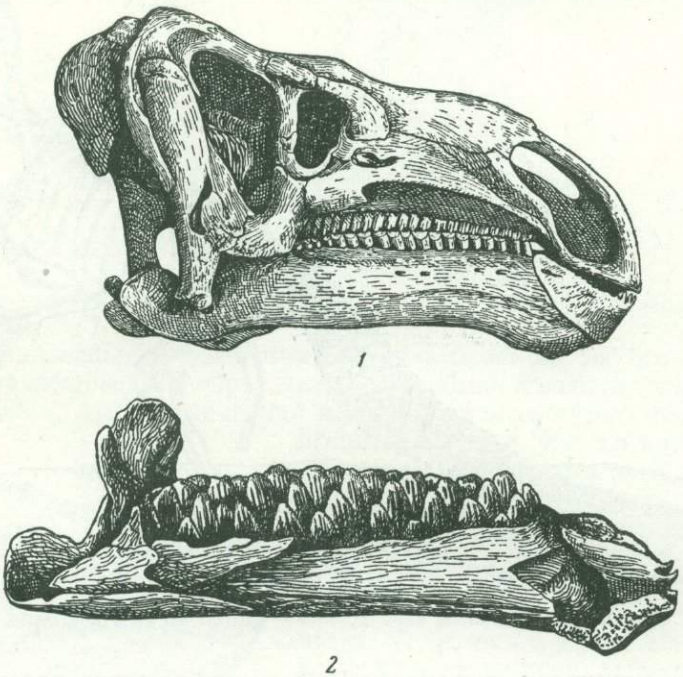


Рис. 582. Череп и зубы *Iguanodon bernissartensis*. Нижний мел.

*1* — череп сбоку; *2* — нижняя челюсть с внутренней стороны
По Долло и Абелю.

требовавшей пережевывания. Развитие венечного отростка нижней челюсти свидетельствует об усилении мускулов, производивших жевательные движения челюсти. Это указывает на то, что игуанодоны питались сравнительно жесткой наземной растительностью. Поскольку они были довольно высокими «двуногими» животными, можно думать, что они своими «клювами» обрывали листву высокоствольных наземных растений, держась передними ногами за ствол.

Игуанодоны изучаются палеонтологами с двадцатых годов прошлого века. Когда зубы этих динозавров были впервые присланы для определения Ж. Кювье, то этот ученый решил, что они представляют собой передние зубы (резцы) носорога. После этого Кювье получил для изучения некоторые кости игуанодонов; эти кости он принял за кости гиппопотама. Впоследствии знаменитый палеонтолог признал ошибочность этих первых определений. Рассматриваемый род получил название *Iguanodon* по некоторому сходству его зубов с зубами ныне живущей тропической ящерицы *Iguana*.

На игуанодонов по внешнему виду очень похожи верхнемеловые птицетазовые динозавры рода *Trachodon* (рис. 583 и 584). Это были «двуногие» животные с длинным и плоским черепом. Передние части челюстей, лишенные зубов, пред-

ставляют подобие утиного клюва, а поэтому формы группы *Trachodon* иногда называются утконосыми динозаврами. Весьма своеобразно был построен зубной аппарат (рис. 584), расположенный позади «клюва». В каждой половине челюсти

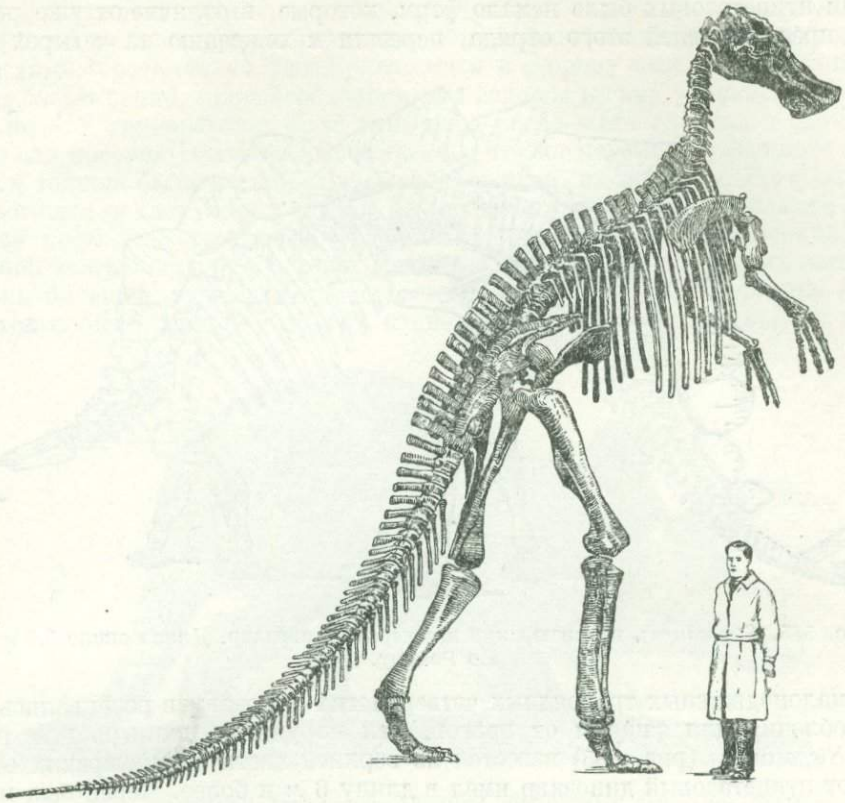


Рис. 583. *Mandschurosaurus amurensis*. Верхнемеловой утконосый динозавр, найденный в СССР, на р. Амуре. По Рябинину.

траходонт имел много параллельных продольных рядов зубов, тесно прижатых друг к другу. Общее число зубов у одной особи доходило до двух тысяч, кроме зубов, которое были ранее изношены и выпали. По мере изнашивания зубов они замещались запасными зубами, готовыми к работе. Передние ноги были значительно короче задних и имели по четыре пальца (первый палец отсутствовал). Задние ноги имели по три пальца, которые оканчивались копытами. Было найдено несколько ископаемых с хорошо сохранившимися отпечатками кожи; эти окаменелости представляют собой частично или более или менее полно сохранившиеся наружные ядра особей, которые, повидимому, высохли и мумифицировались до покрытия их осадками. Изучение таких образцов показало, что кожа была покрыта бесчисленными мелкими чешуями. Кроме того, выяснилось, что между пальцами передних ног была кожная перепонка. Такая же перепонка существовала, вероятно, и между пальцами задних ног. Это указывает на земноводный образ жизни траходонтов, которые, очевидно, хорошо плавали; длинный и мощный хвост был, повидимому, хорошим органом поступательного движения в воде. Таким образом, этот динозавр был приспособлен и к наземной, и к водной жизни.

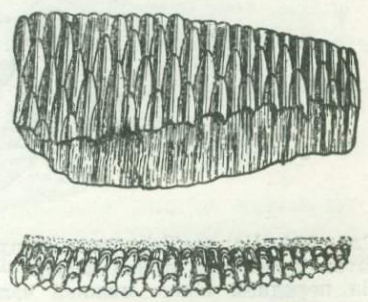


Рис. 584. Функционирующие и запасные зубы *Trachodon breviceps*. Верхний мел.

*1* — с внутренней стороны (со стороны языка); *2* — со стороны жевательной поверхности. × 1/4. По Маршу.

Представители *Trachodon* и близких к нему родов были широко распространены в верхнемеловую эпоху, в конце которой они, однако, исчезают из геологической летописи.

Среди птицетазовых было немало форм, которые, в отличие от уже рассмотренных представителей этого отряда, перешли к хождению на четырех ногах.

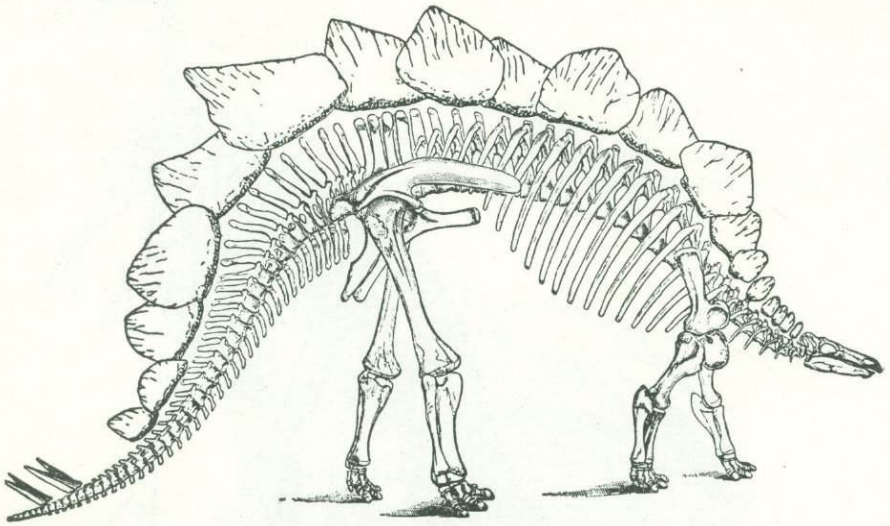


Рис. 585. *Stegosaurus*, верхнеюрский панцырный динозавр. Длина около 5,5 *м*. По Ромеру.

У этих малоподвижных травоядных четвероногих динозавров развивались такие приспособления для защиты от врагов, как наружный панцырь или рога.

Род *Stegosaurus* (рис. 585) известен из верхней части верхнеюрских отложений. Этот птицетазовый динозавр имел в длину 6 *м* и более. Череп был маленький и плоский. Передние ноги были значительно короче задних. Позвоночник был дуговидно изогнут. На всем протяжении шеи, туловища и хвоста, за исключением небольшого дистального отдела этого последнего, тянулись два параллельных друг другу ряда чередующихся костных пластин, которые почти вертикально выступали над верхней стороной тела. Пластины не соединялись с какими-либо лежащими глубже костными элементами и имели утолщенные основания, которыми, они, повидимому, углублялись в необыкновенно толстую кожу. Самые большие пластины находились как раз над основанием хвоста, а кпереди и кзади от этого места пластины постепенно уменьшались. Дистальный отдел хвоста нес две пары длинных костных шипов. То обстоятельство, что передние ноги были сильно укорочены, говорит за происхождение стегозавров от «двуногих» форм. Головной мозг имел совсем крошечные размеры. Вес его у этого животного по крайней мере в пятьдесят раз меньше, чем головной мозг слона, который представляет собой менее крупное животное, чем стегозавр.

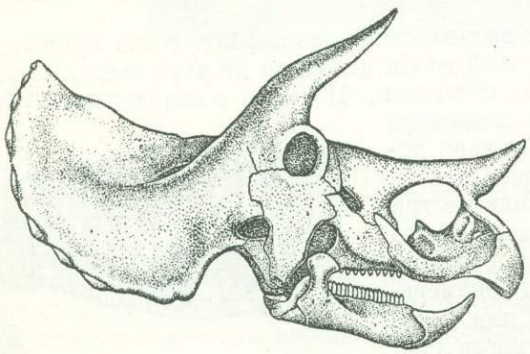


Рис. 586. Череп *Triceratops*, верхнемелового рогатого динозавра (длина черепа — около 1,75 *м*). На переднем конце нижней челюсти — клювовидная презубная кость. По Ромеру.

Весьма своеобразную группу составляют рогатые динозавры верхнего мела. Одним из типичных представителей этой группы является род *Triceratops* (рис. 586 и 587), из верхней части верхнемеловых отложений. У представителей этого

рода длина тела достигала 6 *м*. Это было большое, грузное животное, ходившее на четырех ногах, с большой головой и короткой шеей. По общему виду оно несколько напоминает носорога. Весьма своеобразно построен череп. Длина его составляет почти треть длины всего животного. Это зависит прежде всего от присутствия особого костного «воротника», образованного теменными и чешуйчатыми костями, чрезвычайно расширившимися в сторону шеи. Этот костный покров был, несомненно, приспособлением для защиты весьма уязвимого места, — области шеи. У трицератопса была одна пара рогов выше глазниц и один меньший рог над носовой областью. Естественно, что по мере эволюционного развития рогов должна была расширяться крыша черепа, их несущая. Рога были покрыты роговым чехлом, как у быков. В передней части верхней челюсти имеется особая кость, называемая ростральной, которая вместе с лишенной зубов предзубной костью образует «клюв». Несмотря на то, что череп у этих животных был очень большой, мозговая полость его была очень мала. Передние ноги у трицератопса были, как и у других птицетазовых, значительно короче задних

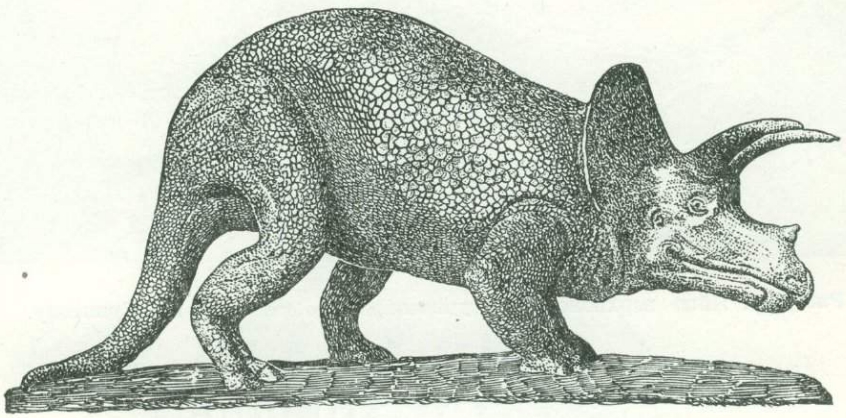


Рис. 587. *Triceratops elatus*, реставрация животного. По Джильмору.

и имели по пять пальцев; на задних ногах было по четыре пальца. Пальцы оканчивались копытами.

Другие роды этой группы отличаются от трицератопса по характеру и по числу рогов, по особенностям «воротника» и по другим признакам. В верхнемеловых отложениях Монголии были обнаружены остатки примитивного родича рогатых динозавров, который еще не имел рогов, но у которого уже был хорошо развитый «воротник». Вместе с остатками взрослых и юных особей этой формы, получившей название *Protoceratops*, были найдены также остатки яиц этих животных (рис. 588). Скорлупа яиц протоцератопса оказалась очень близкой по своему строению к скорлупе птичьих яиц.

Птицетазовые, как и ящеротазовые, не известны в отложениях моложе мезозоя.

**Подкласс Synapsida**. Пресмыкающиеся этого подкласса иногда называются з в е р о п о д о б н ы м и; это название указывает на их сходство с млекопитающими, которые, как мы скоро увидим, представляют собою одну из ветвей этой группы рептилий. Синапсиды — очень древняя группа. Древнейшие из найденных форм происходят из верхнего карбона. Большинство рептилий, найденных в пермских отложениях, относится к этому подклассу. В течение триаса синапсиды постепенно вымирают, и в конце этого периода они совершенно исчезают из геологической летописи.

Для этого подкласса характерно присутствие одной, нижней височной впадины (заднеглазничная и чешуйчатая кости смыкаются над нею). Такой, синапсидный тип черепа ни в одной из остальных групп пресмыкающихся не наблюдается. Впрочем, у многих форм впадина эта, увеличиваясь, распространяется до теменной кости. Наиболее примитивные формы были, повидимому, плотоядными. Многие формы имеют диференцированную зубную систему, представлен-

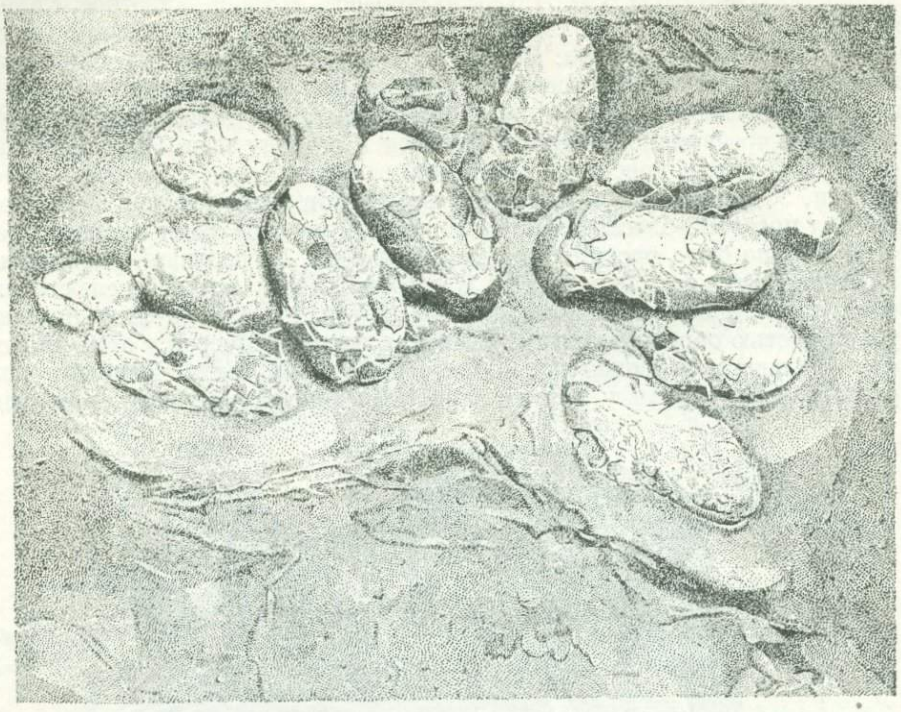
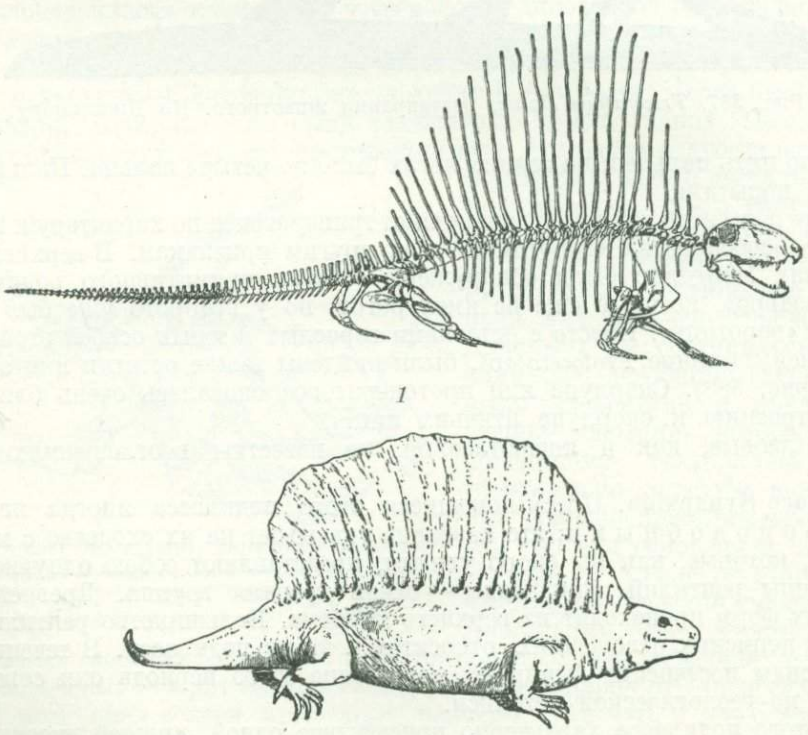


Рис. 588. Яйца верхнемелового динозавра *Protoceratops*. По Суинтону.



*1*

*2*

Рис. 589. Нижнепермские звероподобные рептилии с длинными верхними остистыми отростками.

*1* — скелет плотоядного *Dimetrodon* (длина около 2 *м*); *2* — *Edaphosaurus cruciger*, реставрация животного (длина около 2 *м*). По Ромеру (*1*) и Лоллу (*2*).

ную зубами нескольких типов, приближаясь в этом отношении к млекопитающим. Прослеживая эволюцию синапсид, можно заметить процесс совершенствования четвероногого способа хождения; среди этих животных мы не знаем «двуногих».

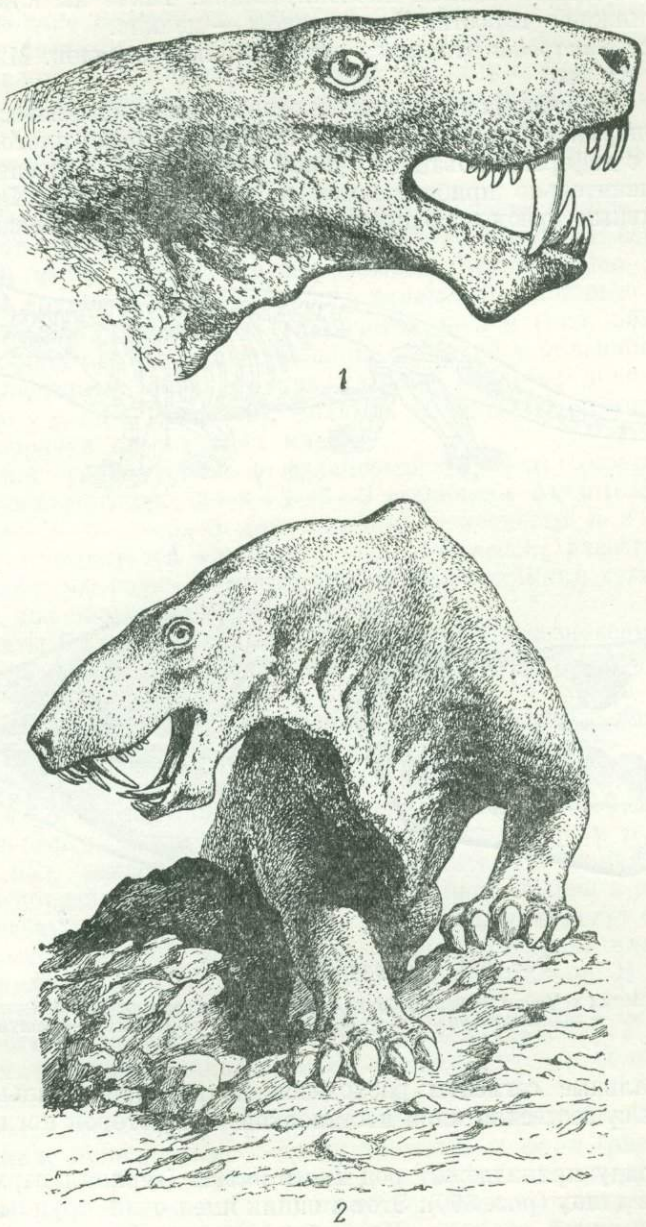


Рис. 590. *Inostrancevia Alexandri*. Верхняя пермь.

*1* — реставрация головы; *2* — реставрация животного. По Быстрову.

Отряд *Pelycosauria*. Наиболее примитивные формы подкласса могут быть объединены в отряд *Pelycosauria*. Формы эти по основным чертам морфологии скелета не очень далеки от той примитивнейшей группы рептилий, к которой относится знакомая уже нам сеймурия.

Из пеликозавров упомянем род *Dimetrodon* (нижняя пермь). Это были довольно большие животные; у некоторых череп имел почти 0,4 *м* в длину (рис. 589).

Бросаются в глаза верхние остистые отростки позвонков, достигавшие колоссальной длины. При жизни эти отростки были, без сомнения, соединены кожей. В зубной системе наблюдается значительная дифференциация. В верхней челюсти позади передних зубов мы видим, с каждой стороны, два более крупных, колющих зуба, аналогичных клыкам млекопитающих. Такие же клыковидные зубы имеются и в нижней челюсти. Задние зубы — мелкие.

К подклассу *Synapsida* относится еще несколько отрядов. Мы познакомимся с некоторыми из них.

К отряду *Theriodontia* относятся некоторые синапсиды, известные от верхней части нижней перми до нижнего триаса. Териодонты были плотоядные, подвижные животные с дифференцированной зубной системой. По строению своих конечностей они значительно приближаются к млекопитающим. Характерная для более примитивных пресмыкающихся растопыренная постановка ног, при которой проксимальные сегменты расходятся почти горизонтально в стороны, здесь сменяется существенно иной постановкой, при которой ноги находятся под туловищем.

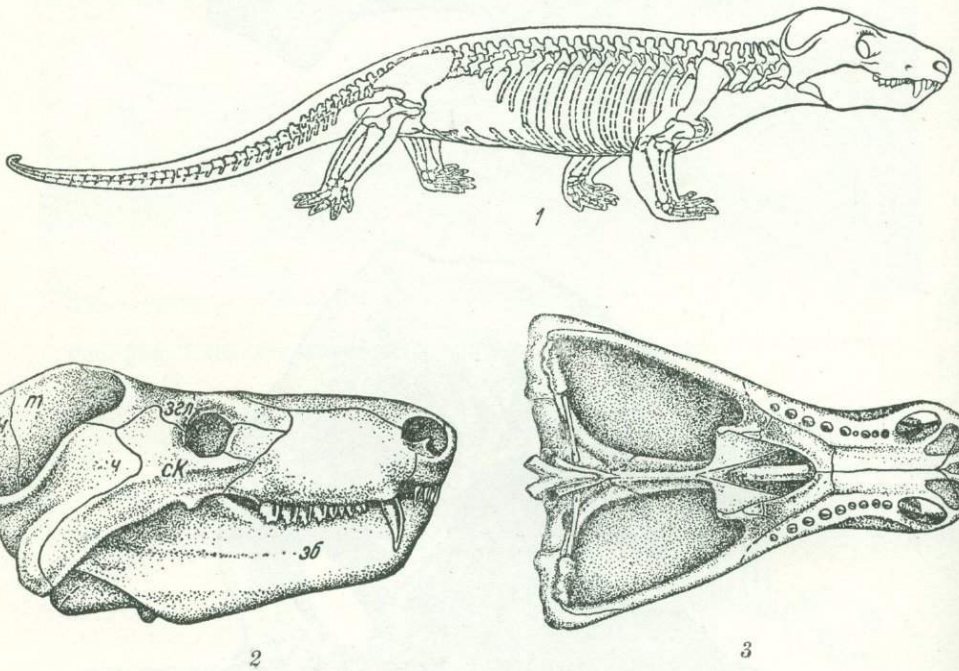



Рис. 591. *Cynognathus*. Нижний триас.

*1* — реставрация скелета (× 1/18); *2* — череп сбоку; *3* — череп, вид со стороны нёба (длина — около 45 *см*). *зб* — зубная кость; *згл* — заднеглазничная; *ск* — скуловая; *т* — теменная; *ч* — чешуйчатая. По Ромеру.

К этому отряду принадлежит род *Inostrancevia* (верхняя пермь), форма, достигавшая 3 *м* в длину (рис. 590). Этот хищник имел один крупный клык в каждой половине верхней челюсти. На зубах, расположенных кзади от клыка, имеется по нескольку зубцов. На пальцах были мощные когти.

Во многих отношениях более высоко развитым представителем териодонтов является род *Cynognathus* (нижний триас). Этот род (рис. 591) многими признаками отличается от более примитивных форм отряда.

Тела позвонков сохраняют примитивное двояковогнутое состояние. Височная впадина увеличилась, расширилась до теменной кости. Исчезла заднелобная кость. На нёбной стороне черепа развилось вторичное нёбо, — костная пластинка, образованная сомкнувшимися по срединной линии парами костей предчелюстных, верхнечелюстных и нёбных (подобную структуру мы видели в черепе крокодилов, см. стр. 359). Исчезли межкрыловидные впадины, так как

обе крыловидные кости срослись одна с другой. Череп имеет два затылочных мыщелка, которые возникли путем разделения единственного затылочного мыщелка, характерного для более примитивных рептилий. Среди костей нижней челюсти необыкновенно сильно разрослась одна кость, зубная, имеющая большой отросток, направленный вверх и назад. Озубление — дифференцированное: в каждой половине каждой из челюстей имеются зубы, соответствующие резцам, клыку и щечным (предкоренным и коренным) зубам млекопитающих.

Таким образом, у этой формы мы видим целый ряд прогрессивных черт, отличающих ее от примитивных териодонтов и еще более — от пеликозавров и приближающих ее к млекопитающим (присутствие вторичного нёба и двух затылочных мыщелков, увеличение зубной кости за счет других костей нижней челюсти и т. д.).

Отряд *Dicynodontia* содержит очень своеобразные формы, остатки которых встречаются от верхней части нижней перми до триаса. В верхней перми и в самой нижней части триаса они встречаются гораздо чаще, чем пресмыкающиеся других групп. Для этой группы характерны мощные дуги, состоящие из верхнечелюстной, скуловой и чешуйчатой костей (рис. 592). У некоторых примитивных форм были небольшие задние зубы, но у большинства исчезли все зубы, за исключением лишь верхних клыков, которые, повидимому, имелись обычно только у самцов (рис. 593). Челюсти были, без сомнения, покрыты роговым слоем, образуя своего рода клюв.

Число фаланг редуцировано до фалангового формулы, характерной для примитивных млекопитающих; 2—3—3—3—3 (типичная фаланговая формула пресмыкающегося: 2—3—4—5—3 для передней конечности и 2—3—4—5—4 для задней). У представителей типичного рода *Dicynodon*, известного из верхней перми (рис. 593), мы видим характерные мощные, длинные дуги в щечной области черепа и два больших верхних клыка.

Дицинодонты были травоядными животными, а исчезновение почти всех зубов говорит за то, что они питались мягкой, вероятно водной, растительностью.

В триасовом периоде, в связи с развитием новых групп рептилий, и в частности хищных *Diapsida*, дицинодонты окончательно исчезают.

Отряд *Dinocephalia* содержит роды, геологическое распространение которых ограничивается, повидимому, верхней частью нижней перми и верхней пермью. Диноцефалы были крупные рептилии, у которых тело было заметно приподнято над землей. Они имели сравнительно короткий и высокий череп со своеобразным куполовидным утолщением крыши в области, расположенной за глазницами (рис. 594). Кости в этой области могут быть в несколько раз толще костей лицевой части черепа. В других отношениях череп оставался довольно примитивным и сходным с черепом пеликозавров. В частности, сохранялся одиночный, непарный затылочный мыщелок, отсутствовало вторичное нёбо, зубная кость нижней челюсти была относительно невелика. У плотоядных форм зубная система была дифференцированная, имелись довольно большие клыки. Другие, травоядные, диноцефалы имели мелкие зубы.

Род *Moschops*, остатки которого встречаются в средней части разреза перми Южной Африки, принадлежат к числу травоядных форм (рис. 595). Это было большое животное, по величине близкое к нынешним носорогам, с объемистым, массивным туловищем. Мощные передние конечности были больше задних.

К мосхопсу довольно близок другой травоядный диноцефал, *Ulemosaurus*, остатки которого найдены в верхнепермских отложениях Восточнорусской впадины.

Диноцефалы известны лишь из пермских отложений и, по всей вероятности, они вымерли, не дав начала каким-либо новым филогенетическим ветвям.

Мы видим, что различные группы прогрессивных *Synapsida* имеют многие признаки, отличающие этих животных от подавляющего большинства пресмыкающихся и приближающие их к млекопитающим. Нет ли среди этих животных формы, являющейся предком млекопитающих? Многие прогрессивные синапсиды так близки к млекопитающим, что не остается никаких сомнений в проис-

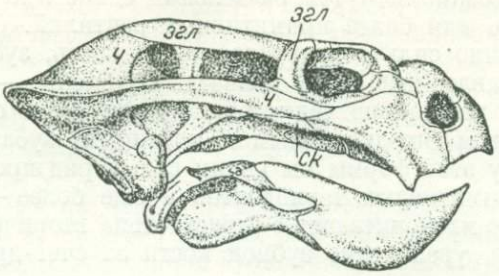



Рис. 592. Череп *Dicynodon Kolbei*, вид сбоку.

*згл* — заднеглазничная кость; *ск* — скуловая; *ч* — чешуйчатая. По Ромеру.

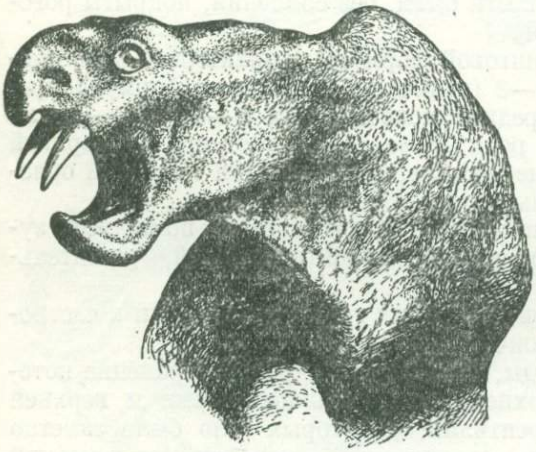


Рис. 593. Реставрация головы *Dicynodon*. По Быстрову.

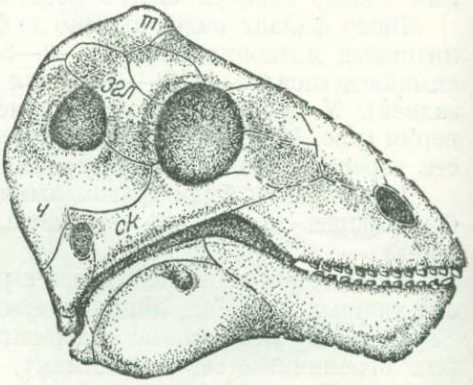



Рис. 594. Череп диноцефала *Delphinognathus*, вид сбоку (длина черепа почти 40 *см*).

*згл* — заднеглазничная кость; *ск* — скуловая; *m* — теменная; *ч* — чешуйчатая. По Ромеру.

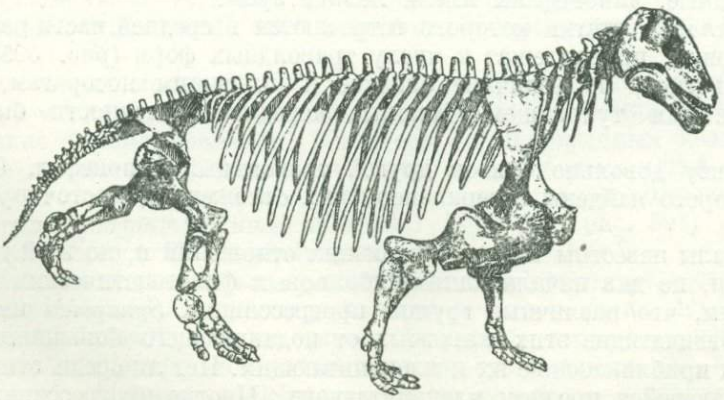


Рис. 595. *Moschops capensis*. Пермь. Скелет. $\times$ $^1/_{20}$. По Грегори.

хождении этих последних от какой-то группы прогрессивных звероподобных пресмыкающихся.

Из рассмотренных нами звероподобных две группы весьма своеобразно изменившихся синапсид, дицинодонты и диноцефалы, исключаются из числа возможных предков млекопитающих. Что же касается териодонтов, то они, по всей вероятности, довольно близки к синапсидным предкам млекопитающих. На это указывает морфологическое строение таких прогрессивных териодонтов, как *Cynognathus*, существенными признаками которого, как мы знаем, являются: расширение височной впадины, наличие двух затылочных мыщелков, присутствие вторичного нёба, значительное увеличение зубной кости нижней челюсти, зубная система, диференцированная на резцы, клыки и щечные зубы весьма сходно с зубной системой млекопитающих, характерное для млекопитающих положение конечностей, направленных от туловища не в стороны, а книзу, некоторые связанные с этим новым положением ног изменения в поясах конечностей (и плечевой, и тазовый пояс близки к строению, характерному для млекопитающих) и различные другие черты морфологического строения. У некоторых териодонтов мы видим также и другие признаки, приближающие их к примитивным мле-

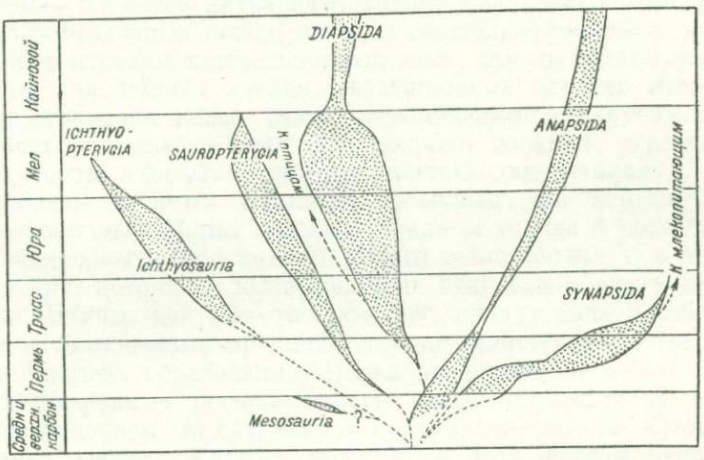



Рис. 596. Схема филогении и геохронологии пресмыкающихся. По Ромеру, упрощено.

копитающим, например, исчезновение отверстия непарного глаза, исчезновение дуги, которая ограничивала глазницу сзади. Подобные данные говорят определенно за то, что млекопитающие произошли от звероподобных рептилий, но мы пока еще не можем указать, к какой именно группе этих последних принадлежал родоначальник млекопитающих. К родословной этих последних, повидимому, очень близки некоторые более молодые, верхнетриасовые формы синапсид, известные по плохо сохранившимся и крайне неполным остаткам скелета.

По скелетным остаткам нелегко выяснить отсутствие или присутствие такого характерного для млекопитающих признака, как теплокровность. И тем не менее определенные особенности черепа некоторых синапсид дают нам возможность подойти к изучению этого вопроса. *Cynognathus* и некоторые другие формы высших звероподобных имеют вторичное нёбо. Это образование имеется, как мы знаем, и у крокодилов (стр. 359), но у этих последних и у некоторых других рептилий оно является, без сомнения, приспособлением к легочному дыханию при погружении почти всего тела в воду. Однако далеко не все звероподобные, имевшие вторичное нёбо, вели водный или полуводный образ жизни. Следовательно, нам надо искать иного объяснения возникновения у них твердого нёба. Ключ к решению этой задачи заключается, вероятно, в том, что одним из постоянных признаков класса млекопитающих является присутствие вторичного нёба. Теплокровное животное, в отличие от холоднокровного, не может пре-

рвать на время дыхание, и вторичное нёбо млекопитающих является, повидимому, приспособлением, обеспечивающим дыхание во время еды. Возможно, что такую же роль играло вторичное нёбо и у *Cynognathus* и других прогрессивных звероподобных, которые, быть может, в некоторой степени приблизились к теплокровности (заметим кстати, что у типичных современных пресмыкающихся температура тела на 1—4° выше температуры среды).

Итак, эволюционная история синапсид, начавшаяся формами, близкими к таким примитивнейшим пресмыкающимся, как *Seymouria* и ее родичи, завершается высшими звероподобными, весьма близкими к примитивным млекопитающим.

Рис. 596 представляет собой схему филогении и геохронологического распределения рептилий.

ГЛАВА XIX

# ПТИЦЫ

В настоящее время *Aves*, или птицы, представляют собою наиболее богатый видами класс позвоночных животных. Зоологам известно огромное количество современных видов — не менее пятнадцати тысяч. Ископаемые птицы редко встречаются в слоях осадочных пород, но те сравнительно немногие птицы, которые были до сих пор изучены палеонтологами, дают, как мы увидим, материал огромной важности для восстановления эволюционной истории этого класса.

Птицы представляют класс, резко отграниченный от других классов наземных позвоночных. Только у птиц тело покрыто перьями; передние конечности птицы превращены в крылья, которые служат для летания и, как правило, не приспособлены к иным функциям, обычным для передних конечностей наземных позвоночных. Перья защищают тело от холода и увеличивают поддерживающую поверхность (при полете). Птицы теплокровны, т. е. имеют постоянную температуру, которая у ныне живущих птиц выше, чем у млекопитающих и у человека. Птицы, как известно всякому, кладут яйца в небольшом числе, но крупные и защищенные прочной, твердой скорлупой. Кожа птиц никогда не содержит костных образований. Перья представляют собою сильно и своеобразно видоизмененные роговые чешуи пресмыкающихся. В коже птиц нет желез, за исключением так называемой копчиковой железы, которая находится под основанием хвоста. Жирным выделением этой железы птица с помощью клюва смазывает свои перья.

Для поддержания постоянной температуры тела, обычно значительно превышающей температуру среды, необходима весьма совершенная кровеносная система. В связи с этим в сердце совершенно разобщены правая и левая его половины (рис. 474). Артериальная кровь переходит из левого предсердия в левый желудочек, а оттуда течет по аорте и ее разветвлениям ко всем частям тела. Венозная кровь поступает в правое предсердие, затем в правый желудочек, а оттуда она направляется в легкие, из которых кровь, ставши артериальной, течет в левое предсердие. Следовательно, артериальная кровь не смешивается с венозной. Головной мозг значительно объемистее, чем у пресмыкающихся; сильно увеличились полушария и зрительные доли; очень большие размеры имеет мозжечок, что связано с полетом, требующим тонко координированных движений. Птицы имеют большие глаза, которые для них являются наиболее важными из органов чувств. Органы обоняния, наоборот, развиты слабо.

Скелет (рис. 597) замечателен по своей прочности и легкости. Стенки костей тонки, но плотны. Многие элементы скелета (части черепа, шейные позвонки, плечевые и бедренные кости) являются полыми и притом пневматическими, т. е. воздухоносными, содержащими в своих полостях воздух. Прочность скелета возрастает благодаря тесному соединению или слиянию многих костей.

В позвоночном столбе птиц различаются отделы: шейный, грудной, крестцовый и хвостовой. Сочленовные поверхности свободных позвонков седловидны. Это — один из характерных признаков птиц, отличающий этих последних от подавляющего большинства ранее рассмотренных групп позвоночных, у которых тела позвонков либо двояковогнуты, либо вогнуты спереди и выпуклы

сзади, либо более или менее плоски и спереди и сзади. Шейный отдел содержит от 9 до 25 довольно длинных, свободных, подвижно сочленяющихся позвонков. Грудной отдел короток и содержит от 6 до 10 позвонков. Из них немногие передние срастаются друг с другом, а некоторое число задних входит, как мы сейчас увидим, в состав так называемого сложного крестца. Грудные позвонки несут по паре ребер, которые своими противоположными концами подвижно сочленяются с грудиной, имеющей вид большой пластины, несущей у летающих птиц высокий срединный киль, служащий местом прикрепления мускулов, которые

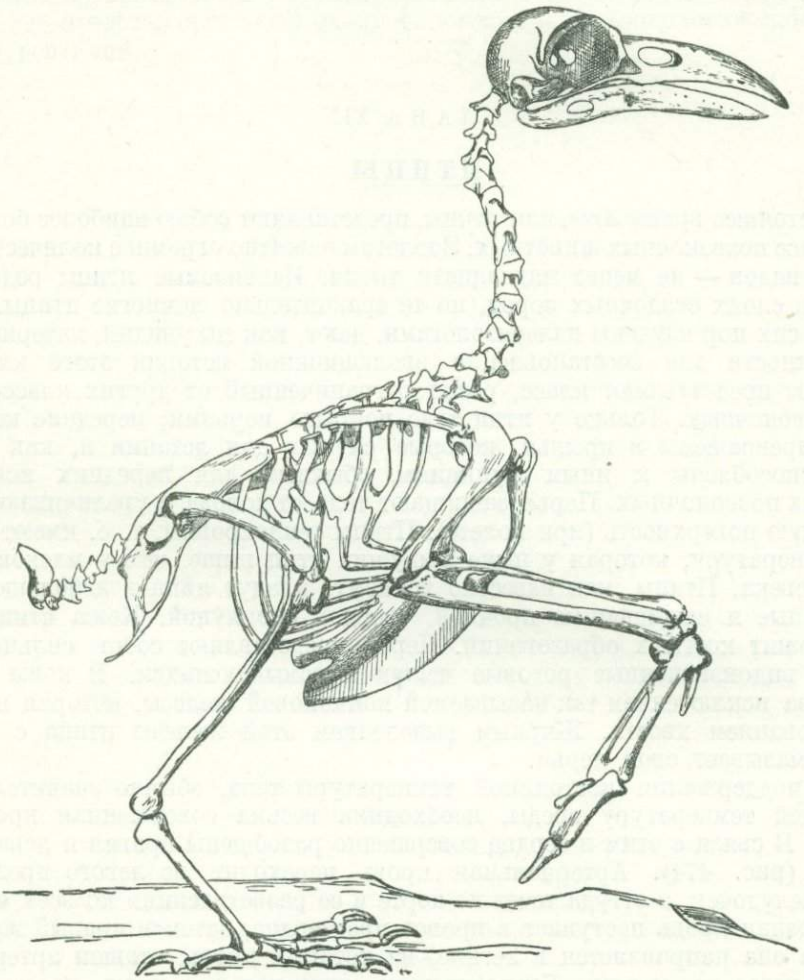


Рис. 597. Скелет вороны сбоку. По Боасу.

приводят в движение крылья. Первоначально зародыш имеет обычно лишь два крестцовых позвонка, но впоследствии с ними срастаются несколько задних грудных позвонков и несколько проксимальных хвостовых, и получается длинное костное образование, носящее название *сложного крестца*. В коротком хвостовом отделе имеется около шести маленьких свободных позвонков, за которыми следует так называемый *копчик*, состоящий из нескольких сросшихся позвонков. Копчик поддерживает веерообразно расходящиеся перья хвоста.

Череп птиц легко отличается от черепа пресмыкающихся такими своими признаками, как очень объемистая мозговая коробка, огромные глазницы и беззубый клюв. Большинство швов между костями черепа исчезает уже в раннем возрасте, после чего череп представляет одно целое. Имеется один затылочный мыщелок, как у подавляющего большинства пресмыкающихся и, в частности, у

динозавров. Отверстия для непарного глаза нет. Существует, как у динозавров, предглазничная впадина. Наружные носовые отверстия, так же как и отверстия для хоан, отодвинуты значительно назад от кончика клюва. В общем же череп, несмотря на явные признаки специализации, остается, по своему строению, довольно близким к черепу рептилий, а особенно тех примитивных диапсидных, которые дали начало и ящеротазовым, и птицетазовым динозаврам.

Передние конечности и плечевой пояс сильно изменились. Плечевой пояс состоит из длинной тонкой лопатки, мощного коракоида, подвижно сочленяющегося с грудиной, и ключицы. Правая и левая ключицы внизу сращены одна с другой и образуют единую кость — «дужку», или «вилочку». Передняя конечность представляет собой крыло, в скелете которого за довольно толстой плечевой костью следуют длинные кости предплечья, из которых локтевая, несущая перья, имеющие большое значение при полете, толще, чем лучевая. Запястье представлено лишь двумя маленькими проксимальными косточками, а дистальные элементы срастаются с основаниями пястных костей. Первая пястная косточка — очень короткая, а две остальные — вторая и третья — длинные; все три косточки у взрослой птицы срастаются в одно образование, причем вторая и третья пястные косточки срастаются друг с другом своими дистальными и проксимальными концами. Так образуется единая пястно-запястная кость. Первый

Рис. 598. Таз птицы.

*1* — таз новозеландского бескрыла (киви, *Apteryx australis*); *2* — таз курицы. По Абелю (*1*) и Гейльманну (*2*).

палец имеет обычно одну фалангу, второй — две, а третий — одну. Четвертый и пятый пальцы совершенно отсутствуют. Пальцы крыла не выдаются наружу. К кисти прикреплены большие перья, играющие важную роль при полете.

В тазовом поясе (рис. 598) длинная подвздошная кость прочно срастается со сложным крестцом. Лобковая кость, имеющая форму тонкой длинной палочки, идет вниз и назад, как у птицетазовых динозавров, но не имеет характерной для этих последних передней ветви, которая, впрочем, у некоторых форм представлена небольшим отростком (рис. 598[2]). Седалищная кость тянется, как у птицетазовых динозавров, параллельно лобковой. Одноименные кости обеих половин таза обычно не срастаются своими нижними частями, которые более или менее широко раздвинуты, образуя так называемый открытый таз, характерный для птиц (рис. 598[1]). Седалищная кость обычно срастается с задней частью подвздошной, а лобковая и седалищная иногда смыкаются друг с другом своими дистальными частями. Открытый таз является, несомненно, приспособлением,

обеспечивающим возможность откладывания крупных яиц, покрытых твердой скорлупой. Важное значение имеет срастание костей тазового пояса между собой и с большим или меньшим количеством позвонков: это создает прочную опору для задних конечностей, что весьма важно для двуногого животного, у которого сильно специализированные передние конечности приспособлены для летания, а задние должны выдерживать всю тяжесть тела при движении по земле и несут всю работу при хождении, бегании, а нередко также и при плавании.

Задние конечности напоминают задние ноги динозавров. Бедренная кость — мощная и довольно короткая. Большая берцовая — длинная; к ней прирастает редуцированная малая берцовая. Проксимальные элементы предплюсны прирастают к большой берцовой, а дистальные — к трем крупным элементам плюсны, которые сливаются в одну длинную кость, называемую цевкой. Таким образом, цевка возникает в результате слияния дистальных элементов предплюсны

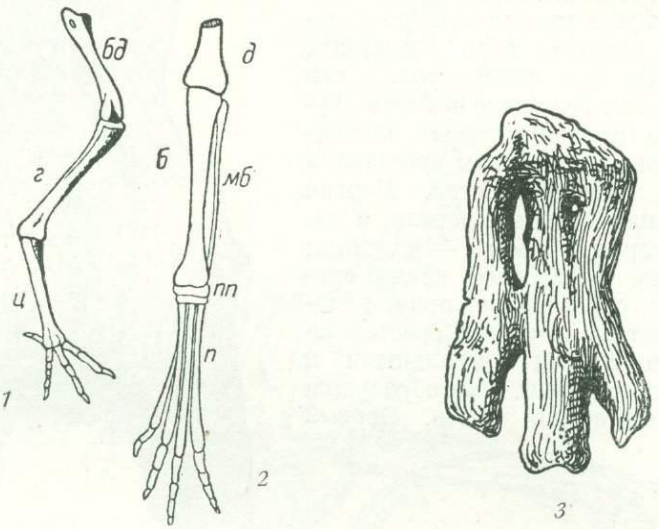



Рис. 599. Скелет ноги и ее развитие у птиц.

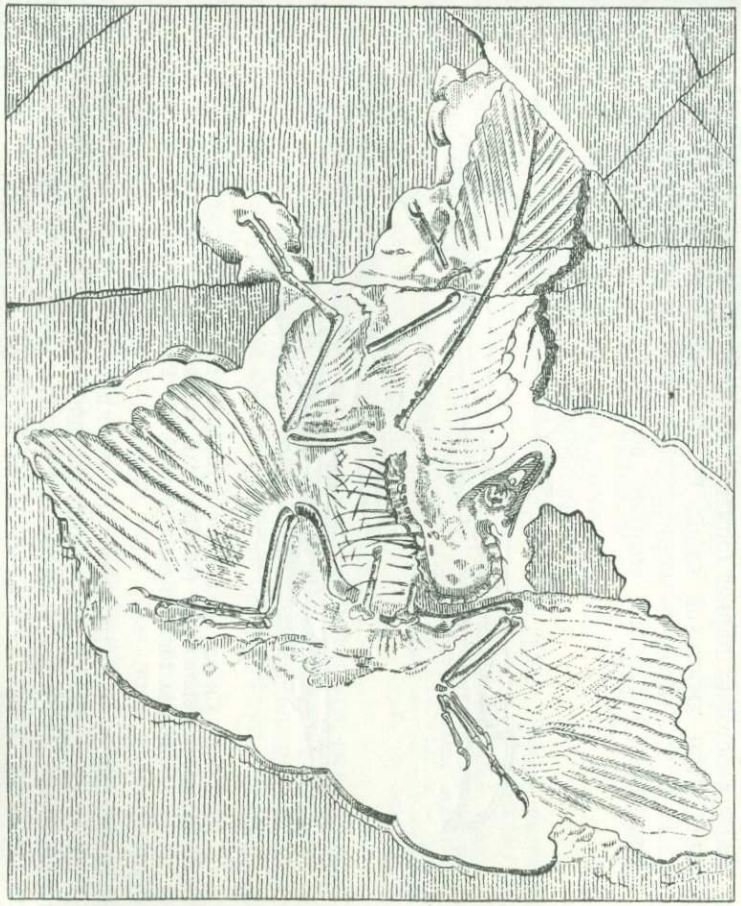
*1* — нога взрослой курицы; *2* — нога зародыша курицы; *3* — цевка ныне живущего пингвина *Aptenodytes Forsteri*. *б* — большая берцовая кость; *д* и *бд*—бедро; *г* — голень; *мб* — малая берцовая; *пп* — кости предплюсны; *п* — кости плюсны; *ц* — цевка. По М. Неймайру *(1, 2)* и Абелю *(3)*.

и элементов плюсны (рис. 599). Птицы имеют обычно четыре пальца задней конечности: первый, которому соответствует в плюсне сильно редуцированная косточка и который обычно повернут назад, и три средних, которым соответствуют три крупные, срастающиеся во взрослом состоянии, элемента плюсны. Три средних пальца, соответствующие второму, третьему и четвертому пальцам примитивной пятипалой конечности, сохраняют, как у динозавров, первоначальную фаланговую формулу 3—4—5.

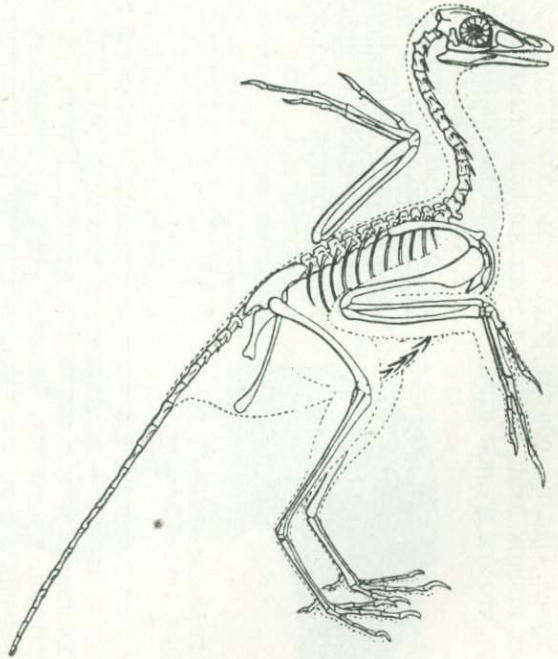
Уже из этого краткого и неполного обзора морфологии скелета современных птиц видно, что эти животные во многих отношениях сильно напоминают динозавров.

Давно было замечено, что птицы по строению скелета близки к пресмыкающимся, но только благодаря исключительно счастливым находкам двух экземпляров ископаемых птиц удалось установить с полной несомненностью происхождение птиц от пресмыкающихся. Оба экземпляра, имеющие такое важное значение для истории наземных позвоночных, были найдены в верхнеюрских (титонских) отложениях, а именно в так называемых литографских сланцах близ Золенгофена, в Баварии. Ископаемые представляют довольно полные скелеты с отпечатками перьев.

Один из скелетов, менее полный и не имеющий головы, относится к роду *Archaeopteryx*. Он теперь хранится в Британском музее, в Лондоне. Другой



1



2

Рис. 600. *Archaeornis*. Верхняя юра.

*1* — образец, хранящийся в Берлинском музее. × 1/4; *2* — реставрация животного. По Г. Шмидту (*1*) и Гейльманну (*2*).

экземпляр, лучше сохранившийся, причислялся ранее к тому же роду и к тому же виду, но позднейшие исследования выяснили необходимость отнесения его к другому роду, который был назван *Archaeornis* (рис. 600). Он хранится в Берлинском музее. Однако оба эти рода очень близки друг к другу. Они отличаются от всех прочих птиц одними и теми же основными чертами своего строения настолько, что эти древние птицы выделяются теперь в особый подкласс *Palaeornithes*, «первобытных птиц». И действительно, эти первобытные птицы настолько близки по своему строению к пресмыкающимся, что один ученый, опубликовавший книгу, посвященную вопросу о происхождении птиц, говорит: «Теперь мы должны прекратить толки о недостающем звене между птицами и пресмыкающимися. Археорнис в такой степени является этим звеном, что мы можем назвать его теплокровным пресмыкающимся в птичьем одеянии». Рассмотрение археорниса убедит читателя в правильности этого вывода.

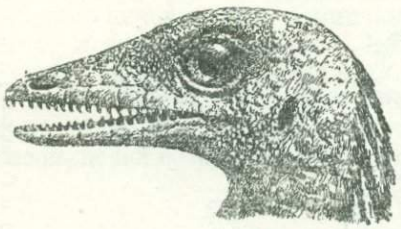


Рис. 601. Голова *Archaeornis*. Реставрация. По Гейльманну.

Археорнис был птицей с хвостом ящерицы, величиной с небольшую курицу. По строению черепа — маленького и плоского (рис. 601)—он гораздо ближе к пресмыкающимся, чем к нынешним птицам. Клюва, который характерен для всех этих птиц, у него нет. Челюсти усажены маленькими острыми зубами, сидящими в ячейках и вполне похожими на зубы многих пресмыкающихся. Ноздри очень близки к переднему концу «морды», как у пресмыкающихся, в то время как у подавляющего большинства птиц они отстоят значительно дальше от конца клюва. Пневматических костей нет. Тела позвонков двояковогнутые, и все позвонки, лежащие впереди крестца, свободные. Подобно динозаврам, археорнис имеет длинный хвост, длиною превосходящий все остальное тело и состоящий не менее чем из двух десятков позвонков. Каждый позвонок поддерживает, по-видимому, пару хвостовых перьев (заметим кстати, что у зародышей некоторых ныне живущих птиц хвостовой отдел позвоночного столба заметно длиннее, чем у взрослых птиц). Передние конечности развиты в виде коротких крыльев, с тремя подвижными пальцами, которые вооружены острыми когтями. Этими

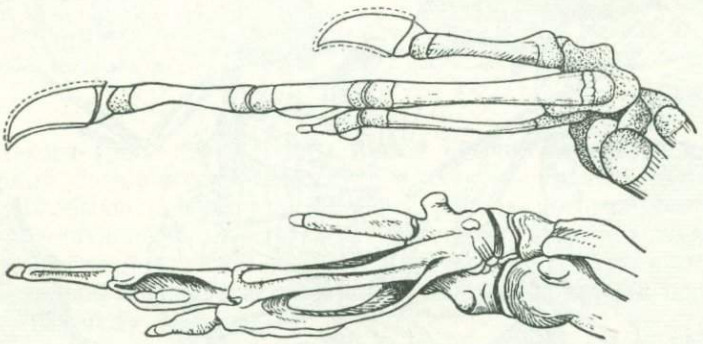


Рис. 602. Скелет крыла невылупившегося птенца гоацина, сильно увеличенный (наверху), и скелет крыла взрослой птицы того же вида (внизу). По Гейльманну.

пальцами археорнис резко отличается от обыкновенных птиц. Но надо тут же заметить, что «свободные» пальцы с когтями наблюдаются на крыльях неоперившихся птенцов многих птиц, а также, в сравнительно редких случаях, у взрослых птиц. Особенно хорошо это явление наблюдается у птенцов страуса и одной южноамериканской птицы — гоацина (рис. 602). Гоацины гнездятся в кустах, над водой, и только что вылупившиеся птенцы способны карабкаться, пользуясь не только ногами, но и крыльями, и являясь на данной стадии индивидуального развития «четвероногими». На рис. 603 изображены таз археорниса, а на рис. 598[2]

таз курицы примерно такой же величины. Мы видим, что таз юрской птицы несравненно меньше и менее прочен, чем таз курицы, а отдельные кости таза археорниса не слились еще в единое прочное компактное образование, какое представляет собой таз нынешних птиц. Интересно, что, исходя из ширины таза, можно определить максимальные размеры яйца археорниса: оно по объему составляет, примерно, четверть яйца курицы, равной археорнису по величине (рис. 603[2]).

Можно было бы рассмотреть ряд других интересных подробностей строения археорниса. Однако, и это краткое неполное описание с достаточной ясностью показывает, что археорнис и археоптерикс являются не только самыми древними, но и самыми примитивными из всех известных птиц и занимают по строению тела переходное положение между пресмыкающимися, с одной стороны, и всеми остальными, высшими птицами, с другой.

Большой интерес представляет вопрос о том, как у рептилий возникли основные «птичьи» признаки, в частности, способность летания и оперение. Наиболее вероятна гипотеза, согласно которой предполагаемый предок птиц жил на деревьях и имел хватающие конечности (причем передняя конечность была с тремя длинными пальцами) и длинный хвост. У этого «предка птиц» (рис. 604) начали развиваться из чешуй перья, которые сначала служили для сохранения теплоты тела. Удлинение этих перьев по краям передних конечностей и хвоста было весьма ценным приспособлением, так как оно позволяло животному делать большие прыжки с дерева на дерево или на землю. Таким образом, перья стали выполнять новую функцию: функцию поддерживания тела при больших прыжках. Надо думать, что это приспособление усиливалось путем естественного отбора и развивалось далее в направлении настоящего летания.

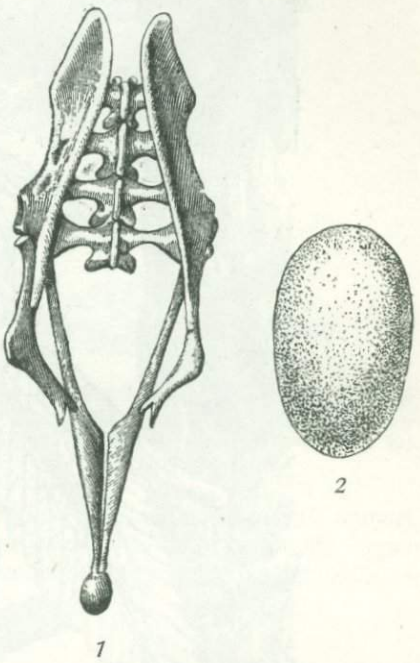


Рис. 603. Таз и реставрация яйца *Archaeornis*.

*1* — таз археорниса (ест. вел.); *2* — яйцо археорниса, восстановленное в соответствии с шириной его таза. Оно значительно меньше любого куриного яйца, хотя археорнис по величине, примерно, соответствует небольшой курице. По Гейльманну.

Все послеюрские птицы относятся к подклассу *Neornithes*, «новых птиц».

История птиц изучена далеко не полно. Собственно говоря, мы знаем лишь некоторые моменты этой истории, отделенные друг от друга, повидимому, многими миллионами лет. Из верхнемеловых отложений Северной Америки особенно хорошо изучены два рода морских птиц. Оба характеризуются наличием многочисленных мелких зубов, чем они отличаются от всех кайнозойских и ныне живущих птиц (рис. 605 и 606).

Один из этих верхнемеловых родов получил название *Ichthyornis* (рис. 605), что значит «рыба-птица». Сходство с рыбами, на которое указывает это название, заключается лишь в том, что ихтиорнис имел позвонки с двояковыпуклыми телами, подобно рыбам, амфибиям и многим рептилиям (у всех новейших птиц позвонки имеют, как мы знаем, седловидные тела). Это были птицы величиной, примерно, с крупного голубя. Большая голова имела маленькую мозговую коробку. В отличие от всех ныне живущих птиц, правая и левая половины нижней челюсти еще не срастались своими передними концами. Челюсти были вооружены острыми согнутыми зубами, которые помещались в ячейках. В передней части верхней челюсти зубов не было. Крылья были построены в основном так же, как у нынешних птиц. Большая грудина имела высокий киль. Судя по озублению, ихтиорнис питался рыбой.

Другой верхнемеловой род, *Hesperornis* (рис. 606), является чрезвычайно высоко и своеобразно специализированным в направлении приспособления к водному образу жизни. Это была птица длиной до 1,5 *м*. Острые, отогнутые назад зубы сидели в особых бороздках на задней части верхней челюсти и на всем протяжении нижней челюсти. Половины нижней не срастались в единое костное образование. Шейный отдел позвоночника был длинный, он состоял из 17 позвонков с седловидными телами. В хвостовом отделе было 13 свободных позвонков. Гру-

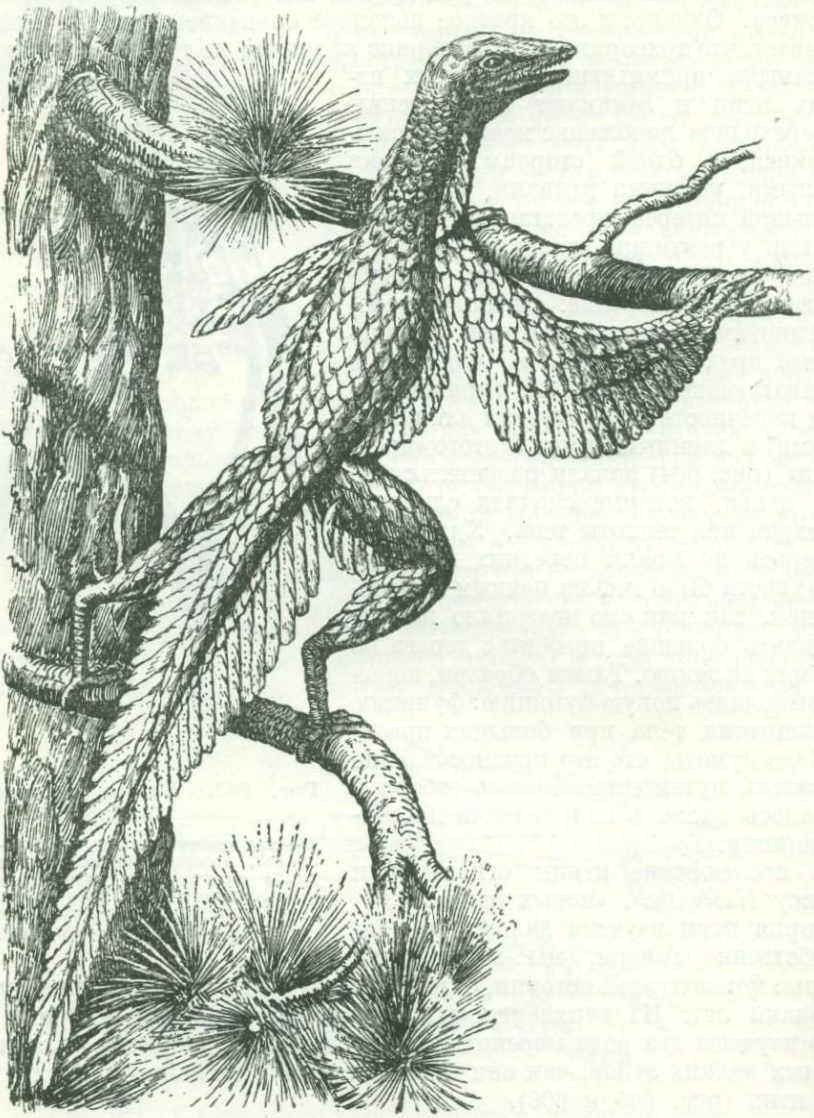


Рис. 604. Гипотетический предок птиц. По Гейльманну.

дина была плоская, без киля. Плечевой пояс был сильно редуцированный, ключицы не сливались в единую кость («дужку»), исчезли все кости крыла, за исключением плечевой. Ноги расходились в стороны под углом и работали, очевидно, как весла. Таким образом, гесперорнис был чисто водной птицей, приспособленной к плаванию с помощью ног. Быстро плавая и ныряя, эта птица, длинные челюсти которой имели загнутые назад зубы, схватывала и поглощала небольших рыб. Остатки гесперорниса были найдены в той же толще, что и кости гигантского птерозавра,—птеранодона (стр. 361), который, таким образом, был современником этой крайне своеобразной бескрылой птицы.

Следует отметить, что в верхнемеловых отложениях были недавно найдены остатки беззубых птиц, т. е. представителей той группы этого класса, к которой принадлежат все без исключения кайнозойские и современные птицы. С развитием этих наиболее совершенных форм связано, несомненно, вымирание птерозавров.

Итак, из меловых птиц до настоящего времени хорошо изучены лишь две формы и притом морские. Мы не имеем почти никаких данных о птицах, которые жили тогда в местообитаниях других типов. Таким образом, наши сведения о птицах мелового периода чрезвычайно скудны и притом крайне односторонни.

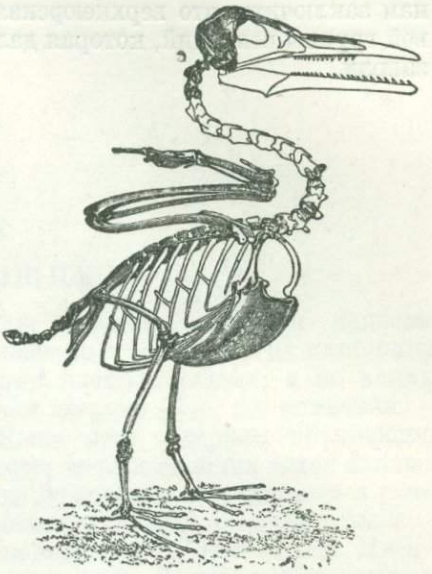
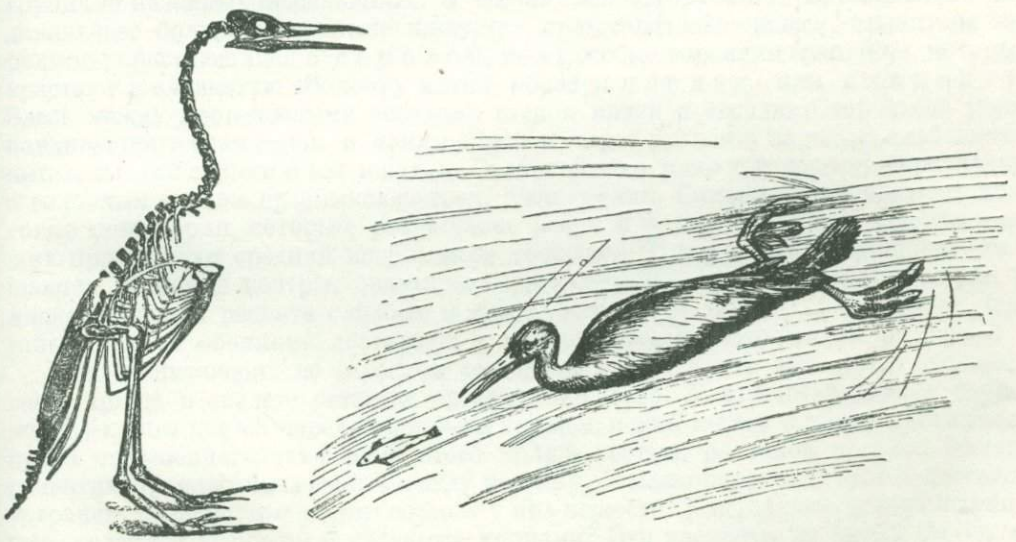


Рис. 605. *Ichthyornis*, небольшая верхнемеловая зубастая птица с хорошо развитыми крыльями. Высота около 20 *см*. По Маршу.

В третичных и послетричных отложениях найдено довольно большое количество птиц. Следует, однако, отметить, что геологическая летопись дает лишь очень скудные материалы по истории подавляющего большинства отрядов этого класса. В ископаемом состоянии известны преимущественно водные птицы, а также более или менее крупные нелетающие птицы открытых пространств. Среди третичных и послетретичных птиц много очень крупных и причудливых форм, изучение которых имеет большое значение для разработки вопросов эволюционной теории. Мы, однако, не можем уделить здесь место описанию этих древних птиц, из которых упомянем *Diatryma* (нижний эоцен), достигавшую высоты свыше 2 *м*, не менее крупного *Phororhacos* (миоцен), череп которого был значительно крупнее черепа нынешней лошади, новозеландского



*1* *2*

Рис. 606. *Hesperornis*, верхнемеловая нелетающая (ныряющая) птица.
*1* — скелет, × 1/12; лапки должны быть направлены в стороны; *2* — реставрация птицы. По Маршу (*1*) и Глисону (*2*).

*Dinornis* ростом не менее 3 *м*, истребленного, вероятно, человеком, и мадагаскарского *Aepyornis*, яйца которого имели емкость в 7,5 *л* и который, быть может, был тоже уничтожен человеком.

Несмотря на то, что древнейшие птицы принадлежат к числу редчайших ископаемых, изучение немногих найденных доныне остатков позволяет безоговорочно решить вопрос о происхождении этого класса. Мы видели, что археорнис чрезвычайно близок по морфологии своего склета к динозаврам, и это позволяет нам заключить, что верхнеюрская птица произошла от той же древней, триасовой группы рептилий, которая дала начало ящеротазовым и птицетазовым динозаврам.

---

ГЛАВА XX

# МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

После мезозоя, этой эры пресмыкающихся, с начала кайнозоя наиболее распространенным, господствующим классом наземных четвероногих становится класс *Mammalia*, или млекопитающих. Именно млекопитающих, а не каких-нибудь иных позвоночных, мы обычно называем зверями. Это, без сомнения, — исключительно важная группа животных. Класс этот содержит крупнейших животных современной фауны. Более того: некоторые из нынешних китов являются самыми большими из всех известных доныне животных, современных и ископаемых, превосходя по величине самых громадных динозавров юры и мела.

Многие из характернейших признаков млекопитающих общеизвестны. Млекопитающие, подобно птицам, — теплокровные животные. Сердце у них четырехкамерное, и артериальная кровь в нем не смешивается с венозной (см. рис. 474). Тело имеет волосяной покров (некоторые млекопитающие утратили этот покров в связи с приспособлением к водной жизни). Кожа обычно богата железами — потными и сальными. Млекопитающие, за исключением немногих низших форм, — живородящие животные. Они кормят детенышей молоком, выделяемым особыми млечными железами. Такой способ кормления детенышей и значительная степень заботы о них дают млекопитающим большое преимущество перед другими группами наземных позвоночных. У высших млекопитающих, составляющих подавляющее большинство ныне живущих представителей класса, аллантоис зародыша, срастающийся с серозой, несет особые ворсинки (рис. 607), которые врастают в слизистую оболочку матки, образуя послед, или плаценту. Здесь между кровеносными сосудами стенок матки и сосудами зародыша устанавливается тесная связь, и, таким образом, через плаценту зародыш снабжается питательными соками и кислородом. Головной мозг млекопитающих, в сравнении с головным мозгом пресмыкающегося, очень велик. Сильно увеличиваются мозговые полушария, которые, разрастаясь вверх и назад, у высших млекопитающих прикрывают средний мозг и даже мозжечок. В коре этих полушарий помещаются мозговые центры, связанные с психической деятельностью, которая у млекопитающих развита сложнее и выше, чем у всех других позвоночных. Органы слуха и обоняния достигают у млекопитающих наивысшего развития.

У млекопитающих во взрослом состоянии скелет почти полностью окостеневает: хряща в скелете остается чрезвычайно мало. У пресмыкающихся сочленовные концы костей нередко покрыты хрящем, и рост костей в длину происходит путем постепенного замещения этого хряща костью, но такой процесс мешает развитию прочных сочленений между костями. У млекопитающих этот недостаток устранен: сочленовные концы состоят у них из кости. Как, однако, растут в длину эти скелетные элементы с костными концами? Эти элементы не могли бы удлиняться, если бы они были сплошь костными. Однако в действительности между концевой частью и основным телом такой кости существует хрящевая прослойка (рис. 608), где дополнительно и образуется кость. Так кость растет до достижения ею определенных размеров, после чего хрящевая прослойка исчезает, и концевые части, эпифизы, срастаются с основным телом кости.

Скелет примитивных млекопитающих развился из скелета звероподобных рептилий. В процессе дальнейшей эволюции в пределах класса млекопитающих

скелет испытывает значительные и сложные преобразования. Однако число костных элементов при этом изменяется относительно мало: возникновение новых костей имеет место лишь в очень немногих случаях, а исчезновение костей наблюдается сравнительно редко, за исключением, впрочем, дистальных частей конечностей, где иногда утрачиваются различные элементы в связи с изменением способов передвижения.

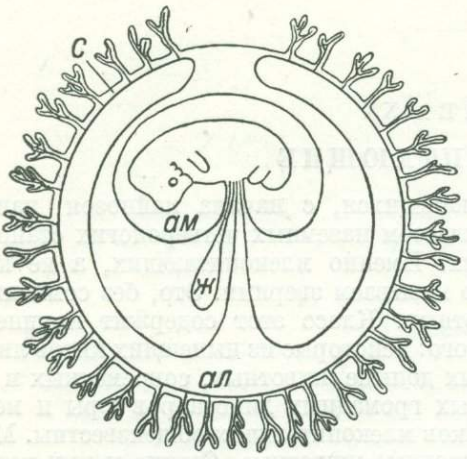



Рис. 607. Зародышевые оболочки плацентарного млекопитающего.

*ал* — аллантоис; *ам* — амнион; *жс* — желточный мешок; *с* — сероза. По Боасу.

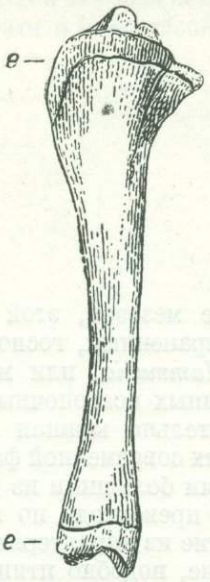



Рис. 608. Большая берцовая кость годовалого жеребенка.

*е* — эпифизы. По Боасу.

В шейном отделе позвоночника (рис. 609) почти всегда имеется семь позвонков, которые кажутся лишенными ребер, так как очень короткие ребра уже у зародыша срастаются с позвонками. Далее следует грудной отдел, состоящий обычно из двенадцати—четырнадцати несущих ребра позвонков, за которыми расположены лишенные ребер поясничные позвонки числом от пяти до семи, а за

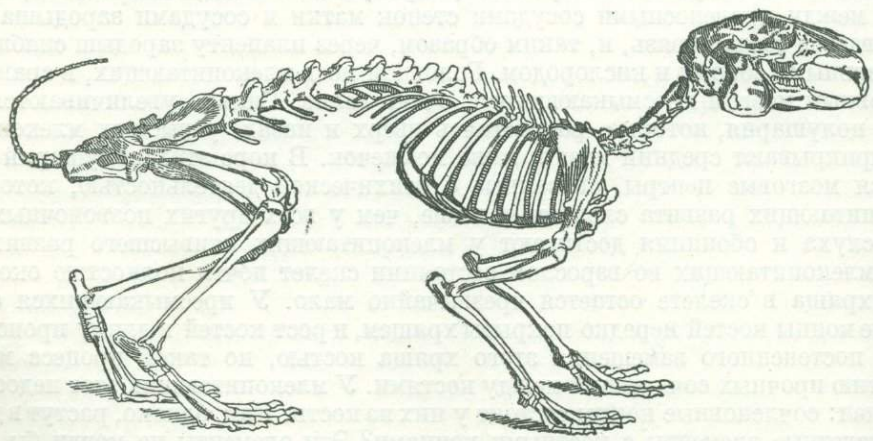


Рис. 609. Скелет кролика. По Бобринскому.

поясничными — крестцовые, которых бывает от двух до пяти. Число хвостовых позвонков в пределах класса сильно колеблется, изредка доходя до трех десятков. Надо заметить, что хвост у млекопитающих обычно гораздо резче обособлен от туловища, чем у пресмыкающихся, и является как бы придатком к телу животного.

Грудина играет у млекопитающих гораздо более важную роль, чем у рептилий: к ней прикрепляются наиболее длинные из грудных ребер, которые носят название *истинных*, в отличие от ребер, не доходящих до грудины и называемых *ложными*. Заметим, что необходимое для теплокровных животных непрерывное дыхание осуществляется преимущественно движениями ребер, соединенных с грудиной, и *диафрагмы*, т. е. мышечной перегородки, делящей полость тела на переднюю, грудную, и заднюю, брюшную, полость.

В общем осевой скелет близок к осевому скелету высших звероподобных рептилий, отличаясь от него, главным образом, сращением шейных ребер с соответствующими позвонками, обособлением в позвоночнике поясничного отдела, не несущего ребер, и некоторой редукцией хвоста, сделавшимся у млекопитающих лишь придатком, в некоторых случаях, правда, длинным.

Череп (рис. 610) млекопитающих значительно отличается от черепа высших звероподобных рептилий. Изменения связаны прежде всего с резким увеличением головного мозга, а также с преобразованиями, происшедшими в области носа, уха и зубной системы. В связи со значительным разрастанием головного мозга сильно увеличилась мозговая коробка. Некоторые кости черепа исчезают. Непарного глаза нет. У млекопитающих заднеглазничной кости уже нет, и у представителей примитивных групп глазница сзади не замкнута. В процессе эволюции у многих прогрессивных форм глазница вновь становится замкнутой, но исчезнувшая заднеглазничная кость уже не восстанавливается. Млекопитающие имеют височную дугу, которая образована скуловой костью и частью чешуйчатой кости, несущей суставную ямку для причленения нижней челюсти. Имевшиеся в черепной крыше рептилий два отдельных отверстия для наружных ноздрей слились в одно общее отверстие, над которым выступают свободные передние концы носовых костей. Млекопитающие имеют два затылочных мыщелка. Вторичное нёбо образовано у млекопитающих предчелюстными, верхнечелюстными и нёбными костями, как у высших звероподобных (например, у *Cynognathus*). Из семи костей, которые у рептилий составляли каждую половину нижней челюсти, у млекопитающих осталась только одна — зубная — кость. Эта единственная нижнечелюстная кость сочленяется, как мы уже отметили, с чешуйчатой костью, а не с квадратной, как у пресмыкающихся. Нижнечелюстная кость имеет *сочленовный отросток* (рис. 610). Впереди него находится *венечный отросток*, к которому прикрепляется височный мускул, смыкающий нижнюю челюсть с верхней. Ниже сочленовного отростка часто бывает так называемый *угловой отросток*. Изменения, происшедшие

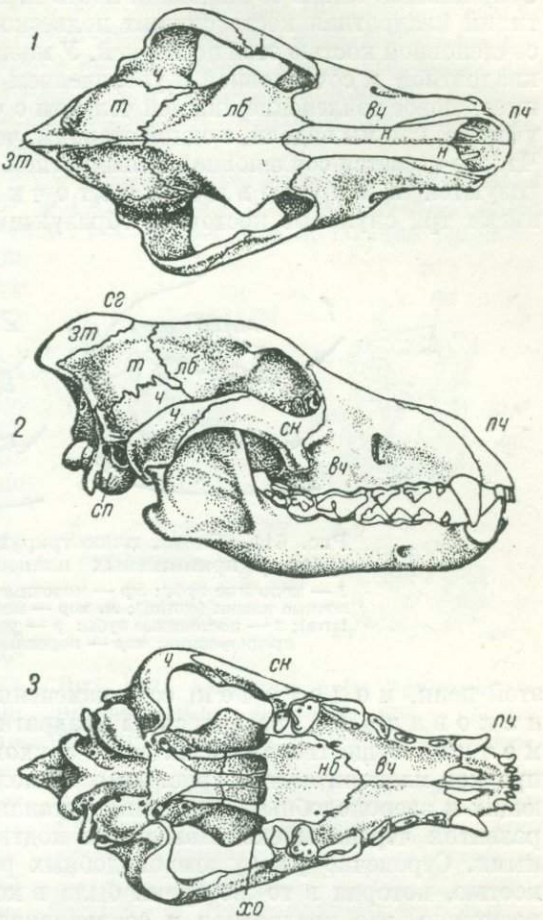



Рис. 610. Череп ископаемого волка *Canis dirus*. Плейстоцен.

*1* — сверху; *2* — сбоку; *3* — снизу. *вч* — верхнечелюстная кость; *зт* — затылочная; *лб* — лобная; *н* — носовая; *нб* — нёбная; *пч* — предчелюстная; *сг* — срединный (сагиттальный) гребень; *ск* — скуловая; *сп* — слуховой пузырь (bulla); *т* — теменная; *ч* — чешуйчатая; *хо* — внутреннее носовое отверстие (хоана). По Ромеру.

здесь, и сопряженные с ними преобразования в области уха, очень важны для филогении млекопитающих и потому заслуживают особого внимания. Некоторые кости нижней челюсти, имевшиеся у звероподобных рептилий, повидимому, совершенно исчезли. Однако угловая кость, в которой у звероподобных рептилий была выемка, где, повидимому, помещалась барабанная перепонка (рис. 542), сохранилась и превратилась у млекопитающих в барабанную кость. Сохранились также сочленовная кость и, в верхней челюсти, квадратная. У рептилий квадратная кость служит подвеском для нижней челюсти, сочленяясь с сочленовной костью этой последней. У млекопитающих же, в связи с уменьшением квадратной и сочленовной и увеличением зубной кости, возникает совершенно иное, новое сочленение нижней челюсти с черепом. В этом сочленении принимают участие, как мы видели, с одной стороны, чешуйчатая кость, а с другой — зубная. Что же касается сочленовной и квадратной кости, то они у млекопитающих преобразуются в слуховые косточки. Таким образом, млекопитающие имеют три слуховые косточки, образующие своего рода цепь. Наружное звено

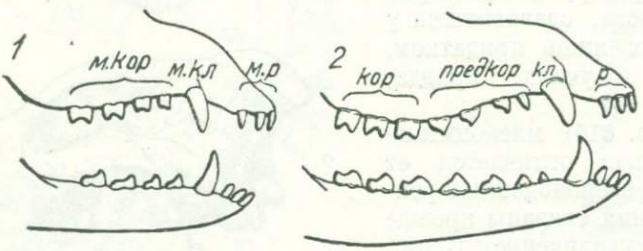



Рис. 611. Схема, иллюстрирующая типы и количество зубов у примитивных плацентарных млекопитающих. *1* — молочные зубы: *мр* — молочные резцы (incisivi); *м. кл* — молочные клыки (canini); *м. кор* — молочные предкоренные (praemolares); *2* — постоянные зубы: *р* — резцы; *кл* — клыки; *предкор* — предкоренные; *кор* — коренные (molares). По Ромеру.

этой цепи, молоточек, есть измененная сочленовная кость; среднее звено, наковальня, развилось из квадратной кости, а внутреннее звено, стремечко, существовало в качестве слуховой косточки уже у пресмыкающихся предков млекопитающих (рис. 542). Гомология всех этих элементов млекопитающих и звероподобных рептилий устанавливается изучением эмбрионального развития черепа млекопитающих и подтверждается палеонтологическими данными. Стремечко уже у звероподобных рептилий соприкасалось с квадратной костью, которая в то же время была в контакте с сочленовной костью. Вполне возможно, что квадратная и сочленовная начали нести функцию передатчиков звука еще до утраты квадратной костью ее старой функции подвеска нижней челюсти.

Млекопитающие имеют один, краевой ряд зубов. Зубная система — дифференцированная (рис. 611). Различаются резцы, клыки, предкоренные и коренные зубы. Две последние группы иногда удобно объединять под одним названием щечных зубов. Зубы, за исключением коренных, обычно у высших, плацентарных млекопитающих сменяются: после выпадения молочных зубов их место занимают постоянные; коренные зубы не имеют молочных предшественников. У сумчатых (стр. 398) зубы, за единственным исключением заднего предкоренного, повидимому, не сменяются. Примитивные плацентарные имеют в каждой половине каждой челюсти по три резца, один клык, четыре предкоренных и три коренных, а всего, следовательно, 44 зуба. Состав зубной системы млекопитающих выражается так называемой зубной формулой, которая дается в виде дроби. В числителе указываются числа резцов, клыков, предкоренных и коренных половины верхней челюсти, а в знаменателе — числа тех же зубов половины нижней челюсти. Таким образом зубную систему примитивных плацентарных можно выразить следующим образом:

$$\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3} \times 2 = 44$$

Зубная система человека выражается следующей формулой:

$$\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3} \times 2 = 32$$

Для обозначения различных групп зубов часто пользуются начальными буквами их латинских названий. Вот эти символы: *I* — резцы (incisivi), *C* — клыки (canini), *P* — предкоренные (praemolares) и *M* — коренные (molares). Нумерация зубов ведется спереди назад. Для обозначения каждого зуба удобно к соответствующему буквенному символу присоединить номер, ставя его выше или ниже строки, в зависимости от нахождения зуба в верхней или нижней челюсти. Так, $P^4$ означает «четвертый (последний, самый задний) верхний предкоренной», а $M_1$ — «первый (передний) нижний коренной».

Резцы в примитивной их форме обычно служат для откусывания пищи. Клыки в примитивном своем развитии имеют форму острого конуса. Щечные зубы, имеющие в большинстве случаев не менее чем по два корня, обычно размельчают, разжевывают пищу на мелкие кусочки. Передние щечные, т. е. предкоренные, имеют более простое строение, чем задние, коренные.

Характерные для млекопитающих зубы могли развиться из простых конических зубов типичных пресмыкающихся. Передние зубы млекопитающих (резцы и особенно клыки) сравнительно мало отличаются от этих простых зубов, и нетрудно представить себе, что первые развились из вторых. Труднее установить переход от простых конических зубов к предкоренным и, особенно, к коренным. Верхняя, жевательная сторона щечных зубов млекопитающих представляет собою площадку с несколькими бугорками и гребнями. Согласно господствующему среди палеонтологов представлению, исходным является тип коренных зубов, свойственный некоторым очень примитивным ископаемым плацентарным млекопитающим (рис. 612). У этих форм жевательная поверхность каждого верхнего коренного зуба имеет форму треугольника с тремя бугорками. Этот треугольник обращен своей вершиной внутрь, к языку. У вершины треугольника расположен бугорок, получивший название п р о т о к о н а. У противоположного, ближайшего к щеке, края треугольника расположены бугорки: передний, называемый п а р а к о н о м, и задний, называемый м е т а к о н о м. Один из этих трех бугорков, очевидно, гомологичен вершине конического зуба; остальные два бугорка возникли позже. Однако, при нынешнем состоянии вопроса о происхождении щечных зубов, едва ли можно определенно сказать, какой именно бугорок представляет собой первоначальную вершину простого зуба пресмыкающихся предков млекопитающих. Кроме этих основных бугорков, часто имеются еще два меньших: один, п р о т о к о н ю л ь, между протоконом и параконом, и другой, м е т а к о н ю л ь, кнутри от метакона.

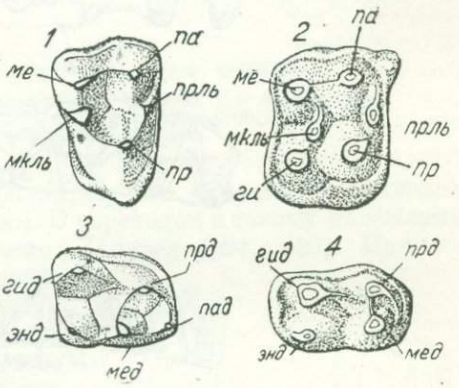



Рис. 612. Коренные зубы примитивных плацентарных. Верхний ряд — правые верхние коренные, нижний ряд — левые нижние коренные.

*1* — *Omomys*, нижнеэоценовый представитель *Tarsioidea*, с трехбугорчатым рисунком зуба; *2* — *Hyracotherium* — нижнеэоценовая лошадь, с развитым четырехбугорчатым рисунком зуба. Сокращения для верхних коренных: *ги* — гипокон; *ме* — метакон; *мкль* — метаконюль; *па* — паракон; *прль* — протоконюль; *пр* — протокон. Сокращения для нижних коренных: *энд* — эндоконид; *гид* — гипоконид; *мед* — метаконид; *пад* — параконид; *прд* — протоконид. По Ромеру.

Такой же треугольник нижнего коренного зуба обращен своей вершиной к языку, а основанием — к щеке. Три бугорка этого треугольника носят названия: п р о т о к о н и д, п а р а к о н и д и м е т а к о н и д (окончание «ид» отличает эти термины от названий бугорков верхнего коренного зуба). Позади этого треугольника находится менее высокая часть зуба, жевательная поверхность которой носит название п я т к и, где часто помещаются два бугорка:

наружный, гипоконид, и внутренний, эндоконид, между которыми у заднего края пятки часто бывает еще один бугорок, гипоконюлид.

Такие коренные зубы обычно называются бугорчато-режущими; они часто имеют довольно острые бугорки. При смыкании челюстей (рис. 613) во время жевания протокон попадает на пятку, производя раздавливающее действие. В то же время треугольник нижнего зуба лишь в незначительной степени касается жевательной поверхности верхнего зуба, бóльшая же часть этого треугольника оказывается против пространства между двумя соседними верхними зубами, и, таким образом, совершается режущее действие. У насекомоядных и даже у плотоядных форм этот примитивный тип зубов испытал сравнительно небольшие изменения. Зато у травоядных он значительно усложнился. Жевательная поверхность верхних и нижних коренных, приспособляясь к перетиранию

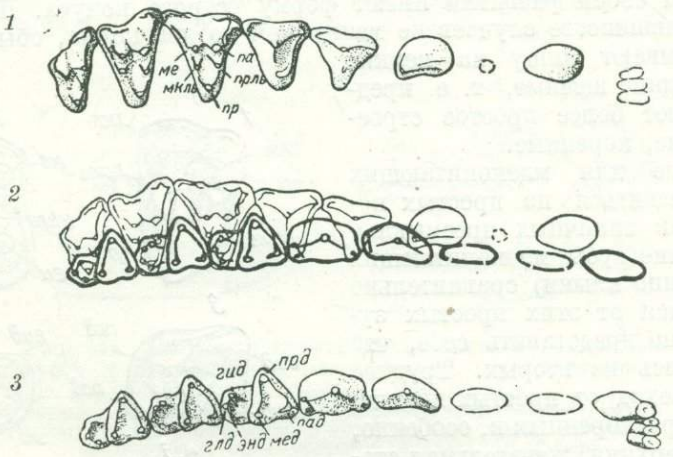



Рис. 613. Щечные зубы и клыки эоценового насекомоядного *Didelphodus*. Показано их взаимное расположение при замыкании челюстей.

*1* — правый верхний ряд зубов; *3* — левый нижний ряд зубов; *2* — наложение *1* на *3*; видно расположение зубов при замыкании челюстей. Каждый верхний зуб лежит кзади и кнаружи от соответствующего ему зуба нижней челюсти. Оба ряда частично заходят один за другой, производя разрезающее действие вдоль диагональной линии между каждым верхним зубом и лежащим за ним нижним. Прохождение верхнего зуба задерживается пяткой на соответствующем нижнем коренном; протокон входит во впадину пятки. *гид* — гипоконид; *глд* — гипоконюлид; *ме* — метакон; *мед* — метаконид; *мкль* — метаконюль; *па* — паракон; *пад* — параконид; *пр* — протокон; *прд* — протоконид; *прль* — протоконюль; *энд* — эндоконид. По Грегори из Ромера.

растительной пищи, принимает четырехугольную форму. При этом на верхнем зубе позади протокона появляется новый бугорок, гипокон, на нижнем же исчезает параконид, а пятка подымается до уровня передней части зуба. После этих изменений на верхнем зубе (рис. 612[2]) оказывается четыре больших бугорка (протокон, паракон, гипокон и метакон) и, кроме того, нередко два меньших (протоконюль и метаконюль), а на нижнем четыре бугорка (протоконид, метаконид, гипоконид, эндоконид), к которым часто присоединяется в пятке пятый бугорок, гипоконюлид.

У некоторых млекопитающих зубы сохраняют, в основном, только что описанный характер жевательной поверхности, на которой видны невысокие округленные бугорки. Такой бугорчатый тип зубов называется бунодонтным. У других млекопитающих здесь происходят значительные изменения в связи с приспособлением к тому или иному роду пищи (рис. 614). Иногда бугорки вытягиваются и принимают форму полумесяца. Этот лунчатый тип зубов называется селенодонтным. В других случаях между первоначально изолированными бугорками возникают соединяющие их гребни, и, таким образом, бугорки попарно сливаются друг с другом. Такой тип зубов, характеризующийся присутствием гребней, или лофов, называется лофодонтным (рис. 615).

Существуют также смешанные типы зубов, на которых имеются бугорки и «полумесяцы», или бугорки и гребни, или полумесяцы и гребни.

Уже у высших звероподобных пресмыкающихся произошли существенные отклонения от обычного для низших рептилий строения конечностей и их поясов

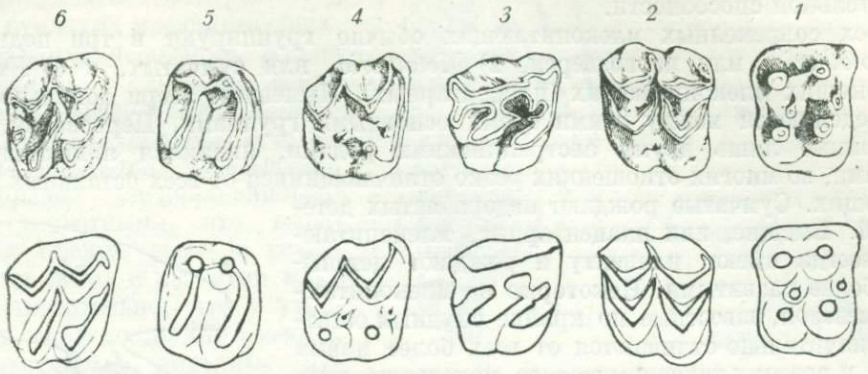



Рис. 614. Различные типы верхних коренных зубов копытных.

*1* — бунодонтный тип (*Hyracotherium*); *2* — селенодонтный (*Protoceras*); *3* — лофодонтный (*Rhynoceros*); *4* — буноселенодонтный (*Palaeosyops*); *5* — лофобунодонтный (*Tapirus*); *6* — лофоселенодонтный (*Anchitherium*). По Осборну.

в сторону строения, характерного для млекопитающих. Конечности удлинены и находятся, при обычной позе, под туловищем. С переходом к такому положению локоть оказался обращенным назад, а колено — вперед (рис. 609). При таком положении передних и задних ног кости конечностей подпирают туловище, и не требуется большого напряжения мускулов для того, чтобы держать туловище приподнятым над землей. Это является, естественно, благоприятным для усиления и совершенствования способов передвижения.

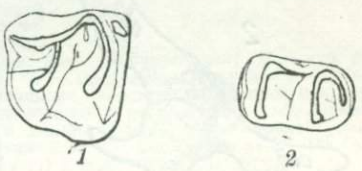



Рис. 615. Правый верхний (*1*) и левый нижний (*2*) коренные зубы *Rhinoceros*. Лофодонтный тип. По Ромеру.

У всех млекопитающих, за исключением некоторых низших форм, в плечевом поясе (рис. 616) отсутствуют межключица и коракоидные элементы; остается лишь маленький рудимент коракоида под лопаткой. Лопатка несет длинный гребень. В тазовом поясе (рис. 617) подвздошная кость расположена целиком впереди ямки для

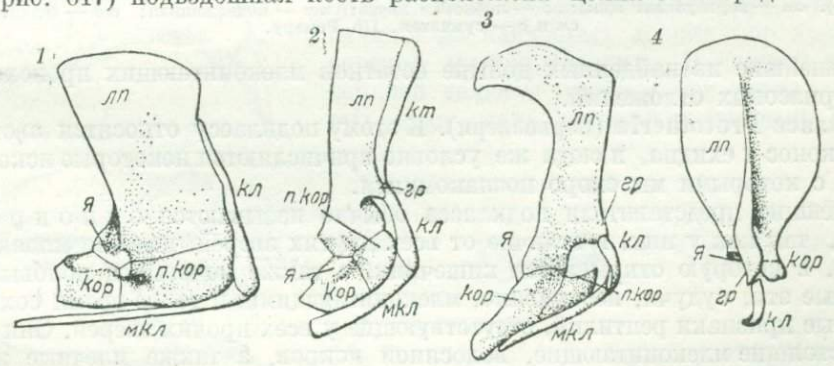


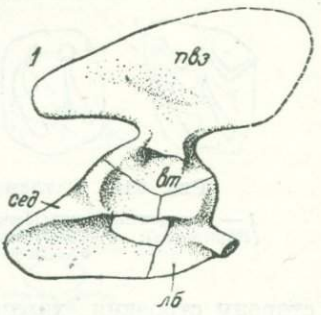

Рис. 616. Плечевые пояса звероподобных пресмыкающихся (*1* и *2*) и млекопитающих (*3* и *4*).

*1* — *Ophiacodon*; *2* — *Kannemeyeria*; *3* — *Ornithorhynchus* (утконос) из однопроходных; *4* — *Didelphys* из сумчатых. *гр* — гребень (на лопатке); *кл* — ключица; *кор* — коракоид; *кт* — клейтрум; *лп* — лопатка; *мкл* — межключица; *п. кор* — передний коракоид; *я* — ямка для плечевой кости. По Ромеру.

бедренной кости. Запястье, как и предплюсна, содержит небольшие, короткие кости, проксимальный ряд которых состоит в запястьи из трех, а в пред-

плюсне из двух элементов. Число фаланг отвечает формуле 2—3—3—3—3, но претерпевает у некоторых форм различные изменения. Первый палец несколько короче других. У примитивных плацентарных форм он немного отклонялся от остальных пальцев; это, очевидно, указывает на некоторую степень хватательной способности.

Всех современных млекопитающих обычно группируют в три подкласса: 1) *Prototheria*, или первозверей, 2) *Metatheria*, или сумчатых, и 3) *Eutheria*, или высших млекопитающих (плацентарных). Нынешние звери довольно легко распределяются между этими тремя основными группами. Первозвери, представленные лишь двумя австралийскими родами, являются яйцекладущими формами, во многих отношениях резко отличающимися от всех остальных млекопитающих. Сумчатые рождают недоразвитых детенышей. Высшие, или плацентарные, млекопитающие всегда имеют плаценту и рождают детенышей более развитыми. Некоторые из млекопитающих мезозоя, известные по крайне скудным остаткам, значительно отличаются от всех более новых форм, и поэтому таксономическое положение этих древнейших зверей остается пока сомнительным. Вот почему только что приведенное тройственное подразделение класса млекопитающих может быть принято палеонтологом лишь условно.



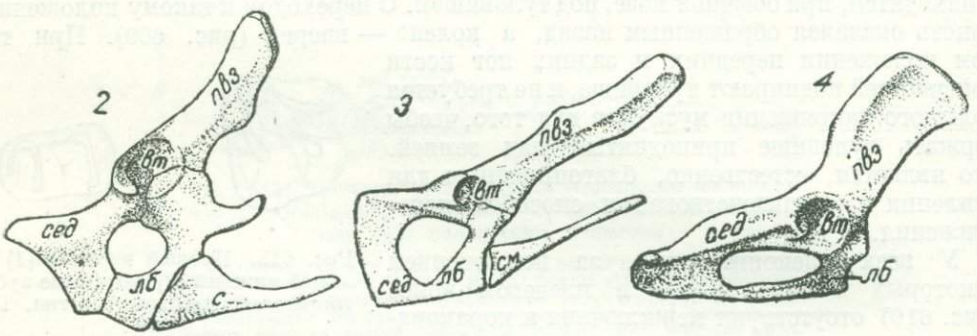




Рис. 617. Тазовые пояса звероподобного пресмыкающегося *Cynognathus* (*1*) и млекопитающих (*2*, *3*, *4*):

*1* — *Cynognathus*; *2* — *Ornithorhynchus*; *3* — *Didelphys*; *4* — *Daphoenodon* (миоценового родича волков). *вт* — вертлужная ямка; *лб* — лобковая кость; *пвз* — подвздошная; *сед* — седалищная; *см* и *с* — сумчатая. По Ромеру.

Древнейшие из найденных доныне остатков млекопитающих происходят из верхнетриасовых отложений.

**Подкласс Prototheria (первозвери).** К этому подклассу относятся австралийские утконос и ехидна, и сюда же условно причисляются некоторые ископаемые формы, с которыми мы скоро познакомимся.

Нынешние представители подкласса обычно называются о д н о п р о х о д н ы м и, так как у них, в отличие от всех других зверей, имеется клоака, т. е. полость, в которую открывается кишечник, а также мочевые и половые пути. Животные эти, будучи, несомненно, млекопитающими, в то же время сохраняют некоторые признаки рептилий, отсутствующие у всех прочих зверей. Они имеют, как настоящие млекопитающие, волосяной покров, а также млечные железы, правда, очень примитивного характера. Однопроходные — теплокровные животные, но температура тела у них в общем заметно ниже, чем у всех остальных зверей, колеблясь обычно между 29,5° и 32,5° С (крайние пределы, согласно имеющимся данным, 22° и 36°). Размножаются они, как рептилии, путем откладывания яиц. По характеру головного мозга животные эти довольно близки к пресмыкающимся. Скелет имеет весьма характерные для млекопитающих признаки, и, в частности, нижняя челюсть содержит только одну кость. Однако другие признаки скелета сближают однопроходных с рептилиями. Так, в плечевом по-

ясе (рис. 616) мы видим межключицу, два коракоидных элемента, а на лопатке нет свойственного всем другим млекопитающим продольного гребня. Заметим, что в тазовом поясе к лобовым костям спереди причленяются парные сумчатые кости (рис. 617[2]), как у сумчатых млекопитающих.

Сохраняя некоторые, весьма примитивные, древние черты строения, утконос (*Ornithorhynchus*) и ехидна (*Echidna*) в то же время являются чрезвычайно своеобразно специализированными животными, что выражается прежде всего в исчезновении зубов и развитии клюва. Замечательно, что у утконоса в юном состоянии имеются рудиментарные коренные зубы, впоследствии исчезающие (рис. 618). Однопроходные живут лишь в Австралии, где в четвертичных отложениях этого материка найден один крупный вид рода *Echidna*.

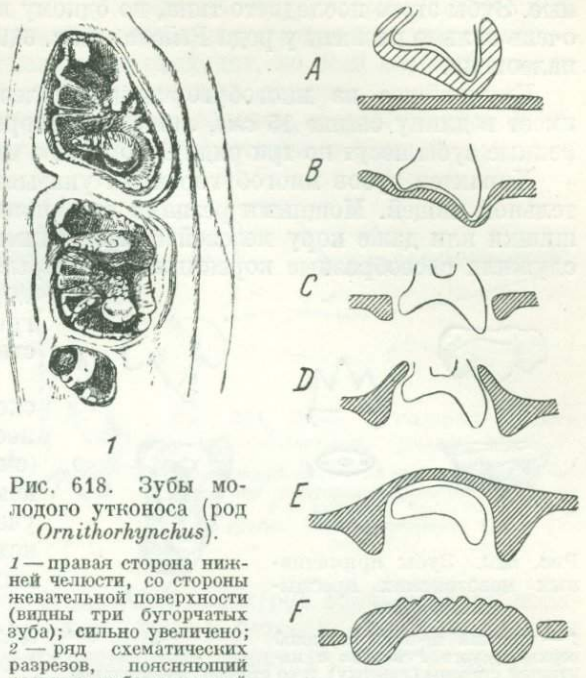
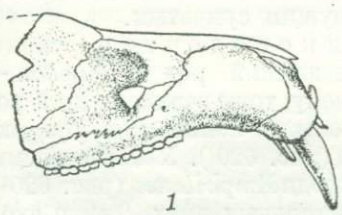



Рис. 618. Зубы молодого утконоса (род *Ornithorhynchus*).

*1* — правая сторона нижней челюсти, со стороны жевательной поверхности (видны три бугорчатых зуба); сильно увеличено; *2* — ряд схематических разрезов, поясняющий развитие зуба и роговой пластинки в верхней челюсти. *A* — зуб, покрытый эмалевым органом, еще не прорезался; *B* — зуб, уже готовый прорезаться; *C* — прорезывание зуба; *D* — получившийся прорыв начинает зарастать прорванной кожицей, которая при этом утолщается и роговеет; *E* — образование роговой пластинки и изоляция зуба; *F* — вполне развившаяся роговая пластинка после выпадения зуба. По Стюарту (*1*) и Поультону (*2*).

К подклассу первозверей обычно относят так называемых многобугорчатых (*Mutlituberculata*), очень своеобразных животных, которые известны от верхнего триаса до нижнего эоцена. Свое название эта группа получила потому, что на коренных зубах ее представителей имеются многочисленные бугорки. В каждой половине верхней и нижней челюсти выделяется один очень сильно развитый резец.




Древнейший представитель группы, род *Tritylodon* (рис. 619), известен по неполному черепу, найденному в слоях, возраст которых определяется как верхнетриасовый. Это — древнейший из найденных до сих пор ископаемых черепов млекопитающих. В каждой половине верхней челюсти имеется три резца, из которых один очень мощный и длинный. Большие

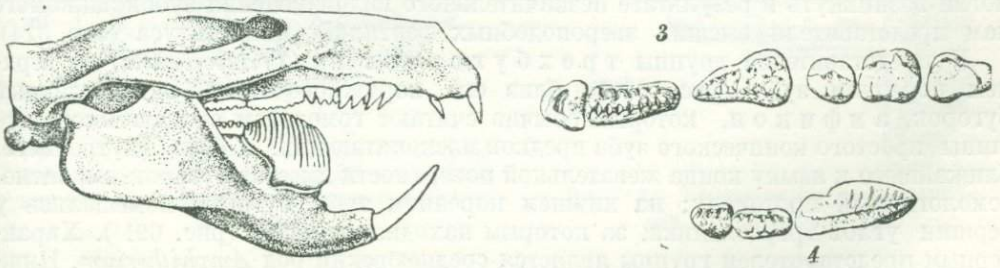



Рис. 619. Черепа и зубы многобугорчатых.

*1* — *Tritylodon longaevus*, передняя часть черепа. × 1½; *2* — *Ptylodus* (длина черепа около 7,5 см); *3* — верхние зубы той же формы; *4* — ее нижние зубы. По Ромеру.

коренные зубы несут многочисленные бугорки, расположенные в три ряда, тянущиеся спереди назад.

Род *Plagiaulax* (верхняя юра и нижний мел) имеет в нижней челюсти коренные зубы с двумя рядами бугорков и высокие режущие гребневидные предкоренные. Зубы этого последнего типа, по одному в каждой половине нижней челюсти, очень сильно развиты у рода *Ptilodus* (рис. 619[2] и 619[3]) из верхнего мела и нижнего палеоцена.

Крупнейшее из многобугорчатых, палеоценовый род *Polymastodon* (череп имеет в длину свыше 15 *см*), лишен предкоренных режущего типа; верхние коренные зубы несут по три ряда бугорков, а нижние по два.

Характер зубов многобугорчатых указывает на то, что они питались растительной пищей. Мощными резцами они, повидимому, захватывали и отгрызали шишки или даже кору мезозойских семенных растений; для измельчения пищи служили своеобразные коренные. Некоторые формы имели гребневидные предкоренные, которыми они могли перегрызать захватываемые крупные части растений.

Рис. 620. Зубы примитивных мезозойских пресмыкающихся.

*1* — верхний правый коренной верхнеюрского *Priacodon* с наружной стороны (наверху) и со стороны жевательной поверхности (внизу); *2* — нижний коренной зуб среднеюрского *Amphilestes* сбоку (наверху) и со стороны жевательной поверхности (внизу); *3* — правый верхний коренный зуб *Melanodon*, из трехбугорчатых, сбоку (наверху) и со стороны жевательной поверхности (внизу). *амф* — амфикон; *пр* — вероятный гомолог протокона. Значительно увеличено. По Ромеру (*1, 3*) и Берри (*2*).

Некоторые ученые усматривают сходство между зубами юных утконосов и коренными многобугорчатых (см. рис. 618). Ссылаясь на эту и немногие другие черты сходства, эти ученые высказывают мнение о происхождении нынешних однопроходных от многобугорчатых.

Многобугорчатые были довольно долговечной группой: появляясь в геологической летописи, повидимому, с верхнего триаса, они исчезают в эоцене.

**Подкласс Metatheria (сумчатые).** Очень трудно решить вопрос о таксономическом положении некоторых юрских форм, которые в большинстве случаев известны по крайне скудным остаткам, чаще всего — по отдельным зубам. Совершенно условно относя эти формы к подклассу *Metatheria*, мы должны помнить, что у нас нет определенных морфологических данных, которые указывали бы на близость этих форм к ныне живущим сумчатым.

Прежде всего познакомимся с группой триконодонтов, типичными представителями которых являются верхнеюрский род *Triconodon* — животное, величиной с кошку, и очень близкий к нему, тоже верхнеюрский род *Priacodon*. Коренные зубы этих форм имели по три острых конических бугорка почти одинаковой высоты, расположенных в один ряд (рис. 620[1]). У более примитивного представителя той же группы, среднеюрского рода *Amphilestes* (рис. 620[2]), средний бугорок был выше и больше каждого из остальных двух. Такие зубы могли возникнуть в результате незначительного видоизменения зубов знакомого нам представителя высших звероподобных рептилий, циногнатуса (стр. 374).

У представителей группы трехбугорчатых (*Trituberculata*) на верхнем коренном зубе (рис. 620[3]), близ его наружного края, виден главный бугорок, амфикон, который обычно считают гомологом единственной вершины простого конического зуба предков млекопитающих, а близ внутреннего, ближайшего к языку конца жевательной поверхности имеется бугорок, вероятно, гомологичный протокону; на нижнем коренном зубе бугорки помещались у вершин углов треугольника, за которым находилась пятка (рис. 621[1]). Характерным представителем группы является среднеюрский род *Amphitherium*. Нижняя челюсть этой формы, как видно на рис. 621[2], имеет хорошо развитый, но не загнутый угловой отросток (ср. рис. 622). Зубы представителей этой группы, повидимому, близки к типу, исходному для настоящих сумчатых и плацентарных, и вполне вероятно, что именно эта группа дала начало как сумчатым, так и плацентарным млекопитающим. Трехбугорчатые были маленькими животными, питавшимися, очевидно, преимущественно насекомыми, но, вероятно, и другими

мелкими животными, а также и яйцами рептилий. Насколько можно судить по сохранившимся остаткам, их головной мозг был меньше, чем у более новых млекопитающих, но значительно больше, чем у звероподобных пресмыкающихся.

В верхнемеловых отложениях встречаются остатки сумчатых и плацентарных — двух групп, которые, как мы уже сказали, происходят, по всей вероятности, от трехбугорчатых и которые продолжают существовать доныне.

Сумчатые в настоящее время живут, главным образом, в Австралийской области, и лишь немногие, примитивные формы существуют в Южной Америке. Самки почти всех форм сумчатых носят детенышей в особом мешке, образованном кожной складкой на брюхе. Плацента, за редкими исключениями, отсутствует. Головной мозг более объемист, чем у однопроходных, но значительно уступает по величине и диференциации, головному мозгу плацентарных. В отличие от плацентарных, угловой отросток нижнечелюстной кости загнут внутрь (рис. 622).

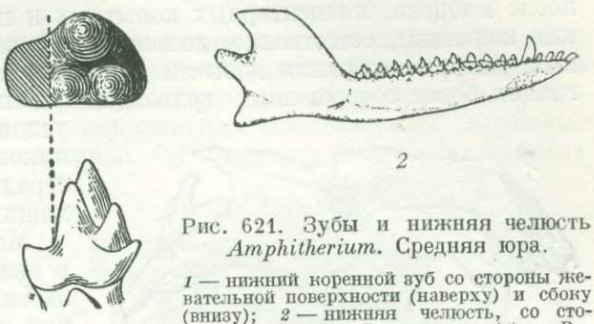


Рис. 621. Зубы и нижняя челюсть *Amphitherium*. Средняя юра.

*1* — нижний коренной зуб со стороны жевательной поверхности (наверху) и сбоку (внизу); *2* — нижняя челюсть, со стороны языка. По Суиннертону (*1*) и Ромеру (*2*).

Зубная система характеризуется тем, что сменяется только один зуб — последний предкоренной. В плечевом поясе (рис. 616[4]) от обоих коракоидов, которые были у предков млекопитающих и которые еще сохраняются у однопроходных, остается, как и у плацентарных, лишь бугорок на конце лопатки. Межключица исчезла, а на лопатке уже имеется свойственный и высшим млекопитающим гребень. В тазовом поясе впереди лобковых костей располагаются, как и у однопроходных, парные сумчатые кости (рис. 617[3]).

Древнейшие сумчатые были, по всей вероятности, древесными животными, на что указывают многие морфологические признаки и, прежде всего, — характер конечностей.

Сумчатых обычно делят на две большие группы — *многорезцовых* и *двурезцовых*.

У представителей первой, более примитивной, группы число верхних резцов доходит до пяти. Сюда относятся насекомоядные, всеядные и плотоядные формы. Типичным и в то же время очень примитивным представителем этой группы является американский опоссум (род *Didelphys*, рис. 622), который имеет пять верхних резцов и четыре нижних. Близкие к этому роду формы известны в ископаемом состоянии с верхнего мела, причем нижнетретичные представители этой группы найдены, кроме Америки, также в Европе и в Азии.

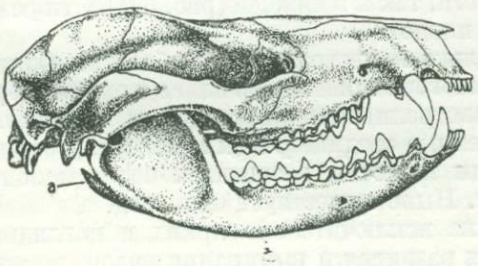


Рис. 622. Череп ныне живущего *Didelphys* (оппосум). *a* — характерный отогнутый внутрь угловой отросток нижней челюсти. По Ромеру.

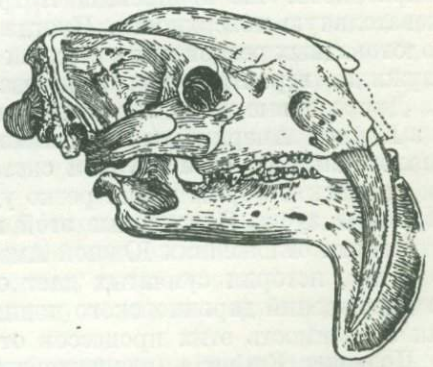


Рис. 623. *Thylacosmilus atrox*. Плиоцен. × $^1/_4$. По Риггсу.

Следует отметить, что в Южной Америке, которая с начала палеоцена представляла собой, повидимому, изолированный материк, существовали хищные сумчатые, достигавшие больших размеров. Это связано с тем, что среди плацентарных, которые успели проникнуть в эту область до ее обособления, не было хищных форм. Хищные из южноамериканских сумчатых по своей зубной системе напоминают настоящих плацентарных плотоядных. Один из последних их представителей, живший в плиоцене, имел огромные верхние клыки (рис. 623), похожие на клыки саблезубого тигра (ср. рис. 627). Вымирание всех сумчатых плотоядных Южной Америки связано, без сомнения, с проникновением сюда, после миоцена, плацентарных копытных и плацентарных хищных. Плацентарные копытные, естественно, должны были вытеснить тех примитивных травоядных, которые служили добычей сумчатым хищникам. Таким образом, иммиграция более совершенных травоядных должна была существенно ухудшить условия существования сумчатых хищников, которые в то же время сильно страдали от конкуренции со стороны хищников из высших млекопитающих.

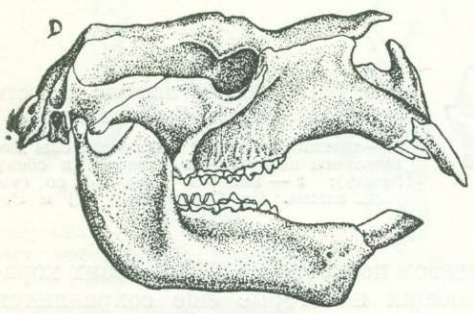


Рис. 624. *Diprotodon*, гигантское австралийское двурезцовое сумчатое. Плейстоцен. (длина черепа около 1 *м*). По Ромеру.

Многорезцовые богато представлены в нынешней фауне Австралийской области, которая обособилась от остальной суши раньше, чем Южная Америка, — еще в меловом периоде. В это время там из млекопитающих были, очевидно, лишь примитивные сумчатые, близкие к опоссуму. Из этих примитивных сумчатых развилась вся разнообразная фауна сумчатых Австралии и соседних с нею островов. Эволюция сумчатых привела, естественно, к формам, приспособленным к весьма различным условиям существования. Не удивительно, что среди австралийских многорезцовых есть, например, сумчатый «волк», напоминающий настоящего волка и еще более похожий на некоторых верхнетретичных южноамериканских хищников.

Так называемые двурезцовые в настоящее время живут только в Австралийской области. Они развились, без сомнения, здесь же из древних, близких к опоссуму форм, перешедших к травоядному питанию. Число верхних резцов сократилось, оно не превышает трех. Коренные зубы имеют четырехугольную жевательную поверхность. Иногда бывает сильно развита одна пара больших долотовидных резцов как в верхней челюсти, так и в нижней (рис. 624). Эти резцы служили, вероятно, для разгрызания плодов.

Двурезцовые жили и развивались только в Австралийской области. Однако и в Южной Америке из примитивных многорезцовых развилась группа форм, аналогичных по своей зубной системе австралийским двурезцовым. Эти южноамериканские формы имеют резко удлиненные средние резцы и четырехугольные коренные зубы. Ископаемые этой группы известны в эоцене и более молодых третичных отложениях Южной Америки. Ныне существует один род.

Итак, история сумчатых дает одно из исключительно ярких и наглядных подтверждений дарвиновского понимания развития и вымирания видов, показывая зависимость этих процессов от взаимоотношений между организмами.

**Подкласс Eutheria (плацентарные, или высшие млекопитающие).** Животные этого подкласса, как мы уже говорили, всегда имеют хорошо развитую плаценту, в связи с чем детеныши рождаются у них более развитыми, чем у сумчатых, от которых плацентарные отличаются значительно более высоко развитым головным мозгом, а также некоторыми признаками скелета, в частности, тем, что у них угловой отросток нижнечелюстной кости не отогнут внутрь, а сумчатые кости всегда отсутствуют. Кроме того, у плацентарных, в отличие от сумчатых, всем постоянным зубам, за исключением коренных, предшествуют молочные зубы. Примитивная зубная система отвечает формуле $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$. Часто некоторые

зубы исчезают, но лишь в редких случаях наблюдается увеличение числа зубов.

Плацентарные весьма обильно представлены в кайнозое. Еще недавно, лет пятнадцать назад, мы ничего не знали о плацентарных мелового периода. Тем не менее, поскольку целый ряд групп плацентарных появляется в геологической летописи с начала нижнетричной эпохи, не было сомнения в том, что первые плацентарные появились задолго до конца мела и что, более того, они уже в меловом периоде успели испытать некоторую эволюцию по различным направлениям. Эти соображения подтвердились находкой верхнемеловых плацентарных в Монголии.

Отряд *Insectivora* (насекомоядные). Самые примитивные из известных ныне плацентарных принадлежат к отряду насекомоядных. Сюда относятся небольшие животные, зубная система которых более или менее близка к приведеной нами формуле, характерной для примитивных плацентарных. Коренные зубы почти всегда имеют острые бугорки. Скуловая дуга во многих случаях становится неполной.

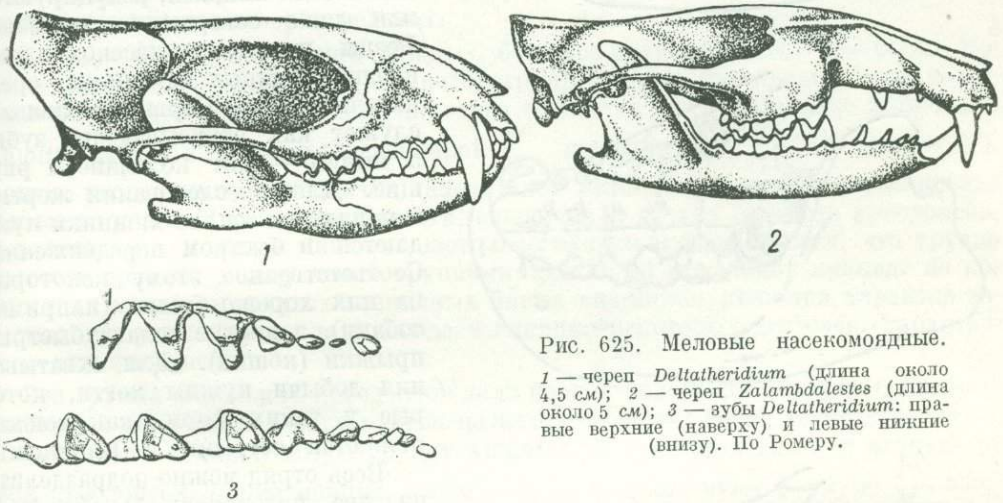



Рис. 625. Меловые насекомоядные.

*1* — череп *Deltatheridium* (длина около 4,5 *см*); *2* — череп *Zalambdalestes* (длина около 5 *см*); *3* — зубы *Deltatheridium*: правые верхние (наверху) и левые нижние (внизу). По Ромеру.

Одной из самых примитивных форм является род *Deltatheridium* (рис. 625[1]), найденный в верхнем мелу Монголии. Коренные зубы этой формы носят весьма примитивный характер. На верхнем коренном зубе паракон и метакон находятся почти в центре жевательной поверхности и еще не вполне отделились друг от друга. Эти бугорки обособились один от другого лишь у своих верхушек. Такое состояние паракона и метакона считается переходным от единого еще амфикона юрских трехбугорчатых к обособившимся паракону и метакону типичных плацентарных, у которых эти бугорки отдалены друг от друга и находятся у наружного края жевательной поверхности.

Другая форма, найденная в верхнемеловых отложениях Монголии, род *Zalambdalestes* (рис. 625[2]), принадлежит к той группе насекомоядных, к которой относится обыкновенный еж. На верхних коренных зубах паракон и метакон отделены и отодвинуты друг от друга и находятся у наружного края жевательной поверхности.

Некоторые насекомоядные обнаруживают близкое сходство с древними примитивными приматами, т. е. с тем отрядом, к которому принадлежат обезьяны и человек. Вообще же говоря, насекомоядные являются исходной группой, которая дала начало, вероятно, всем основным, крупнейшим группам плацентарных.

В частности, к насекомоядным близка такая специализированная группа, как отряд *Chiroptera*, или рукокрылых (летучих мышей), который произошел, по всей вероятности, от каких-то древних насекомоядных.

Отряд *Carnivora* (хищные). Некоторые из древних насекомоядных, постепенно переходя к питанию позвоночными животными, и прежде всего — млекопитающими, становятся плотоядными. Приспособление к плотоядному

питанию обусловливает существенные морфологические изменения. Значительные преобразования происходят в зубной системе. Животному, питающемуся мясом, нужен какой-то аппарат для разрезания мяса и рассечения жестких сухожилий. Зубы бугорчато-режущего типа, имевшиеся уже у примитивных насекомоядных, производили, как мы отметили, режущее действие (см. стр. 394). У хищных эта функция усиливается путем развития из бугорчато-режущих зубов обычно одной пары специализированных зубов, которые становятся высокими, узкими и удлиненными. Это — так называемые хищные, или плотоядные, зубы (рис. 626). У современных хищных такой режущий аппарат составляют последний верхний предкоренной $P^4$ и первый нижний коренной $M_1$. У многих форм зубы, расположенные позади хищных, редуцируются или даже совершенно исчезают. Резцы и клыки насекомоядных предков хищных изменились сравнительно мало. Первые у хищных служат как откусывающие зубы, а вторые — как колющие и рвущие. Для преследования жертвы и нападения на нее хищники нуждаются в быстром передвижении. Соответственно этому некоторые из них хорошо бегают (например собаки), а другие делают быстрые прыжки (кошки). Для схватывания добычи нужны когти, которые у таких форм, как кошки, являются острыми и втяжными.

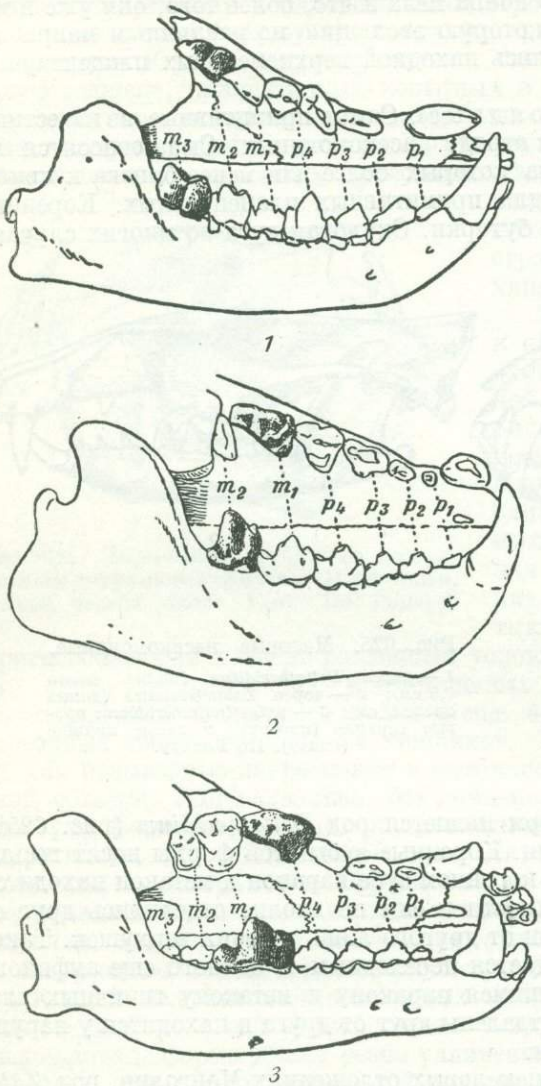



Рис. 626. Различные пути эволюции хищных зубов у *Carnivora*.

*1* — *Hyaenodon* (верхний эоцен и олигоцен); *2* — *Oxyaena* (нижний эоцен); *3* — *Canis lupus* (современный волк). Хищные зубы заштрихованы. По Абелю.

Весь отряд можно подразделить на два подотряда: 1) *Creodonta* (креодонты, древние хищники) и 2) *Fissipedia* (фиссипедии, новые хищники).

Креодонты появляются в геологической летописи в начале палеоцена, достигают расцвета в эоцене, затем становятся все более и более редкими, несомненно в связи с вымиранием примитивных копытных, на которых они охотились, и с распространением более совершенных хищников из подотряда фиссипедий. В олигоцене эти древние хищники почти совершенно исчезают, но все-таки немногие представители одного из семейств продолжают существовать на значительно сократившейся, повидимому, площади, в нижнем миоцене.

Креодонты имели довольно маленькую мозговую коробку. Зубная система первоначально была полная, с бугорчато-режущими коренными зубами, но впоследствии произошли изменения, которые мы отметим при рассмотрении отдельных групп этого подотряда.

Семейство *Arctocyonidae* объединяет самых примитивных креодонтов палеоцена. Головной мозг у них был мал. Имеются бугорчато-режущие коренные зубы, а хищных зубов еще нет. Эта группа является переходной от примитивных

меловых насекомоядных к типичным хищным. Представители рода *Arctocyon* достигали размеров нынешних медведей.

Представители семейства *Mesonychidae* (палеоцен — нижний олигоцен) тоже лишены хищных зубов. Щечные зубы имели притупленные бугорки. Дистальные фаланги были расщеплены надвое. Одна нижнеолигоценовая форма является подлинным гигантом среди хищных всех времен: длина черепа у нее немногим меньше метра.

Семейство *Hyaenodontidae* (эоцен — нижний миоцен) развилось, по всей вероятности, из палеоценовых арктоционид. У них имеются три пары режущих зубов на каждой половине каждой челюсти. Из этих пар зубов наиболее мощной является пара $\frac{M^2}{M_3}$ (рис. 626[1]). Дистальные фаланги расщеплены надвое. К концу олигоцена группа почти совершенно исчезает, но в Индии и Африке она, повидимому, продолжает существовать до нижнего миоцена.

У семейства *Oxyaenidae* (эоцен) хищными зубами сделались $\frac{M^1}{M_2}$, а зубы, расположенные позади них, испытывают редукцию (рис. 626[2]). Одна из форм этой группы достигала размеров медведя.

С точки зрения филогении хищных, большое значение имеет семейство *Miacidae* (палеоцен — олигоцен), от которого произошли фиссипедии, или новые хищники. Почти все представители этого семейства были маленькие животные. Хищные зубы у них представлены парой $\frac{P^4}{M_1}$, как и у фиссипедий (рис. 626[3]). С этими последними их сближает, далее, такой важный признак, как увеличение головного мозга. Дистальные фаланги, в отличие от других семейств креодонтов, не расщеплены. В общем миациды настолько близки к фиссипедиям, что трудно провести границу между этими группами. Одним из признаков миацид, по которым их можно отличить от типичных новых хищников, является характер запястья, где у миацид мы не наблюдаем слияния некоторых косточек, характерного для фиссипедий.

Эта группа маленьких креодонтов дала начало подотряду *Fissipedia*, который известен с верхнего эоцена, с олигоцена же представляет собой господствующую, а с миоцена — единственную группу хищных. У этих животных, в отличие от всех креодонтов, кроме миацид, хищные зубы соответствуют формуле $\frac{P^4}{M_1}$, а конечные фаланги не расщеплены. От миацид они отличаются уменьшением числа косточек запястья, вследствие слияния трех косточек в одну, и некоторыми другими признаками.

Фиссипедии верхнего эоцена и нижнего олигоцена в большинстве — небольшие формы. Более новые формы подотряда представляют большое разнообразие. Сюда относятся собаки, еноты, медведи, куницы, гиены, кошки и другие хищные.

Семейство *Felidae* (олигоцен — ныне) представляет собою группу наиболее специализированных, во многих отношениях, хищных. Они не принадлежат к хорошо бегающим формам. Для нападения на жертву они тихо подкрадываются к ней и затем делают внезапный прыжок. В связи с таким способом нападения они имеют очень гибкий скелет и острые, втяжные когти. Клыки хорошо развиты. Хищные зубы представляют собой хорошо развитый режущий аппарат. Зубов с перетирающими или перемалывающими поверхностями нет, и позади хищного зуба сохраняется лишь маленький верхний коренной.

От нынешних кошек рода *Felis* заметно отличается группа так называемых саблезубых кошек, существовавших от олигоцена до плейстоцена. Характерными представителями саблезубых кошек являются саблезубые тигры родов *Machairodus* (средний миоцен — нижний плейстоцен Евразии) и *Smilodon* (плейстоцен Северной и Южной Америки). Эти животные (рис. 627) имели чрезвычайно длинные верхние клыки. Венечный отросток нижней челюсти был укорочен. Челюсти могли раздвигаться почти до прямого угла. Нападая на травоядных млекопитающих, саблезубые тигры вонзали свои верхние клыки в тело жертвы. Весьма вероятно, что они охотились, главным образом, на животных с толстой кожей

(например, на мастодонтов), причем своими длинными клыками они кололи и резали свою жертву, которая истекала кровью. Смилодон отличается от махайродуса более мощными верхними клыками и более редуцированными предкоренными зубами. Вполне возможно, что исчезновение этих животных связано с вымиранием мастодонтов.

Самостоятельную и своеобразную ветвь хищных представляет подотряд *Pinnipedia* (ластоногих), к которому относятся тюлени и моржи. Предками этих водных животных были, вероятно, примитивные фиссипедии.

Некоторые приспособления копытных млекопитающих. Различные группы копытных травоядных плацентарных развились, как и хищные, от примитивных меловых насекомоядных. Примитивнейшие из известных доныне представителей копытных, как мы скоро увидим, довольно близки к примитивным креодонтам. Согласно данным современной палеонтологии, различные отряды копытных произошли независимо один от другого от различных некопытных родоначальных форм, общий предок которых должен был принадлежать к числу примитивных насекомоядных. Следовательно, копытные, по-видимому, не составляют единой, с точки

Рис. 627. Саблезубые тигры.

*1* — череп *Machairodus cultridens* (нижний плиоцен); *2* — реставрация *Smilodon*. По Абелю (*1*) и Осборну (*2*).

зрения естественной классификации, группы, а сходство между отдельными отрядами связано с приспособлением к сходным условиям существования. Все копытные — травоядные животные, приспособленные к передвижению по земле. Естественно, что зубная система этих животных должна была развиваться в соответствии с характером пищи, а ноги — в соответствии со способом передвижения. Чтобы познакомиться с обычными для копытных приспособлениями, рассмотрим некоторые черты строения лошади. Строение лошади приспособлено к жизни на открытых пространствах и прежде всего, с одной стороны, к бегу, а с другой — к питанию травянистой растительностью. Конечности у лошади длинные и тонкие. С почвой соприкасается лишь конец единственного пальца, одетый в копыто, которое представляет собой видоизмененный коготь. Мускулы, приводящие в движение конечности, сосредоточены в значительной степени в верхних частях конечностей, причем тонкие сухожилия передают движения дистальным частям конечностей, благодаря чему увеличивается быстрота движения без укорочения шага.

В передней конечности локтевая кость сильно редуцирована и срастается с увеличившейся лучевой костью, которая и несет всю тяжесть; подобным же образом в задней конечности малая берцовая кость почти исчезла, а большая берцовая несет всю тяжесть тела. Редукция локтевой и малой берцовой костей влечет за собой утрату способности вращательного движения конечностей, так как вращательное движение совершается лишь вследствие комбинированного действия лучевой и локтевой костей. Движение в суставах конечностей происходит лишь в одной передне-задней плоскости: нога приспособлена специально для бега.

В связи с удлинением конечностей удлиняется и шея, так как животное, питающееся травой, должно легко дотягиваться мордой до почвы. По той же причине и череп лошади вытягивается в длину. Удлинение головы имеет существенное значение: во-первых, для травоядного важно охватывать взглядом возможно бóльшее пространство в то время, когда животное, наклонив голову, пасется; во-вторых, лишь при удлиненной голове может быть достаточно места для развития высоких жевательных зубов, характерных для травоядного, питающегося жесткой пищей. В связи с удлинением челюстей передние зубы, служащие для захвата пищи (резцы), значительно отдалены от прочих, служащих для пережевывания пищи (предкоренных и коренных). Таким образом, между передними зубами и предкоренными есть лишенный зубов промежуток, называемый диастемой.

Зубы имеют очень высокую коронку. Клыки, не играющие у лошадей большой роли, значительно редуцируются. Коренные зубы (а также большинство предкоренных, которые приобретают строение коренных) имеют на жевательной поверхности эмалевые гребни и площадки дентина и цемента; так как эмаль — самая прочная, твердая часть зуба, то она при снашивании зуба всегда выдается гребнями на жевательной поверхности, что является существенным приспособлением для перетирания пищи.

Такая высокая специализация, которой характеризуется нынешняя лошадь, могла возникнуть лишь в результате длительного процесса эволюции. Этапы этой эволюции иллюстрируются различными более примитивными копытными.

В зубной системе приспособление к травоядной пище обусловливает развитие, из зубов бугорчато-режущего типа, бунодонтных зубов с четырехугольной жевательной поверхностью (стр. 394), которые были у одного из древнейших предков лошади и которые характерны, например, для свиньи. Но у большинства копытных из бунодонтных зубов развиваются селенодонтные (лунчатые) или лофодонтные (стр. 394). Первоначально коренные зубы всех копытных были низкокоронковые (рис. 628[1]). Но поскольку трущиеся друг о друга зубы сильно изнашиваются, — особенно при пережевывании жесткой травы, с которой захватываются и землистые частицы, — вполне естественно, что из низкокоронковых коренных зубов у многих копытных развиваются высококоронковые (рис. 628[2]), с цементом между гребнями. Далее, жевательная функция щечных зубов нередко усиливается путем расширения предкоренных зубов и увеличения их жевательной поверхности. В результате такого изменения предкоренные уподобляются коренным, что характерно, например, для лошади.

Наиболее типичные копытные — животные быстро передвигающиеся, бегающие. У таких форм кости первого сегмента конечностей — плечевая и бедренная — короче костей второго сегмента (рис. 629[1]), причем локтевая и малая берцовая часто редуцируются. Сегменты конечностей почти утратили способность к вращательным движениям и движутся, главным образом, в одной, передне-задней плоскости. У типичных копытных нога касается земли лишь концами пальцев, на которых развиваются копыта. При этом боковые, менее длинные пальцы постепенно перестают упираться в землю и поэтому понемногу редуцируются. Сначала редуцировался и исчезал первый, внутренний палец. Дальнейшая редукция пальцев шла двумя способами. У одних копытных самым длинным был третий палец, который в процессе эволюции становился все более и более мощным, в то время как остальные пальцы испытывали редукцию. Примером такого непарнопалого типа редукции является лошадь. У других копытных третий и четвертый пальцы имели первоначально одинаковую длину, и они-то постепенно увеличиваются, в то время как второй и пятый уменьшаются и даже исчезают. Этот парнопалый тип редукции характерен для таких копытных, как свиньи, быки, верблюды и олени. Замечательно, что путем удлинения тех костей пясти и плюсны, которые соответствуют увеличивающимся пальцам, у копытных возникает новый, третий сегмент конечностей, которые, таким образом, удлиняются. Подобное удлинение конечностей всегда связано с совершенствованием быстрого передвижения, бега. В то же время те кости пясти и плюсны, которые соответствуют редуцирующимся пальцам, тоже, естественно, уменьшаются, со-

храняясь нередко в виде тонких косточек, называемых грифельными (например, у лошади, см. стр. 413).

Заметим, что различные пальцы примитивной пятипалой конечности нередко обозначаются римскими цифрами. Счет начинается, конечно, от внутреннего пальца (большого пальца). Если некоторые пальцы в процессе эволюции исчезли, то за остающимся сохраняются номера гомологичных им пальцев пятипалой конечности. Так, единственный палец лошади обозначается цифрой III, а оба пальца быка — цифрами III и IV. Те же номера носят соответствующие пальцам пястные или плюсневые кости. Ключица обычно исчезает.

Однако, кроме быстро передвигающихся, более или менее легко построенных форм, имеются также тяжеловесные формы, — например слоны, — с довольно громоздким туловищем и массивными, колонновидными ногами. У таких форм (рис. 629[2]) кости первого сегмента конечностей длиннее костей второго сегмента, и движения ног относительно медленны, хотя и сильны; пальцы не редуцируются.

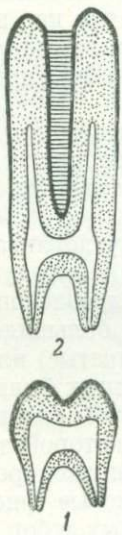



Рис. 628. Схема низкокоронкового (*1*) и высококоронкового (*2*) зуба.

Дентин показан точками, эмаль—черным, цемент—горизонтальной штриховкой. По Суиннертону.

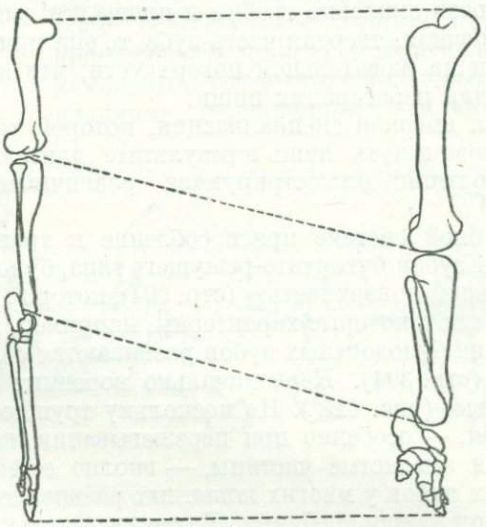


Рис. 629. Задние конечности лошади (слева) и слона (справа). Лошадь, как и другие быстро бегающие копытные, характеризуется короткой бедренной костью и удлинением плюсневых (в передней конечности — пястных) костей. Слон, как и другие тяжеловесные формы, имеет длинную бедренную кость и короткую, широкую стопу. Из Осборна.

Отряд *Condylarthra* объединяет некоторые из древнейших форм, известных из палеоцена и эоцена. Это — очень примитивные, легко построенные животные, во многих отношениях больше напоминающие примитивных креодонтов, чем копытных последующих времен.

Хорошо известный род *Phenacodus* (нижний эоцен Северной Америки и Европы) представлен формами, достигавшими размеров овцы, а иногда и несколько более крупными. По общему виду фенакодус похож скорее на хищное, чем на копытное животное. Хвост был длинный, а конечности имели примитивный характер (рис. 630). Череп был длинный и низкий, похожий на череп примитивных хищных (рис. 631). Головной мозг был очень маленький (рис. 649). Зубы еще мало изменились в направлении приспособления к растительной пище. В отличие от более новых копытных, довольно сильно развиты клыки. Однако предкоренные и, особенно, коренные все-таки обнаруживают приспособление к травоядному образу жизни. Коренные, верхние и нижние, имеют по шести бугорков и носят бунодонтный характер. Большинство предкоренных несет по три бугорка. Конечности были короткие, и второй сегмент их был почти равен по длине первому, проксимальному. Кости пясти и плюсны были

удлинены незначительно (рис. 632). Каждая нога имела все пять пальцев. Из этих пальцев три средние были крупнее двух боковых, а из средних третий палец был длиннее остальных (как это наблюдается у непарнопалых). На тупых концевых фалангах были, несомненно, копыта.

Фенакодус и его родичи были, конечно, очень примитивными копытными. Коренные зубы их представляют лишь начальную стадию приспособления к траво-

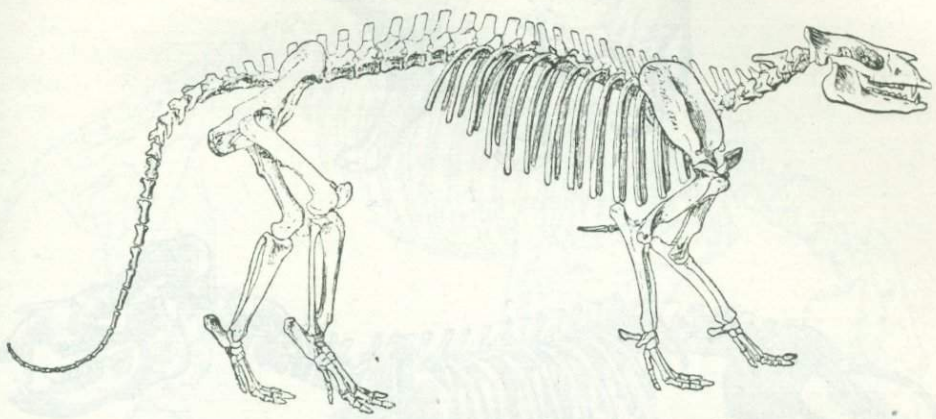


Рис. 630. *Phenacodus*, примитивное копытное. Нижний эоцен. Длина около 1,7 *м*. Из Осборна.

ядной пище, так как они остаются бунодонтными и низкокоронковыми. Поэтому вполне вероятно, что древнейшие представители этого отряда были близко родственны непосредственным предкам некоторых более новых групп копытных млекопитающих.

О т р я д *Amblypoda* содержит некоторых из древнейших копытных, остатки которых встречаются уже в нижнем палеоцене, и исчезает из геологической летописи до начала олигоцена. Сюда относятся тяжеловесные формы, среди которых были крупнейшие млекопитающие эоцена. Головной мозг был очень мал. Коренные зубы были низкокоронковые, обычно лофодонтные. Конечности не испытывали удлинения и всегда сохраняли пять пальцев.

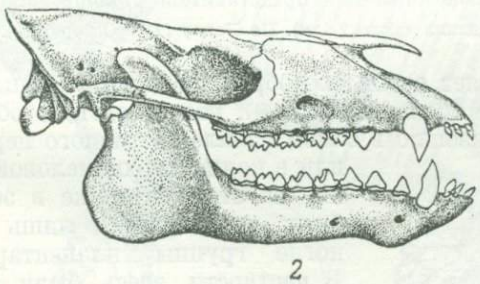


Рис. 631. Череп *Phenacodus*. Длина около 23 *см*. По Копу.

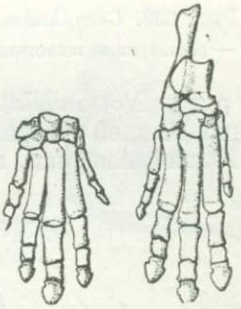


Рис. 632. Кисть и стопа *Phenacodus*. По Копу.

Род *Coryphodon* (рис. 633) был широко распространен в нижнем эоцене, в конце которого он, повидимому, вымер. Это было крупное животное с большим низким черепом, грузным туловищем и массивными, колонновидными конечностями.

Еще более крупным зверем был *Uintatherium* (средний и верхний эоцен), достигавший величины нынешних носорогов (рис. 634). На большой голове имеются три пары костных, рогообразных выступов. Головной мозг чрезвычайно мал (рис. 649). Верхняя челюсть лишена резцов и несет длинные кинжаловидные клыки.

Амблиподы, как животные, обладавшие очень маленьким головным мозгом и характеризующиеся весьма несовершенным строением зубов и конечностей,

не могли выдержать конкуренции со стороны новых, более прогрессивных копытных, которые вытеснили их, повидимому, уже в конце эоцена.

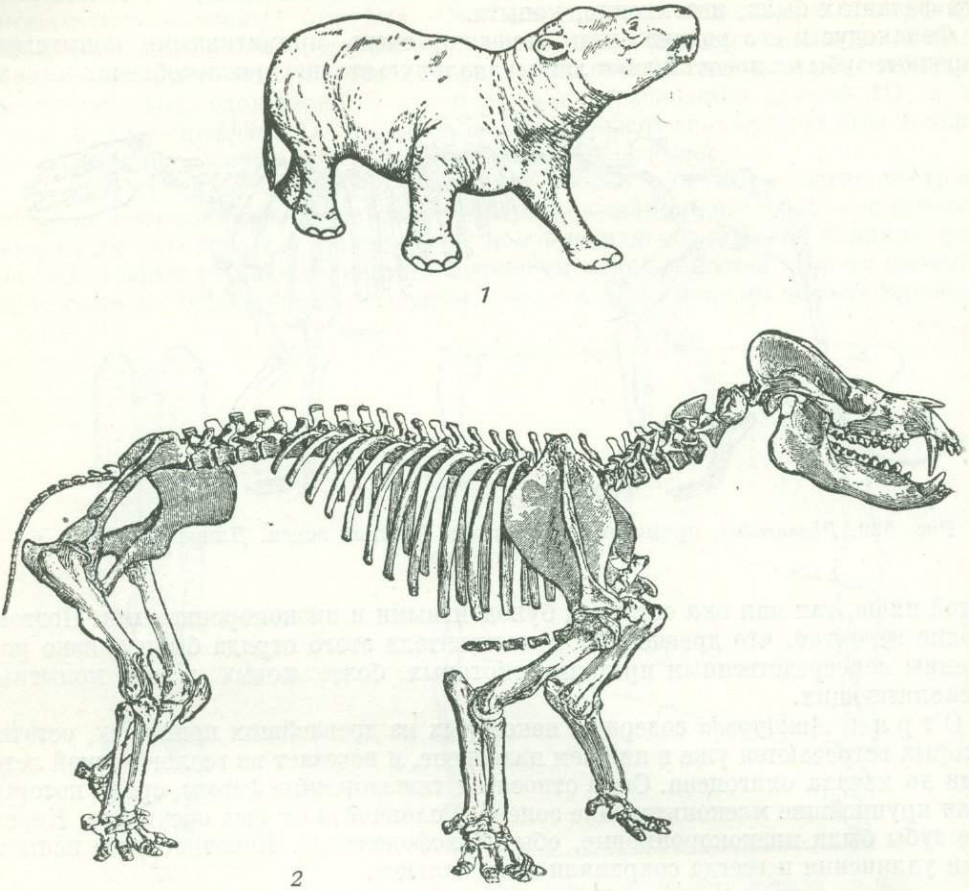


Рис. 633. *Coryphodon*, крупный нижнеэоценовый представитель *Amblypoda*.
*1* — реставрация животного; *2* — скелет (длина около 2,4 *м*). По Лоллу (*1*) и Осборну (*2*).

Отряд *Notoungulata* представляет собой своеобразную группу копытных животных Южной Америки. Мы уже сказали (стр. 400), что вследствие обособления Южной Америки, которое произошло в самом начале третичного периода или в конце верхнемеловой эпохи, на этом материке в эоцене были представлены лишь немногие группы плацентарных. В частности, здесь были некоторые неполнозубые, а также представители одной группы примитивных копытных, представители которых почти отсутствуют в нижнетретичных отложениях других областей. Эти примитивные копытные дали начало многочисленным и разнообразным формам, которые составляют отряд *Notoungulata* (это название означает «южные копытные»). В результате дивергентного развития этой группы возникают формы, подобные по своим приспособлениям многим другим копытным, в частности, таким, как лошади, слоны, носороги и

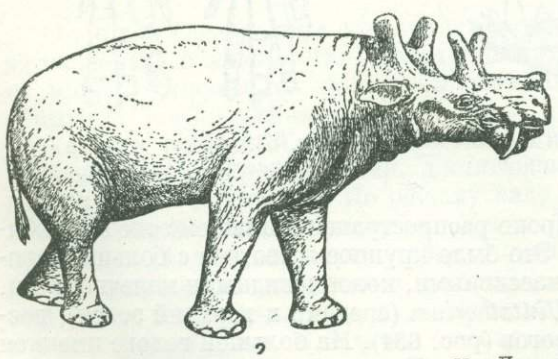


Рис. 634. *Uintatherium*. Верхний эоцен. Из Лолла.

гиппопотамы. Достигшая высшей точки процветания в миоцене, эта группа с плиоцена клонится к упадку, и окончательно исчезает к концу плейстоцена. Вымирание ее было, несомненно, связано с проникновением в эту область плацентарных хищных и более совершенных копытных.

Сюда относится, например, миоценовый род *Homalodontotherium* (рис. 635), представители которого достигали около 2 *м* в длину. Череп — плоский, с мас-

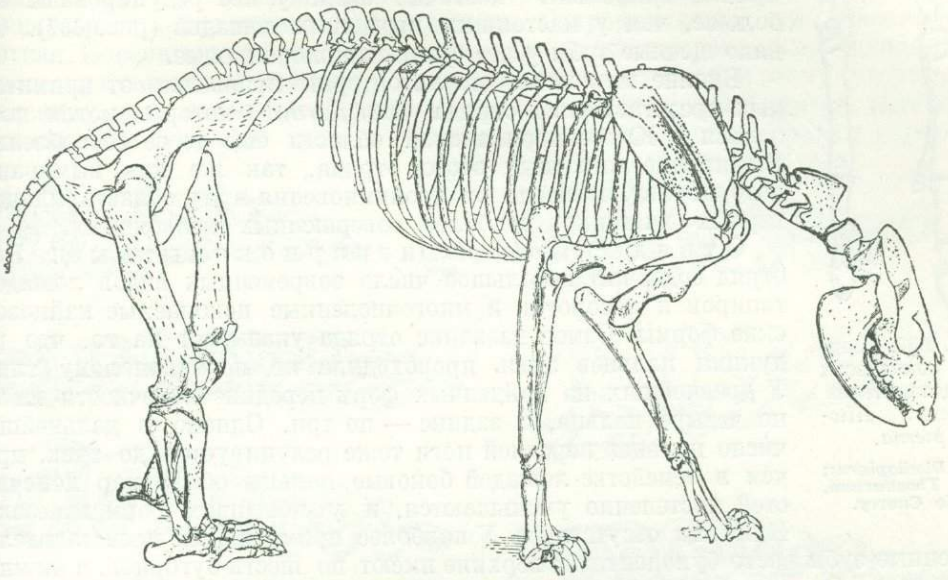


Рис. 635. *Homalodontotherium*, миоценовый представитель отряда *Notoungulata*. Длина около 1,8 *м*. По Скотту.

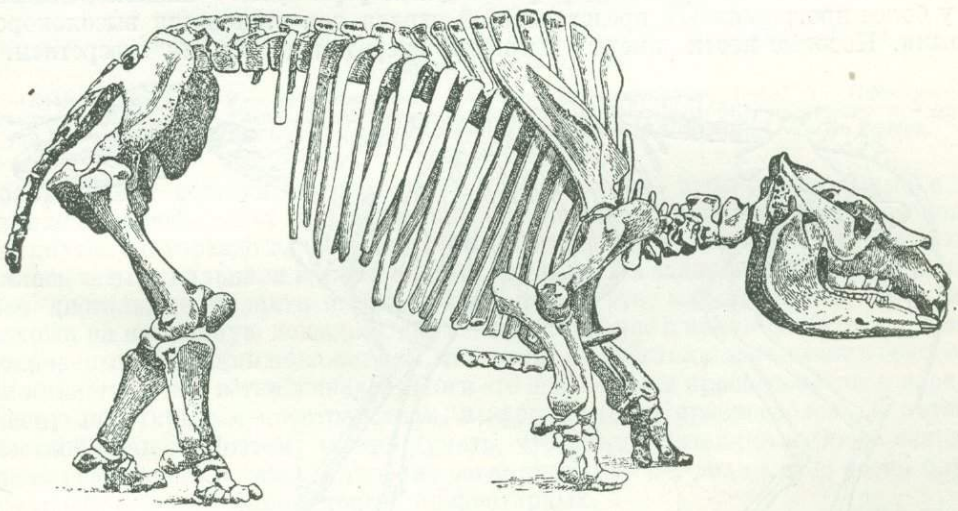


Рис. 636. *Toxodon*, плейстоценовый южноамериканский представитель отряда *Notoungulata*. Длина около 2,75 *м*. По Лайдеккеру.

сивными скуловыми дугами и с открытыми сзади глазницами. Передние ноги — длинные, пальцеходящие, а задние — короткие и стопоходящие. На ногах по пяти пальцев, на которых были тупые толстые когти.

Род *Toxodon* (плиоцен и плейстоцен) — очень крупная форма, длиной до 3 *м*, похожая на некоторых носорогов (рис. 636). На каждой ноге имеется по три пальца, а ключица отсутствует. Это — признаки типичных копытных, но в то же время имеются массивные локтевая и малая берцовая кости.

Отряд *Litopterna*, представляющий собой также исключительно южноамериканскую группу, характеризуется непарнопалым типом редукции пальцев, которая ведет к трехпалости и даже, в одном случае, однопалости. Пальцы всегда кончаются копытами. Щечные зубы обычно низкокоронковые. У новейших форм отряда глазница — замкнутая. Одна из этих форм, миоценовый *Thoatherium*, замечательна тем, что она является вполне однопалой, причем грифельные косточки были у нее редуцированы еще больше, чем у настоящих нынешних лошадей (рис. 637). Однако щечные зубы у нее были низкокоронковые.

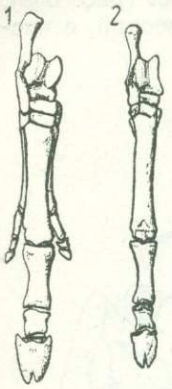



Рис. 637. Задние конечности представителей отряда *Litopterna*.

*1* — *Diadiaphorus*; *2* — *Thoatherium*. По Скотту.

Вполне возможно, что литоптерны произошли от примитивных представителей отряда *Condylarthra*, которые могли поселиться в Южноамериканской области еще до ее обособления. Вымирание животных этого отряда, так же как вымирание нотоунгулат, зависело от проникновения в эту область плацентарных хищников и более совершенных травоядных.

Отряд *Perissodactyla* (непарнокопытные). Этот отряд содержит небольшое число современных видов лошадей, тапиров и носорогов и многочисленные ископаемые кайнозойские формы. Самое название отряда указывает на то, что редукция пальцев здесь происходила по непарнопалому типу. У древнейших из найденных форм передние конечности имели по четыре пальца, а задние — по три. Однако в дальнейшем число пальцев передней ноги тоже редуцируется до трех, причем в семействе лошадей боковые пальцы обеих пар конечностей постепенно уменьшаются, и у новейших форм исчезают. Ключица отсутствует. У наиболее примитивных представителей коренные зубы часто бунодонтные; верхние имеют по шести бугорков, а нижние по четыре. Однако у более новых форм развиваются лофодонтные зубы, хотя бугорки, ближайшие ко внутреннему, обращенному к языку, краю жевательной поверхности, иногда сохраняют свой первоначальный бунодонтный характер (см. рис. 612[2]). У древнейших и примитивных форм зубы — низкокоронковые, но у более прогрессивных представителей отряда они становятся высококоронковыми. Носовые кости заметно выдаются вперед над носовым отверстием.

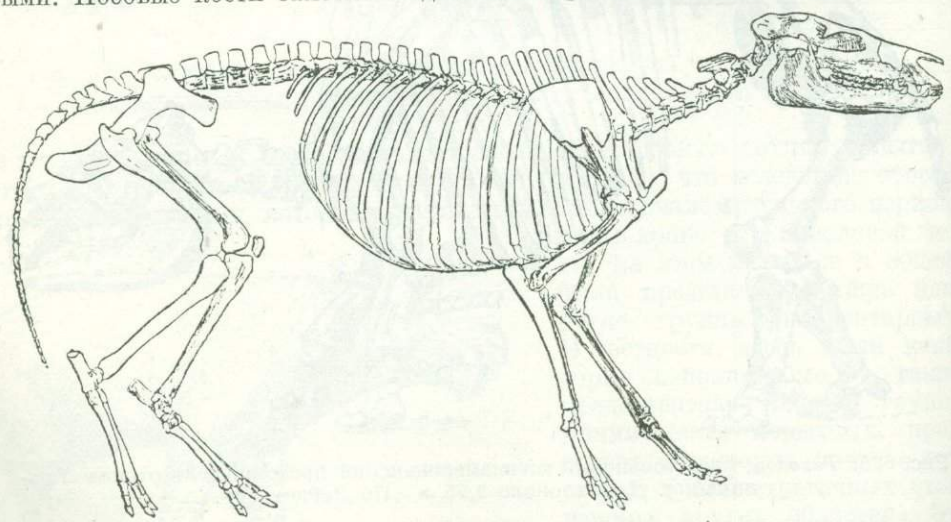


Рис. 638. *Eohippus* из нижнего эоцена, близкий к основанию ветви непарнокопытных. Длина около 45 *см*. По Копу, из С. Вудварда.

Семейство *Equidae*, или лошадей, представляет собой одну из наилучше изученных групп класса млекопитающих. Едва ли можно указать какое-либо другое семейство, филогения которого была бы прослежена палеонтологами столь же подробно и тщательно, как филогения семейства лошадей от нижнего эоцена до голоцена.

Ныне живущие лошади, как мы видели, весьма хорошо приспособлены к питанию травянистой растительностью и к бегу по твердой почве открытых пространств. Древнейшие из достоверно известных представителей семейства, род *Hyracotherium* и очень близкий к нему род *Eohippus*, найдены в нижнеэоценовых отложениях. Хорошо изученный *Eohippus* (рис. 638) обычно считается родоначальником семейства. Это было небольшое животное величиной с крупного кота или фокстерьера. Лицевой отдел черепа короткий, а глазницы не более отдалены от переднего конца черепа, чем от заднего. Сохраняются все зубы, диастема короткая. Коренные зубы уже четырехугольные, но низкокоронковые; верхние имеют по шести бугорков, а нижние — по четыре. Очень близкий к этому североамериканскому роду европейский род *Hyracotherium* (рис. 614[1]) имеет настоящие бунодонтные коренные зубы, а у эогиппуса эти зубы представляют переход к

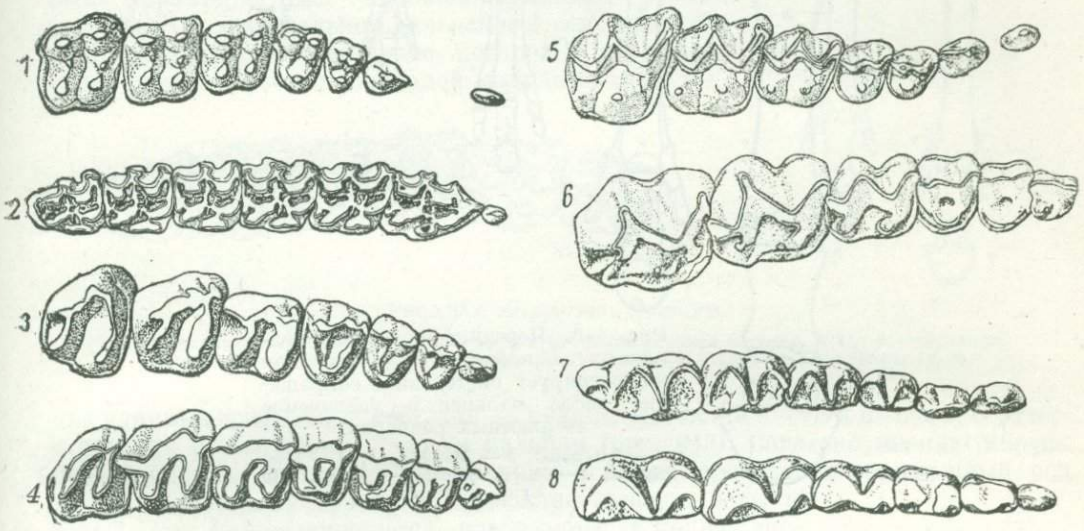



Рис. 639. Коренные и предкоренные зубы непарнокопытных: правые верхние (*1*, *2*, *3*, *4*, *5*, *6*) и левые нижние (*7*, *8*).

*1* — *Eohippus* (ест. вел.); *2* — *Equus occidentalis*, плейстоцен (приблизительно × 1/2); *3* — *Hyrachyus* (приблизительно × 5/3); *4* — *Caenopus* (приблизительно × 2/5); *5* — *Palaeosyops* (приблизительно × 5/12); *6* — *Moropus* (× 1/3); *7* — *Limnohyops* (приблизительно × 5/12); *8* — *Moropus* (× 1/3). Из Ромера.

лофодонтному состоянию (рис. 639[1]). Предкоренные зубы примитивные, с треугольной жевательной поверхностью. Кости пясти и плюсны уже несколько вытянуты, но гораздо слабее, чем у более новых форм. На передней ноге сохранилось четыре пальца, и все они достигали земли. На задней — только три пальца. Все дистальные фаланги несли копыта. Форма эта, как мы видим, очень мало похожа на настоящую лошадь. Однако ознакомление с некоторыми более новыми ископаемыми формами покажет нам, что эогиппус, действительно, стоит в основании филогенетической ветви лошадей. Ноги его еще не были приспособлены к передвижению по открытым пространствам, а зубы не были приспособлены к питанию жесткой травой. Поэтому можно думать, что представители этого рода селились преимущественно в лесах. Строение эогиппуса, как мы видим, еще очень близко к строению более примитивных плацентарных.

В среднем и верхнем эоцене Северной Америки встречаются остатки форм, очень близких к только что описанной и отличающихся от нее сравнительно небольшими прогрессивными изменениями. В частности, два задних предкоренных зуба уже приняли форму коренных; следовательно, истирающая поверхность щечных зубов несколько увеличилась.

В нижнем олигоцене Северной Америки появляется род *Mesohippus*, представленный и в среднем олигоцене, а в верхнем — род *Miohippus*. Эти формы очень близки друг к другу; первая достигала размеров овцы, а вторая была несколько крупнее. У обеих форм передние ноги уже стали, подобно задним, трехпалыми, хотя рудимент пястной кости пальца сохраняется (рис. 640). Соответствующие

трем функционирующим пальцам кости пясти и плюсны значительно длиннее, чем у эоценовых форм. Все три пальца достигали земли, хотя средний был крупнее и длиннее остальных двух. Несколько удлинилась диастема. Коронки щечных зубов еще довольно низкие, но все предкоренные, за исключением первого маленького, уподобились по характеру своей жевательной поверхности коренным зубам. Все коренные и уподобившиеся им предкоренные зубы стали определенно лофодонтными.

Рис. 640. Передние конечности различных *Equidae* ($\times$ 1/5). Рисунок иллюстрирует постепенное сокращение числа пальцев и увеличение абсолютных размеров.

*1 — Eohippus; 2 — Mesohippus; 3 — Miohippus; 4 — Merychippus; 5 — Equus.* По Булю и Пивето.

В нижнем миоцене Северной Америки широкое распространение имеет род *Parahippus*, у которого есть довольно длинная диастема, коренные зубы (рис. 641) сложнее построены и выше, чем у только что рассмотренных форм, а в углублениях между гребнями начинает появляться цемент. Лицевой отдел черепа несколько удлинился; глазница, которая у более древних форм была открыта сзади, частично замыкается отростком лобной кости (у последующих форм этот отросток образует дугу, которая совершенно замыкает глазницу). Боковые пальцы настолько укоротились, что, вероятно, перестали касаться почвы при беге.

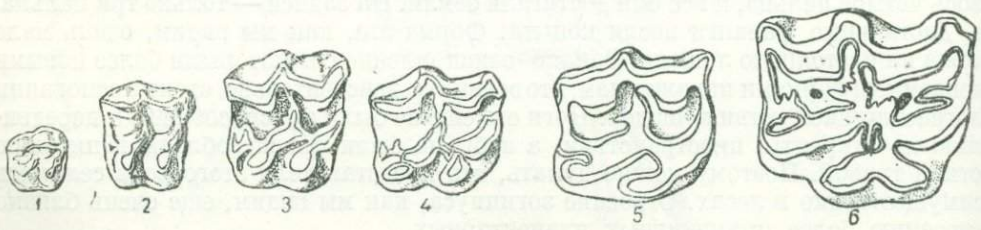



**Рис. 641.** Правые верхние коренные зубы различных *Equidae* (все в натуральную величину).

*1 — Eohippus* (нижний эоцен); *2 — Mesohippus* (олигоцен); *3 — Parahippus* (нижний миоцен); *4 — Merychippus* (верхний миоцен); *5 — Pliohippus* (плиоцен); *6 — Equus complicatus* (плейстоцен). Можно проследить переход от сравнительно примитивного зуба *Eohippus* до сложного узора бугорков зуба современной лошади. Из Ромера.

От этого рода произошел род *Merychippus*, представленный в среднем и верхнем миоцене и нижнем плиоцене Северной Америки. У этих форм высота постоянных коренных уже раза в два больше их толщины, коронки имеют призматическую форму, хорошо развит цемент. Конечности длиннее, чем у предыдущих форм, боковые пальцы еще более укоротились (рис. 640).

Этот род дал начало роду *Hipparion*, который, появившись в Северной Америке около начала плиоцена, очень быстро — в геологическом смысле — проник не только в Азию и Европу, но и в Африку, где он просуществовал, повидимому, до начала плейстоцена. Эта трехпалая лошадь (рис. 642), достигавшая размеров пони или небольшого осла, отличается от других форм сложной складчатостью эмалевых полосок и некоторыми другими деталями строения своих высококоронковых коренных зубов, связанными, вероятно, с приспособлением к питанию жесткой травой.

Из других форм, происходящих от *Merychippus*, упомянем нижнеплиоценовый род *Pliohippus*, который характеризуется высококоронковыми зубами (рис. 641[5]) и значительной дальнейшей редукцией боковых пальцев, в результате которой у некоторых видов нога становится однопалой, сохраняя лишь тонкие длинные грифельные косточки — рудименты костей пясти и плюсны, соответствующих исчезнувшим боковым пальцам (рис. 643). Согласно мнению многих палеонтологов, от этого рода по прямой линии происходит современный род *Equus*, к которому относятся нынешние лошади, ослы и зебры. Род *Equus* появляется, повидимому, в конце плиоцена; в нижнем плейстоцене он широко распространяется и в Америке и в Европе. К концу плейстоцена в Америке семейство лошадей полностью вымирает.

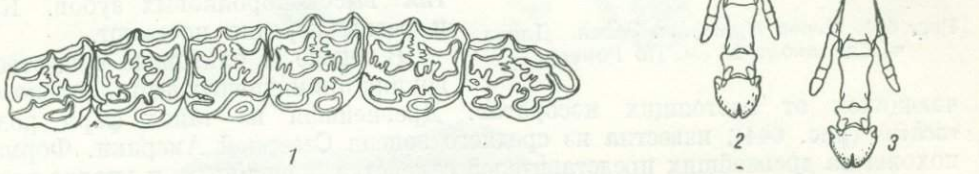



Рис. 642. *Hipparion*. Плиоцен.

*1* — коренные и предкоренные зубы правой половины верхней челюсти, × 3/4; *2* — передняя конечность, × 1/6; *3* — задняя конечность, × 1/6. По М. Павловой (*1*) и Лоллу (*2*, *3*).

Таким образом, прослеживая историю семейства лошадей, мы наблюдаем коренное преобразование строения всего тела. При этом прежде всего мы замечаем многочисленные изменения, связанные с приспособлением к жизни на открытых пространствах и к питанию травами, в частности: 1) удлинение конечностей; 2) редукцию локтевой и малой берцовой костей и связанную с этой редукцией утрату способности к вращательному движению; 3) отставание развития и затем исчезновение всех пальцев, кроме одного, причем строение последней фаланги этого пальца достигает значительной степени совершенства; 4) усовершенствование зубов, с удлинением их и с усложнением их строения; 5) приближение строения предкоренных к строению коренных зубов. Кроме того, как мы видели, абсолютные размеры тела в общем постепенно увеличиваются.

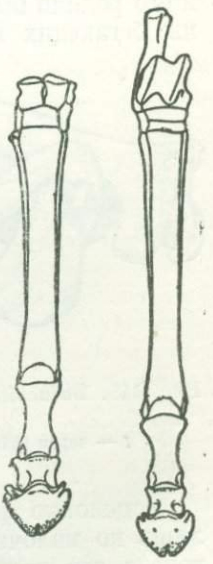



Рис. 643. Конечности *Pliohippus pernix*. Плиоцен.

*1* — передняя; *2* — задняя. По Лоллу.

Из остальных непарнокопытных мы рассмотрим прежде всего носорогов, довольно богато представленных в третичных и плейстоценовых отложениях многих стран.

Носороги. В настоящее время группа носорогов представлена лишь немногими формами, принадлежащими к одному семейству *Rhinocerotidae*; сюда относятся двурогие носороги Суматры, однорогие носороги Явы и Индии и двурогие носороги Африки. Эти немногие современные представители являются реликтами некогда богатой группы, состоявшей из многочисленных

форм, которые по своему разнообразию не могут быть отнесены к одному семейству.

Носороги в большинстве случаев — тяжеловесные животные. Многие имели рога, состоявшие как бы из сросшихся волос. Таким образом, рога не были костными образованиями, а были построены из органического рогового вещества. Коренные зубы — лофодонтные. Эмалевые гребни верхнего коренного зуба образуют фигуру, похожую на греческую букву $\pi$ (рис. 615) и состоящую из одного гребня, тянущегося вдоль наружного края жевательной поверхности, и двух поперечных гребней. На нижнем коренном зубе имеются два V-образных гребня: передний и задний. Иногда предкоренные, как у лошадей, приобретают строение коренных. В некоторых случаях наблюдается также процесс развития высококоронковых зубов. Клыки и резцы нередко исчезают.

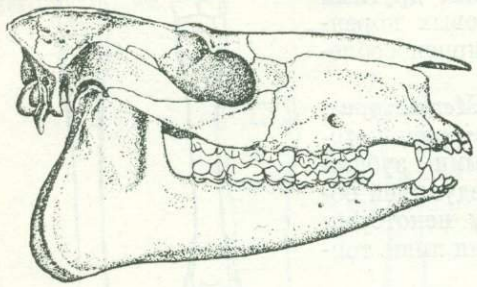
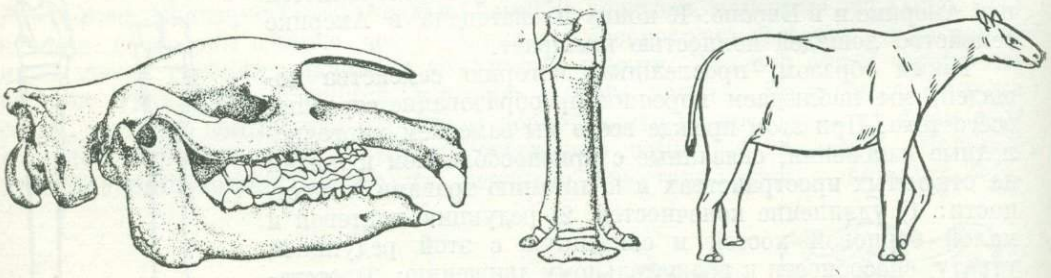


Рис. 644. Череп *Hyrachius*. Эоцен. Длина черепа около 28 *см*. По Ромеру.

В эоцене и олигоцене существовала группа примитивных форм, сильно отличающихся от настоящих носорогов. Древнейшая из таких форм, род *Hyrachius* (рис. 644), известна из среднего эоцена Северной Америки. Форма эта похожа на древнейших представителей семейства лошадиных, и вполне возможно, что эогиппус был очень близок к одному из ближайших предков этого древнего носорога. Никаких рогов еще не было. Коренные зубы уже имели характерное для носорогов расположение гребней, но зубная система была полная, предкоренные и резцы были неспециализированные. Замечательно, что, в отличие от носорогов других, более новых групп, эта форма имела длинную шею и тонкие ноги, похожие на ноги эогиппуса. На передней ноге было четыре пальца, а на задней — три. Такое строение показывает, что этот своеобразный носорог и его родичи были бегающими животными. Последние представители этой группы бегающих носорогов исчезают из геологической летописи в олигоцене.



*1* *2* *3*

Рис. 645. *Baluchitherium* (род, близкий *Indricotherium*, или тождественный этому последнему). Олигоцен.

*1* — череп (длина его около 1,4 *м*); *2* — передняя конечность; *3* — реставрация животного. По Ромеру (*1*, *2*) и Берри (*3*).

Эоценовые формы семейства настоящих носорогов, *Rhinocerotidae*, известны лишь по малочисленным и плохо сохранившимся обломкам скелета, но в олигоцене эта группа представлена многими хорошо изученными формами. Эти носороги достигают более или менее крупной величины, а ноги у них становятся толстыми. Предкоренные зубы часто уподобляются коренным, особенно у новейших форм (рис. 639[4]). На верхней и нижней челюсти с каждой стороны имеется по одному сильно увеличенному резцу; впрочем, у некоторых новейших родов эти бивнеобразные резцы исчезают. Только у более примитивных форм передняя нога имеет четыре пальца; у всех остальных она является трехпалой; Древнейшие представители лишены рогов, так же как и некоторые более новые формы.

Заслуживает упоминания род *Indricotherium*, гигантский безрогий носорог, остатки которого найдены в Азии в отложениях, вероятно, олигоценового и нижнемиоценового возраста. Повидимому, тот же самый или очень близкий род часто фигурирует под другим названием (*Baluchitherium*). Это огромное животное имело свыше 5 *м* в высоту (рис. 645). Имея длинную шею, оно могло

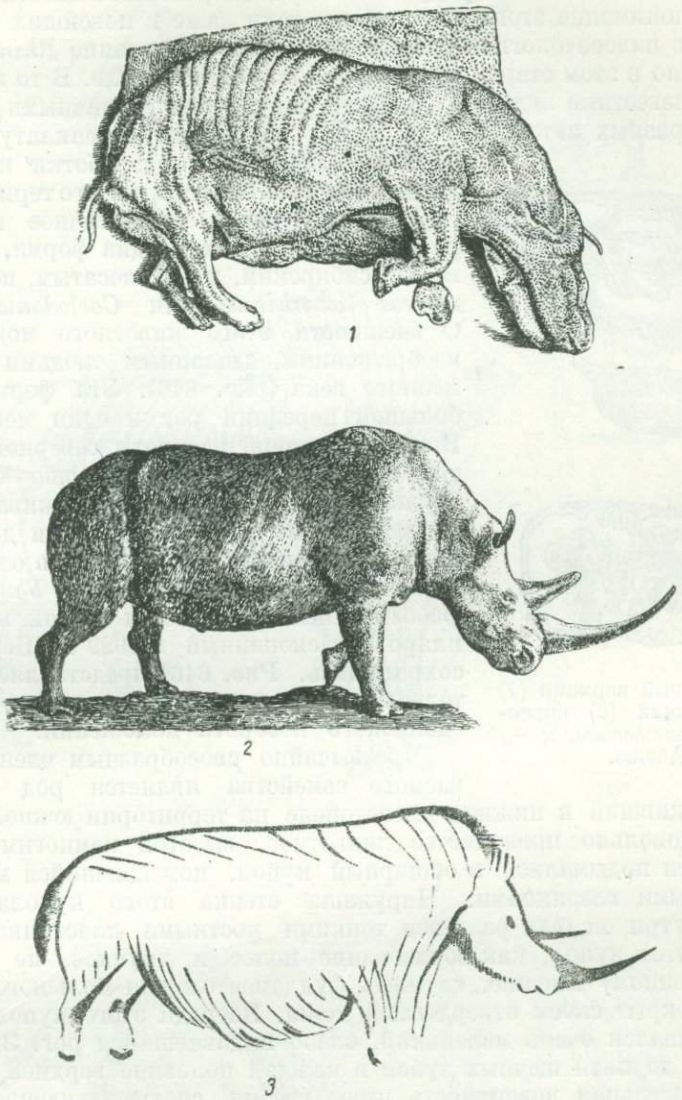



Рис. 646. Сибирский носорог (*Rhinoceros antiquitatis*) из Старуни. Плейстоцен.

*1* — гипсовый слепок трупа в первоначальном положении этого последнего, до препаровки; *2* — тот же экземпляр, выставленный в краковском музее (здесь восстановлены рога и копыта, которые, как и шерсть, на данном экземпляре не сохранились); *3* — изображение сибирского носорога, сделанное человеком древнего каменного века (ориньякского времени) в одной пещере во Франции. По Цейнеру (*1, 2*) и Брейлю (*3*).

дотягиваться до листвы высоких деревьев. Конечности — длинные, но массивные и колонновидные. Кости пясти и плюсны удлинены, боковые пальцы заметно уменьшены. Индрикотерий, как мы видим, является весьма своеобразно специализированным представителем особой ветви, которая совершенно исчезает из геологической летописи в нижнем миоцене. Эта ветвь не имеет, следовательно, прямого отношения к более новым формам.

Остальные неогеновые носороги принадлежат, очевидно, к нескольким филогенетическим ветвям. Эволюция их совершается в сторону увеличения тела и развития массивных конечностей. Некоторые миоценовые и плиоценовые формы остаются безрогими; однако более новые члены филогенетических рядов имеют рога. Прежде почти все формы семейства *Rhinocerotidae*, в особенности же поздние, причислялись обычно к роду *Rhinoceros*. Современная палеонтология отвергает такое понимание этого рода, но все-таки даже в новейших геологических, а иногда и в палеонтологических работах родовое название *Rhinoceros* употребляется именно в этом старом и чрезмерно широком смысле. В то же время некоторые общеизвестные виды нередко фигурируют под различными родовыми названиями у разных авторов. При таком состоянии номенклатуры носорогов, до более тщательной разработки классификации, трудно обойтись без устаревшего термина *Rhinoceros*.

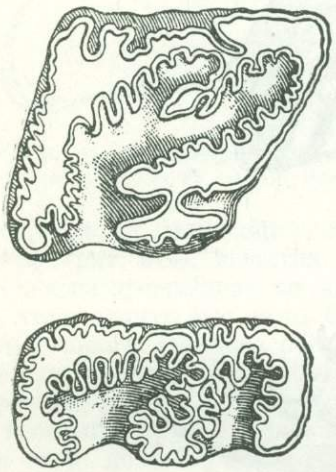


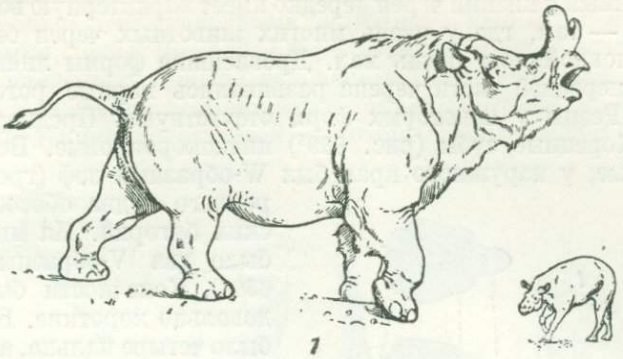
Рис. 647. Правый верхний (*1*) и левый нижний (*2*) коренные зубы *Elasmotherium*, × 5/9. По Абелю.

Заметим, что в четвертичное время широкое распространение имела одна форма, которая называется сибирским, или волосатым, носорогом (*Rhinoceros tichorhinus*, или *Coelodonta antiquitatis*). О внешности этого животного можно судить по изображениям, сделанным людьми древнего каменного века (рис. 646). Эта форма имела один большой передний рог и один меньший задний. В области вечной мерзлоты северной Сибири были неоднократно находимы хорошо сохранившиеся трупы этого носорога. Заслуживают внимания исключительно удачные находки двух целых законсервированных экземпляров в озокерите в Старуни, Станиславской области Украинской ССР. Особенно ценной является второй из этих экземпляров, раскопанный в 1929 г. Шерсть и рога не сохранились. Рис. 646[2] представляет этот замечательный образец, монтированный в обычном для сибирского носорога положении.

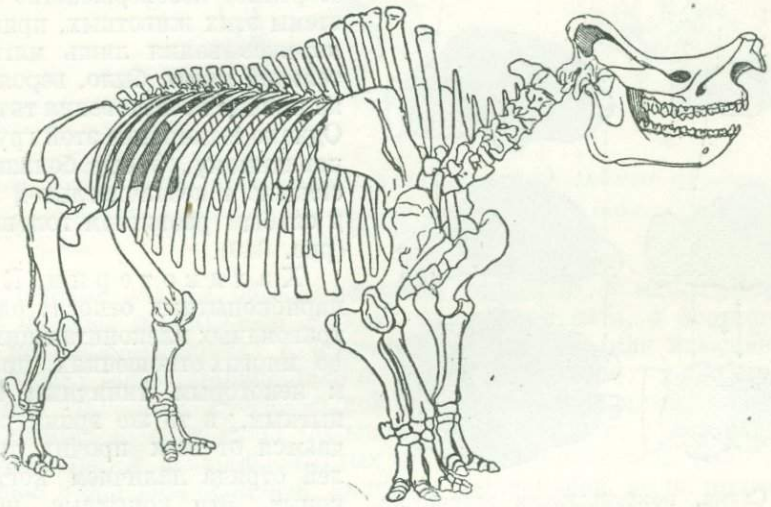
Чрезвычайно своеобразным членом рассматриваемого семейства является род *Elasmotherium* (рис. 647), живший в нижнем плейстоцене на территории южной части СССР. Это было довольно приземистое животное, высотой немногим более 1,5 *м*. Лобные кости подымались в обширный купол, помещавшийся между широко расставленными глазницами. Наружная стенка этого купола была очень тонка, а внутри он был разделен тонкими костными пластинками на крупные ячеи. Этот купол, как образование полое и хрупкое, не мог, вопреки распространенному мнению, служить фундаментом для большого рога и был, вероятно, покрыт слоем отвердевшей кожи. Впереди этого купола на носовых костях помещался очень маленький, слабо выдававшийся рог. Зубная система сократилась до пяти щечных зубов в каждой половине верхней и нижней челюсти. Жевательная поверхность несет гребни, соответствующие гребням лофодонтных зубов других носорогов, но эмалевые полоски, которые ограничивают эти гребни, сложены в многочисленные мелкие складочки. Эти щечные зубы эласмотерия имеют вид призм и лишены корней; по мере истирания зуба он постепенно подрастал на своем конце, противоположном жевательной поверхности. Эласмотерии жили, вероятно, в речных долинах и болотах.

Семейство настоящих носорогов (*Rhinocerotidae*) происходит, по всей вероятности, от эоценовых носорогов группы *Hyrachius*, которая, в свою очередь, несомненно, родственна другим примитивным непарнокопытным, в частности — древнейшим формам семейства лошадей.

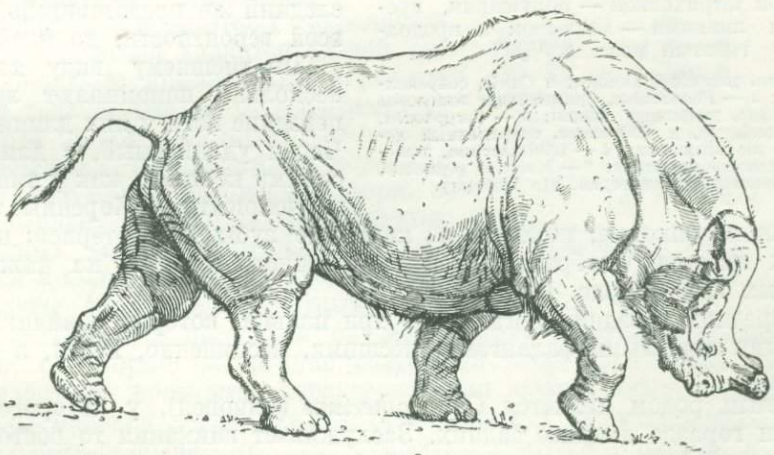
Титанотерии. Эта группа непарнокопытных была недолговечной: геологическая летопись ее охватывает время от верхов нижнего эоцена до конца нижнего олигоцена. Остатки этих животных встречаются, главным образом, в Северной Америке, хотя некоторые формы найдены в Монголии, а также, в крайне незначительном числе, в Европе. Это были тяжеловесные животные.



1



2



3

Рис. 648. Титанотерии.

*1* — один из древнейших титанотериев, *Eotitanops borealis*, нижний эоцен (справа) рядом с одним из наиболее поздних и крупнейших форм этого семейства, *Brontotherium platyceras* (слева); *2* — скелет *Brontops robustus*, нижний олигоцен (длина свыше 4 *м*); *3* — реставрация *Brontops*. По Осборну.

(рис. 648). Длинный и низкий череп нередко имеет характерную вогнутость в своей средней части, — там, где у очень многих животных череп бывает, наоборот, выпуклым. Головной мозг очень мал. Древнейшие формы лишены рогов, но у позднейших в передней части черепа развивались парные рогообразные костные выступы. Резцы у некоторых форм отсутствуют. Предкоренные остаются небольшими. Коренные зубы (рис. 639[5]) низкокоронковые. Верхние коренные бунолофодонтные; у наружного края был W-образный лоф (гребень), а у внутреннего — два обособленных конических бугорка. На нижних коренных было два V-образных гребня. (рис. 639[7]). Конечности были массивные и довольно короткие. На передней ноге было четыре пальца, а на задней—три.

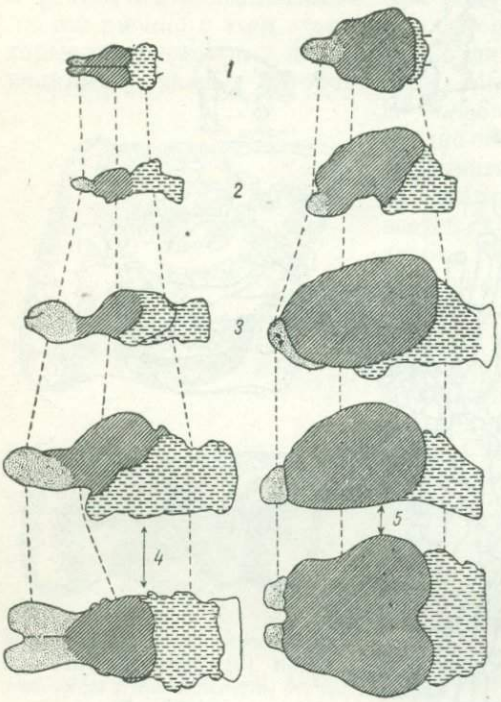



Рис. 649. Схема, показывающая разницу в объеме головного мозга у млекопитающих древних (левый столбец) и новейших (правый столбец) при одинаковой величине тела тех и других. Точками показаны обонятельные доли, косой штриховкой — полушария, прерывистыми линиями — мозжечок и продолговатый мозг. × 1/6.

*1* — *Arctocyon*, эоценовое хищное, и *Canis*, современное хищное; *2* — *Phenacodus*, примитивное эоценовое копытное, и *Sus*, домашняя свинья; *3* — *Coryphodon*, эоценовое копытное, и *Rhinoceros*, современный носорог такой же величины; *4* — *Uintatherium*, тяжеловесное эоценовое копытное; *5* — *Menodus giganteus*, олигоценовый титанотерий. По Осборну.

Рога развивались в различных филогенетических ветвях титанотериев. Коренное несовершенство зубной системы этих животных, пригодной для пережевывания лишь мягкой растительной пищи, было, вероятно, одной из причин исчезновения титанотериев. Однако вымирание этой группы было, повидимому, в еще большей степени связано с незначительной величиной и слабым развитием головного мозга (рис. 649).

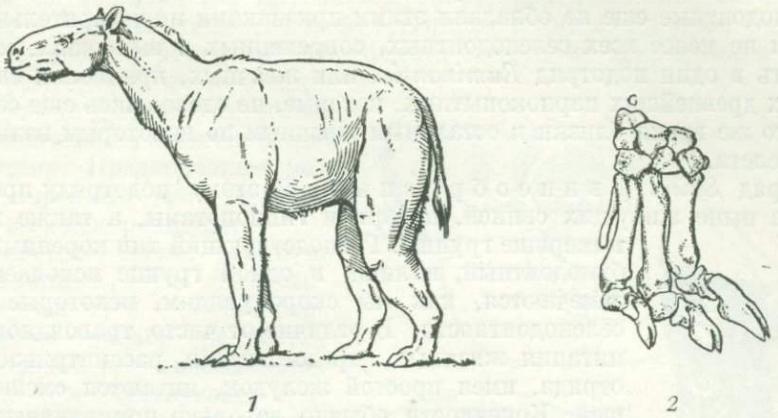
Халикотерии. К отряду непарнокопытных относят одну группу травоядных млекопитающих, которые, во многих отношениях, приближаясь к некоторым типичным непарнокопытным, в то же время резко отличаются от всех прочих представителей отряда наличием когтей вместо копыт. Эти копытные, не имеющие копыт, объединяются в семейство *Chalicotheriidae*. Древнейшие из известных форм найдены в эоцене, последний же представитель дожил, по всей вероятности, до плейстоцена.

По внешнему виду халикотерии несколько напоминают лошадь, но передние ноги у них длиннее задних. Череп удлиненный, с длинными носовыми костями, как у типичных непарнокопытных. Коренные зубы обычно — низкокоронковые, похожие на коренные зубы титанотериев: на верхних коренных имеется W-образный лоф у наружного края, а на нижних — два V-образных гребня (рис. 639[6] и 639[7]).

На передних и задних ногах — по три пальца, которые оканчиваются расщепленными ногтевыми фалангами, несшими, несомненно, когти, а не копыта (рис. 650).

Типичным родом является *Chalicotherium* (плиоцен), у которого передние ноги были гораздо длиннее задних. Заслуживает внимания то обстоятельство, что в Северной Америке халикотерии исчезают из геологической летописи в среднем миоцене, тогда как в Европе и Азии они встречаются еще в плиоцене, а одна форма известна из плейстоцена Китая и Индии. Такая последовательность вполне соответствует дарвиновскому пониманию процесса вымирания организмов: окончательному исчезновению халикотериев предшествовало постепенное сокращение областей, которые они населяли.

Отряд *Artiodactyla* (парнокопытные). К этому отряду относятся многие из ныне живущих травоядных животных: свиньи, гиппопотамы, верблюды, олени, быки, овцы, козы и другие, а также многие ископаемые формы. Древнейшие из найденных доныне ископаемых парнокопытных происходят из нижнеэоценовых отложений. Парнопалые характеризуются прежде всего парнопалым типом редукции конечностей, в которых центральное место занимают



*1* *2*

Рис. 650. *Moropus*, представитель халикотериев из нижнего миоцена.
*1* — реставрация животного; *2* — передняя конечность. По Осборну (*1*) и Ромеру (*2*).

третий и четвертый пальцы, обычно развитые одинаково. У многих парнокопытных число пальцев сократилось до двух на каждой ноге, а соответствующие этим двум пальцам — третьему и четвертому — пястные (или плюсневые) кости сливаются в одну кость. Парнокопытные отличаются от других копытных также по характеру таранной кости,—одной из костей предплюсны. Эта кость у млекопитающих противолежит большой берцовой кости, с которой она подвижно сочленяется. У непарнокопытных суставная поверхность таранной кости, примыкающая к большой берцовой, является блоковидной, но на противоположном, дистальном конце таранной кости нет блоковидной суставной поверхности; у парнопалых же (рис. 651) таранная кость имеет две блоковидные суставные поверхности, одна из которых лежит проксимально, а другая — дистально.

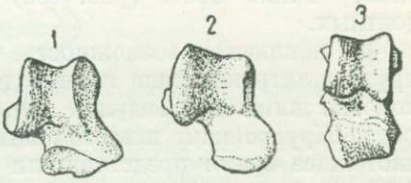


Рис. 651. Таранная кость у эоценовых копытных.
*1* — *Heptodon* из отряда *Perissodactyla*; *2* — *Phenacodus* из отряда *Condylarthra*; *3* — *Homacodon* из отряда *Artiodactyla*. По Ромеру.

У некоторых парнокопытных сохраняется довольно примитивный характер зубной системы. У наиболее примитивных коренные зубы были трехбугорчатые бунодонтные, но в дальнейшем почти все имеют четырехбугорчатые коренные. Бунодонтными коренные остаются у некоторых ископаемых форм, а также у свиней. Однако у большинства парнокопытных все или некоторые бугорки развиваются в полулунные гребни, и, таким образом, зубы стали селенодонтными или буноселенодонтными; в последнем случае бугорки наружные сделались полулунными, а бугорки внутренние сохранили свой первоначальный характер. Бунодонтные коренные характерны для современных свиней и гиппопотамов. У близких к этим животным ископаемых парнокопытных коренные имеют либо тоже бунодонтный, либо буноселенодонтный характер. Все эти нынешние и вымершие формы могут быть объединены в одну группу, которую мы можем назвать подотрядом *Suina*, или свинообразных. Все современные *Suina* характеризуются также тем, что они имеют сравнительно просто построенный желудок и не жуют жвачки. В этом отношении от них отличаются жвачные, у которых желудок состоит из нескольких отделов и которые отрыгивают частично

переработанную пищу и вторично ее пережевывают; этот последний процесс обычно называют жеванием жвачки. Все современные жвачные — быки, овцы, козы, антилопы, жирафы, олени, оленьки, верблюды и другие — имеют селенодонтные коренные зубы. Вероятно, многие из вымерших парнокопытных с селенодонтными зубами были жвачными; но у нас нет оснований утверждать, что селенодонтность всегда связана со специфическим сложным строением желудка и с жеванием жвачки, и поэтому вполне возможно, что ископаемые примитивные селенодонтные еще не обладали этими признаками пищеварительного аппарата. Тем не менее всех селенодонтных, современных и вымерших, мы можем объединить в один подотряд *Ruminantia*, или жвачных, причисляя сюда также некоторых древнейших парнокопытных, которые, не сделавшись еще селенодонтными, в то же время близки к остальным жвачным по некоторым важным признакам скелета.

Подотряд *Suina* (свинеобразные). К этому подотряду причисляются, кроме ныне живущих свиней, пекари и гиппопотамы, а также некоторые вымершие группы. Господствующий тип коренных зубов — бунодонтный, и лишь в одной группе ископаемых форм замечаются, как мы скоро увидим, некоторые признаки селенодонтности. В отличие от чисто травоядного способа питания жвачных, представители рассматриваемого подотряда, имея простой желудок, питаются смешанной пищей. Конечности обычно довольно примитивные, у большинства форм сохраняются по четыре пальца на каждой ноге. Пястные и плюсневые кости, соответствующие двум средним пальцам, не срастаются друг с другом и остаются самостоятельными.

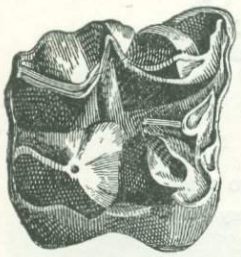


Рис. 652. Задний правый верхний коренной зуб *Anthracotherium alsaticum*. Олигоцен. Ест. вел. По Булю и Пивето.

Самые древние из найденных форм существовали от начала среднего эоцена до верхнего эоцена. Они имеют мощные клыки, довольно простые, примитивные предкоренные и четырехбугорчатые коренные зубы. Повидимому, из таких примитивных форм развились некоторые парнокопытные, имевшие широкое распространение в олигоцене, в частности род *Anthracotherium* (эоцен — олигоцен), к которому относятся довольно крупные, несколько похожие на свиней, животные. Верхние коренные зубы несут по пяти бугорков, из которых одни сохраняют бунодонтный характер, а другие преобразовались в полулунные гребни селенодонтного типа. Такие зубы (рис. 652) вполне оправдывают название буноселенодонтных.

Не исключена возможность, что от одного из примитивных представителей группы антракотериев происходят гиппопотамы—грузные, толстокожие, коротконогие животные, ведущие земноводный образ жизни. Геологическая летопись рода *Hippopotamus* известна нам с начала плиоцена. Следует заметить, что в настоящее время представители рода *Hippopotamus* продолжают жить лишь в Африке, а в плейстоцене этот род имел широкое распространение в Старом Свете. Его остатки встречаются не только в южной Европе, но даже в Англии, а также на некоторых средиземноморских островах (Мальта, Кипр, Крит), где жили мелкие формы этого рода. Кроме того, он был представлен на Мадагаскаре, а в Азии гиппопотамы распространялись до Китая и Явы. Ясно, что сокращение площади распространения этих животных нельзя объяснить лишь похолоданием. С начала неогена господствующей группой подотряда является семейство *Suidae*, в которое входят свиньи, пекари и близкие к ним формы.

Подотряд *Ruminantia* (жвачные). Этот подотряд охватывает значительное количество ископаемых и современных форм, большинство которых имеет селенодонтные коренные зубы. Иногда, однако, сюда же причисляются древнейшие из всех известных парнокопытных, найденные в нижнем и среднем эоцене и обладающие бунодонтной зубной системой, а также некоторые более новые палеогеновые формы с буноселенодонтными коренными. Всех этих ископаемых животных относят к жвачным лишь условно, по некоторым характерным признакам черепа.

Оставляя без рассмотрения целый ряд совершенно вымерших древних групп, мы познакомимся с историей лишь некоторых групп, продолжающих существовать до наших дней.

В семейство *Camelidae* входят современные верблюды и ламы. Первые — хорошо известные животные Старого Света, вторые живут в Южной Америке. В отличие от большинства других нынешних парнокопытных, все представители этого семейства лишены рогов. Глазницы у них замкнутые. У современных форм (рис. 653) резцы нижней челюсти выступают вперед, на верхней же передних резцов нет, но есть один боковой резец. Клыки на обеих челюстях маленькие. Имеется большая диастема. Предкоренные маленькие. Коренные зубы селенодонтные, высококоронковые.

Эти животные имеют длинную шею и длинные ноги. Локтевая кость передней ноги и малая берцовая задней сильно редуцированы. В каждой ноге имеется лишь два пальца (соответствующие третьему и четвертому пальцам пятипалой конечности), а две пястные кости (третья и четвертая), так же как и две плюсневые, срастаются в одну кость, «дудку» (рис. 654). Дистальный конец этой «дудки» разделен на две расходящиеся ветви, соответствующие двум костям пясти или плюсны, слившимся в «дудку». Не остается никаких следов боковых пальцев. В отличие от других парнокопытных, современные верблюды — пальцеходящие животные; их расходящиеся в стороны пальцы почти плоско ложатся на почву. Вместо копыта на каждом пальце имеется своеобразный ноготь.

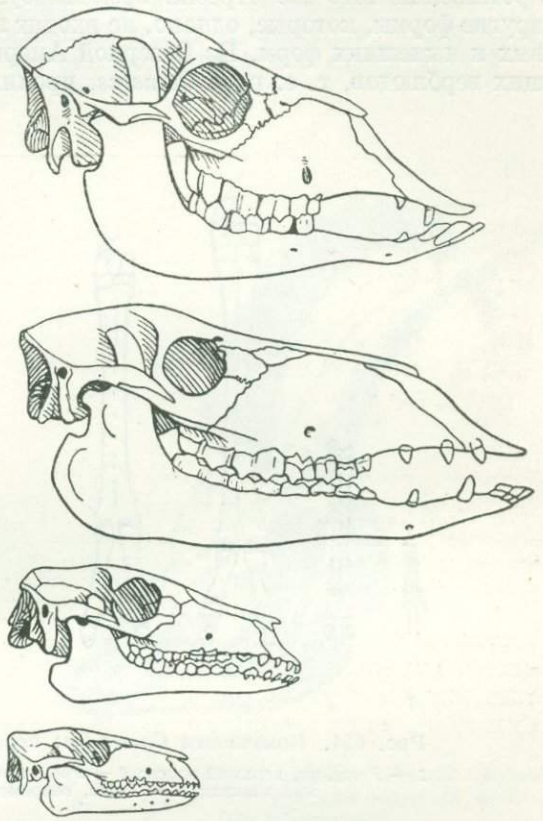



Рис. 653. Черепа представителей семейства *Camelidae*.

*1* — *Protylops Petersoni*, верхний эоцен; *2* — *Poebrotherium Wilsoni*, олигоцен; *3* — *Procamelus gracilis*, верхний миоцен; *4* — *Lama huanacus*, современная. × 1/4. По Скотту.

Рис. 653 и 654 дают представление о предках ныне живущих верблюдов и лам. Родословная этой группы более или менее достоверно прослеживается до верхнего эоцена. Древнейший член этого филогенетического ряда, найденный в верхнеэоценовых отложениях Северной Америки, был небольшим животным, величиной с маленького ягненка. Глазница у него открыта сзади, зубная система полная и примитивная; диастемы нет, а коренные — низкокоронковые. На передней ноге четыре пальца, из которых средние (III и IV) значительно длиннее боковых (II и V). На задней ноге лишь два функционирующих пальца (III и IV), а пальцы II и V представлены рудиментарными плюсневыми косточками.

В олигоцене Северной Америки найдена форма (рис. 653[2]), которая является одним из предков нынешних верблюдов или, во всяком случае, очень близка к родословной линии этих последних. Это было животное величиной не более овцы, но с длинной шеей и тонкими, длинными ногами. Глазница сзади открыта; но уже имеются два направленных друг к другу отростка, которые у более новых форм соединяются, замыкая глазницу. Зубная система остается полной и примитивной. Боковые пальцы уже совершенно исчезли, но пястные и плюсневые кости остающихся пальцев (III и IV) еще самостоятельны, не слились в «дудку» и не расходятся на своих дистальных концах.

У рода *Procamelus*, представители которого встречены в миоценовых и плиоценовых отложениях Северной Америки, мы наблюдаем замыкание глазницы, возникновение диастемы, исчезновение двух верхних резцов и срастание как пястных, так и плюсневых костей (III и IV) в «дудку». Это уже довольно крупные животные, несколько больше нынешних лам. Вполне возможно, что этот род дал начало и верблюдам и ламам. Таким образом, мы видим, что предки нынешних представителей семейства, жившие от верхнего эоцена до плиоцена, были найдены исключительно в Северной Америке. Следует отметить, что здесь на протяжении того же отрезка времени существовали также и многочисленные другие формы, которые, однако, не входят в число прямых предков плейстоценовых и нынешних форм. Из Северной Америки непосредственные предки настоящих верблюдов, т. е. рода *Camelus*, проникли в Старый Свет, а предки нынеш-

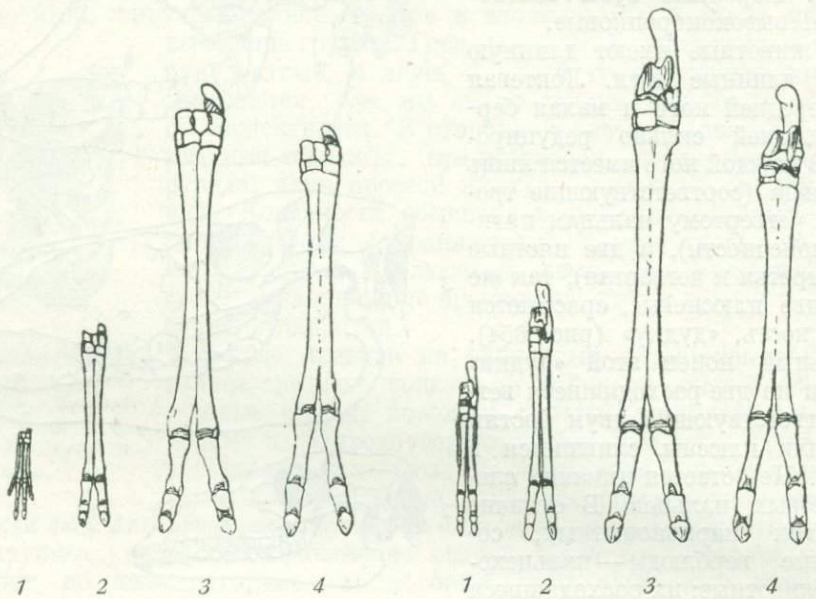



Рис. 654. Конечности *Camelidae*: передние (слева) и задние (справа).
*1* — *Protylops*, верхний эоцен; *2* — *Poebrotherium*, олигоцен; *3* — *Procamelus*, верхний миоцен; *4* — *Lama*, современная. × 1/6. По Скотту.

них лам — в Южную Америку. Позже, в Северной Америке формы этого семейства постепенно вымирали на протяжении плейстоцена; одна форма еще недавно существовала в некоторой (юго-западной) части этого материка.

К семейству *Tragulidae*, или оленьков, относятся некоторые небольшие и примитивные жвачные, во многом приближающиеся к высшим представителям этого подотряда, которые нередко объединяются в большую группу рогатых жвачных. Современные оленьки рода *Tragulus* — очень маленькие животные, живущие в юго-восточной Азии. Это — самые мелкие из копытных. Одна форма лишь немного больше крупной крысы. По наружному виду они, действительно, представляют собою как бы миниатюрных оленей, хотя оленьки лишены рогов. У оленьков нет верхних резцов, чем они приближаются к рогатым жвачным. Однако по многим другим признакам оленьки оказываются примитивными жвачными. Имеются большие верхние клыки. Сохраняются маленькие и тонкие боковые пальцы (II и V) и соответствующие им пястные и плюсневые кости. У африканского оленька (*Hyaemoschus*) кости пясти и плюсны III и IV остаются самостоятельными, не сливаются в дудку, чем эта форма отличается от *Tragulus* и всех рогатых жвачных.

Некоторые из ископаемых оленьков, найденные в олигоценовых отложениях, повидимому, близки к предкам семейств оленей (*Cervidae*), жираф (*Giraffidae*) и полорогих (*Bovidae*). Эти семейства входят в состав группы рогатых жвачных. Животные этой группы почти всегда имеют рога. Глазницы — замкнутые. В

зубной системе у них отсутствуют верхние резцы. Эти последние при захватывании и отщипывании травы функционально замещаются утолщенной верхней губой. Нижний клык принял форму резца и присоединился к настоящим резцам. Коренные зубы уже у древнейших форм группы приобрели селенодонтный характер. Каждая нога имеет два функционирующих пальца, но у некоторых форм сохраняются еще маленькие боковые, II и V. Пястные и плюсневые кости средних пальцев III и IV сливаются в единую кость — «дудку».

Одним из важнейших семейств этой группы является семейство *Cervidae*, или оленей. Почти все формы имеют рога, которыми обладают, за очень редкими исключениями, только самцы. Рога оленей — длинные, более или менее ветвящиеся образования, состоящие из сплошной кости и ежегодно отпадающие. Коренные зубы — низкокоронковые, что связано с питанием преимущественно

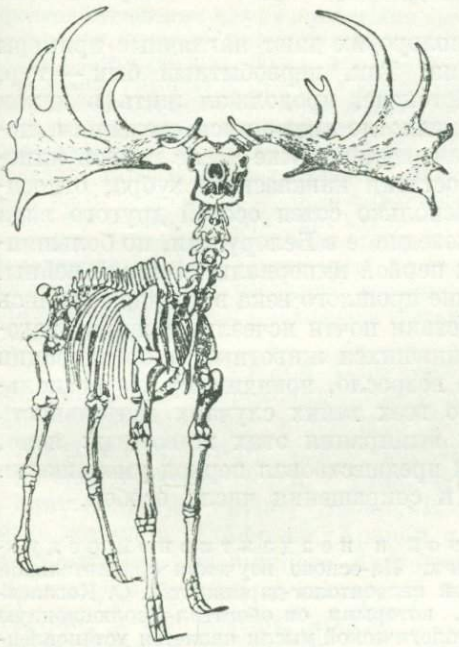


Рис. 655. *Megaceros*, гигантский олень («ирландский лось») из плейстоцена Европы. $^1/_{38}$ ест. вел. Из Ромера.

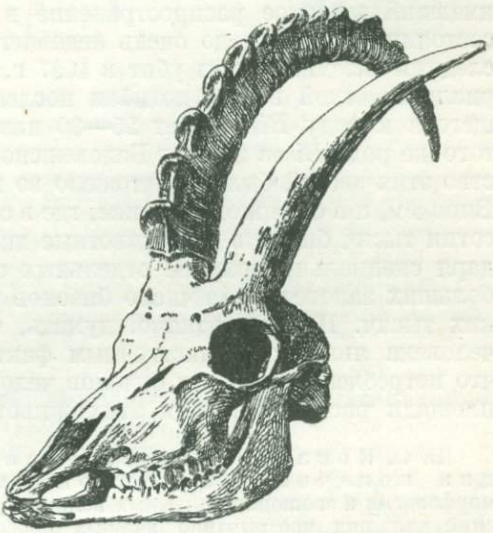


Рис. 656. *Capra nubiana*. Левый полый рог удален, и обнажен костный пенек. По Шимкевичу.

мягкой растительностью. На передней ноге имеются маленькие боковые пальцы, которые, несмотря на значительное уменьшение, сохраняют, однако, свою первоначальную форму.

Типичные олени филогенетически связаны с одной олигоценовой группой оленьков посредством некоторых миоценовых форм, которые были лишены рогов, но имели, подобно оленькам, большие бивневидные верхние клыки. Уже в среднем миоцене были найдены формы с небольшими рогами, начинающими ветвиться.

Некоторые нижнеплиоценовые формы уже приближаются к новейшим оленям. Таков, например, род *Procervus* из нижнеплиоценовых отложений Украины. Среди верхнеплиоценовых и плейстоценовых оленей было много крупных форм с многоветвистыми рогами. В плейстоцене Западной Европы и СССР широкое распространение имел род *Megaceros*, гигантский олень (рис. 655) с огромными рогами. Расстояние между боковыми концами обоих рогов у него иногда превышает 3 *м*.

К семейству *Giraffidae*, или жираф, относятся немногие современные формы, ныне живущие в Африке. Жирафы имеют маленькие неотпадающие рога. Удлинение шеи и ног является, без сомнения, приспособлением к питанию листьями деревьев. С этим родом пищи связано также сохранение низкокоронкового

характера коренных зубов. Древнейшие миоценовые представители семейства довольно близки к примитивным безрогим оленям, и не исключена возможность, что родоначальником жираф является одна из древнейших форм семейства *Cervidae*.

Едва ли не самым важным семейством рогатых животных является семейство *Bovidae*, или полорогих, куда относятся такие общеизвестные звери, как быки, бизоны, овцы, козы, антилопы. Эти животные имеют неветвящиеся рога, состоящие из костного ядра и покрывающего его чехла, состоящего из рогового вещества (рис. 656). Ни костное ядро, ни чехол не отпадают.

Полорогие имеют обычно высококоронковые зубы, что связано с питанием преимущественно травянистой, более или менее жесткой растительностью. Древнейшие формы найдены в среднем миоцене Евразии. Примитивные полорогие близки к некоторым олигоценовым оленькам, которые, по всей вероятности, дали начало этому семейству.

Заметим, что некоторые представители полорогих дают наглядные примеры вымирания животных в историческое время. Так, первобытный бык — тур, имевший широкое распространение в плейстоцене, продолжал жить в диком состоянии в Европе до очень недавнего времени: по имеющимся сведениям, последний экземпляр был убит в 1627 г. Совсем недавно, уже после первой империалистической войны, погибли последние остатки кавказского зубра, относящегося к роду *Bison*. Лет 25—30 назад несколько сотен особей другого вида того же рода *Bison* жило в Беловежском заповеднике в Белоруссии, но большинство этих зверей было уничтожено во время первой империалистической войны. Впрочем, и в Северной Америке, где в середине прошлого века в прериях паслись сотни тысяч бизонов, эти животные впоследствии почти исчезли, и лишь благодаря специальной охране отдельных сохранившихся животных и организации больших заповедников число бизонов резко возросло, повидимому, до нескольких тысяч. Нельзя, однако, думать, что во всех таких случаях деятельность человека является единственным фактором вымирания этих животных: ясно, что истреблению туров и бизонов человеком предшествовал период уменьшения площади распространения этих животных и сокращения числа особей.

В. О. Ковалевский об адаптивной и неадаптивной редукции конечностей парнокопытных. На основе изучения сравнительной морфологии и эволюции копытных великий русский палеонтолог-дарвинист В. О. Ковалевский дал ряд чрезвычайно важных обобщений, которыми он обогатил эволюционную теорию. Одним из ценнейших достижений палеонтологической мысли является установленный В. О. Ковалевским закон об адаптивной и неадаптивной редукции конечностей парнопалых. Мы знаем, что у парнопалых, как, впрочем, и у непарнопалых, наблюдается процесс редукции скелета конечностей, который выражается прежде всего в уменьшении и исчезновении боковых пальцев (II и V) и соответствующих им пястных и плюсневых костей. В. О. Ковалевский заметил, что редукция эта у парнокопытных может совершаться двумя различными способами.

При первом, или неадаптивном, способе редукции кисть, теряя свои боковые пальцы, не приобретает, по словам Ковалевского, лучшего приспособления к изменившимся механическим условиям передвижения и опоры тела, кроме утолщения остающихся пальцев III и IV. Отношения между запястьем (или плюсной) и пястными (или плюсневыми) костями сохраняются то же, что и у четырехпалого предка. Оставшиеся пальцы не получают более полной опоры на косточках запястья (или предплюсны); этим остающимся пальцам не предоставляется то место, которое занимали редуцированные и исчезнувшие пальцы. Эти соображения поясняются рис. 657[1], который мы заимствуем у Ковалевского. Здесь изображены кости запястья и пясти одного ископаемого парнокопытного, имевшего два пальца. В запястьи мы видим четыре дистальные косточки. От пальцев II и V остались лишь бесполезные рудименты. Однако пястная кость пальца III занимает не всю нижнюю поверхность противолежащей запястной косточки (третьей слева), и то же можно сказать о пястной кости пальца IV, которой противолежит другая, запястная косточка (четвертая слева). Рудименты пальцев II и V занимают некоторую часть нижней поверхности двух больших дистальных косточек запястья, а рудимент II пальца, кроме того, еще занимает нижнюю поверхность двух маленьких запястных косточек (первой и второй слева). Таким образом, утратившие функцию рудименты пальцев в данном случае сохраняют те отношения к косточкам запястья, которые существовали тогда, когда эти боковые пальцы не были еще редуцированы и несли некоторую долю тяжести тела.

При втором, или адаптивном, способе редукции (рис. 657[2]) средние пальцы, как говорит Ковалевский, разрастаются в ширину и толщину больше, чем при первом, неадаптивном способе. При этом первоначальные отношения не сохраняются, и средние пальцы как бы выталкивают боковые пальцы в стороны и начинают примыкать к тем местам нижней поверхности

косточек запястья (или предплюсны), которые раньше были заняты боковыми пальцами II и V. Таким образом, средние пальцы приобретают, по выражению Ковалевского, лучшую и более полную опору для тела. Боковые же пальцы лишаются опоры, и еще до полного их исчезновения пальцы III и IV занимают уже целиком всю нижнюю поверхность запястья (и предплюсны). На рис. 657[2] мы видим, что палец III распространяется на нижнюю поверхность крайней слева запястной косточки, а палец IV — на всю нижнюю поверхность противолежащей ему запястной косточки.

Таким образом, неадаптивная редукция идет путем сравнительно менее глубоких филогенетических изменений, при которых почти не нарушаются или во всяком случае долго сохраняются обычные, унаследованные от более примитивных предков отношения между элементами скелета. Адаптивная же редукция совершается путем более глубоких, более радикальных изменений, которые нарушают существующие отношения между костями и приводят к более выгодному, в данных условиях существования, строению конечности. Изменения характера неадаптивной редукции, как менее глубокие, осуществлялись чаще, чем изменения характера адаптивной редукции. Поэтому неадаптивные формы появляются раньше адаптивных. Однако после того, как эти последние возникли, они вытесняют формы, испытавшие неадаптивную редукцию.

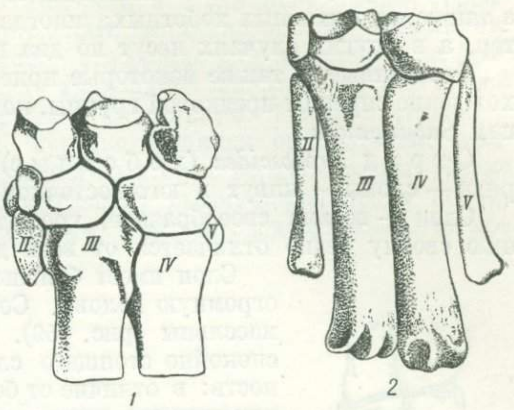



Рис. 657. Неадаптивная и адаптивная редукции конечностей парнокопытных, по В. О. Ковалевскому.

*1* — передняя конечность *Anoplotherium*, палеоген; видны элементы запястья (два верхних ряда косточек) и элементы пясти, из которых два средних (*III* и *IV*) являются функционирующими, а два крайних (*II* и *V*) представлены маленькими рудиментарными косточками; *2* — передняя конечность современного пекари, *Dicotyles*; наверху показан один ряд косточек запястья, а ниже — четыре пястных кости, из которых лишь две средние (*III* и *IV*) являются функционирующими. По В. О. Ковалевскому.

П о л у к о п ы т н ы е. Некоторые ископаемые и современные травоядные животные, напоминающие копытных по характеру зубной системы и по скелету конечностей, а также и по внешнему облику, нередко объединяются в одну большую группу *Subungulata* (полукопытных). Сюда относятся даманы, ныне живущие в Африке, Аравии и Сирии, хоботные, очень своеобразный род *Arsinoitherium*, из нижнего олигоцена Египта, а также морские коровы, или сирены. Древнейшие из вымерших форм всех этих групп найдены в палеогене Африки, и это наводит многих палеонтологов на мысль, что радиация *Subungulata* началась на только что упомянутом материке. Типичные формы перечисленных нами групп резко отличаются друг от друга. Даманы, составляющие отряд *Hyracoidea*, похожи на кроликов и по размерам и по образу жизни. *Arsinoitherium* был крупным, величиной с носорога, зверем с парой огромных

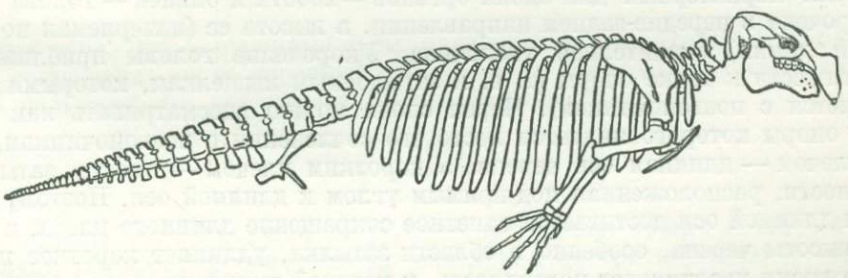


Рис. 658. *Halitherium*, олигоценовый представитель отряда *Sirenia*. Длина — около 2,75 *м*. По Ромеру.

передних костных рогов, за которой располагалась другая пара очень маленьких рогов. Отряд хоботных содержит ныне живущих слонов и большое количество ископаемых травоядных тяжеловесного типа.

Морские коровы, или сирены, составляющие о т р я д *Sirenia* (рис. 658), — чисто водные животные с торпедообразным телом и почти голой, лишенной волос, кожей; передние конечности у них превращены в плавники, а от задних сохранились лишь рудименты, лежащие внутри тела и совершенно не выступаю-

щие на его поверхности. Эоценовые сирены приближаются к наземным предкам этого отряда и, в частности, имели полную зубную систему, а также довольно хорошо развитый таз. Следует заметить, что коренные зубы различных представителей отряда несколько напоминают коренные зубы некоторых копытных, а также примитивных хоботных; иногда эти зубные носят бунодонтный характер, а в других случаях несут по два поперечных лофа.

Эти данные, а также некоторые признаки скелета, делают вероятным происхождение сирен от предковой группы, которая дала начало также и другим группам *Subungulata*.

Отряд *Proboscidea* (хоботные). Современные представители этого отряда — слоны — живут в юго-восточной Азии и в Африке.

Слон — весьма своеобразное, громадное млекопитающее, которое по строению своему резко отличается от всех других ныне существующих животных.

Рис. 659. Правая передняя нога индийского слона, *Elephas indicus*. Вид спереди. Из Лолла.

Слон имеет большое, исключительно грузное туловище и огромную голову. Соответственно этому ноги слона весьма массивны (рис. 659). Кроме того, достаточно взглянуть на спокойно стоящего слона, чтобы заметить еще одну особенность: в отличие от большинства млекопитающих, ноги слона напоминают четыре толстых и довольно высоких столба, потому что они имеют сверху до низу вертикальное положение, причем мы не видим угла ни в локтевом, ни в коленном сочленении. Такие столбовидные, или колонновидные, массивные ноги вполне соответствуют исключительно тяжелому туловищу. Слоны — пальцеходящие животные; они имеют на каждой ноге по пяти пальцев, под которыми находится эластическая подушка. Животные, обладающие более или менее высокими ногами, имеют обычно длинную шею; если бы шея у них была короткой, то они не могли бы дотянуться мордой до почвы. Так, длинную шею имеет, как мы знаем, лошадь. Но удлинение шеи возможно в том случае, если голова животного сравнительно невелика. Слоны же, как мы знаем, имеют огромную голову, которая едва ли могла бы держаться на длинной шее. Но в данном случае длинную шею заменяет своеобразный длинный гибкий мускулистый орган — хобот. Хоботом животное может брать предметы даже очень маленькие, а также набирать воду для питья.

В связи со значительным увеличением головы шея слона очень укорочена. Укорочение шеи переносит центр тяжести головы кзади, т. е. ближе к той части туловища, которая находится как раз над передними ногами. Сильное развитие хобота, а также бивней значительно увеличивают вес головы. В связи с развитием этих характерных для слона органов — хобота и бивней — голова заметно укорочена в передне-заднем направлении, а высота ее (измеряемая по вертикальной линии) значительно увеличена. Укорочение головы приближает ее центр тяжести к точке опоры (т. е. к затылочным мыщелкам, которыми голова сочленяется с позвоночником). Череп слона можно рассматривать как рычаг, точкой опоры которого является место его сочленения с позвоночником, длинным плечом — длинная ось черепа, а коротким плечом — высота затылочной поверхности, расположенная под прямым углом к длинной оси. Поэтому сокращением длинной оси достигается заметное сокращение длинного плеча, а увеличение высоты черепа, особенно в области затылка, удлиняет короткое плечо и в то же время увеличивает поверхность, к которой прикрепляются мощные шейные мускулы и большой эластический тяж, который тянется от головы к отросткам позвонков (отметим, что эти отростки, идущие от позвонков вверх, достигают значительной длины непосредственно за шеей).

Огромная величина черепа в значительной степени объясняется утолщением его стенок. На разрезе черепа, проведенном по плоскости симметрии, мы видим, что кости его чрезвычайно утолщены; здесь особенно бросается в глаза огромная толщина верхней стенки мозговой полости. Но массивная голова слона была бы еще тяжелее, если бы стенки его черепа не имели ячеистого строения. На рис. 660 мы видим, что эти необыкновенные толстые кости содержат крупные

ячеи; эти последние воздухоносны, мозговая же полость, сравнительно с огромными размерами черепа, невелика. Обратимся теперь к зубам слона. Прежде всего бросаются в глаза громадные, более или менее согнутые бивни, каждый из которых является вторым спереди верхним резцом. Роль бивней ясна: огромное травоядное животное не может не привлекать внимания опасных хищников. И если у хищников вырабатываются органы, служащие для нападения на других животных, являющихся их добычей, то травоядное животное не в меньшей степени нуждается в вооружении для борьбы с хищниками. Таким оружием,— исключительно важным для животных, передвигающихся сравнительно медленно,—у слонов служат своеобразно развившиеся вторые верхние резцы. Кроме бивней, слон имеет по одному функционирующему высококоронковому коренному зубу в каждой половине каждой челюсти, а всего, следовательно, четыре

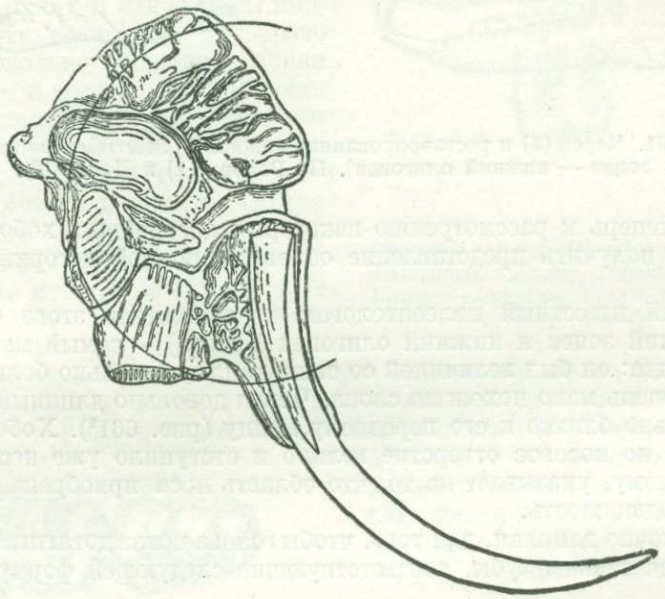


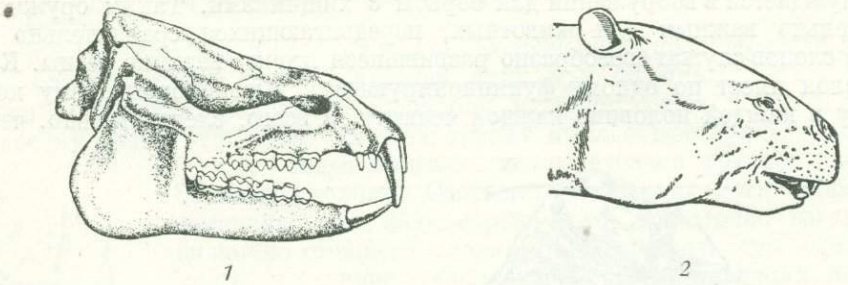
Рис. 660. Продольный разрез черепа индийского слона. Видны коренные зубы: впереди — почти совершенно истершийся, за ним — функционирующий, а за этим последним — запасный, еще не вошедший в работу. Из Лолла.

коренных зуба. Это — огромные зубы, служащие для перетирания пищи. Столь резкое сокращение числа коренных зубов стоит в связи со значительным укорочением челюстей. Но вот какова зубная формула:

$$\frac{1 \cdot 0 \cdot 0 \cdot 3}{0 \cdot 0 \cdot 0 \cdot 3}.$$

Это значит, что слон имеет следующие постоянные зубы с каждой стороны: лишь один резец в верхней челюсти (бивень) и по три коренных в верхней и нижней челюстях; клыков и предкоренных среди постояных зубов нет (имеются у слона молочные предкоренные, которые функционируют в раннем возрасте). Но что означает указание в зубной формуле на три коренных зуба, в то время как в каждый данный момент слон имеет лишь один зуб? — Дело в том, что эти три зуба появляются у слона не сразу, а один за другим: каждый последующий зуб выдвигается сзади на место износившегося уже зуба. Рис. 660 показывает расположение трех коренных верхней челюсти. «Работает», главным образом, только один зуб. Но впереди него виден еще корень истершегося первого коренного, а позади «работающего» зуба мы видим третий зуб, который через некоторое число лет заменит второй зуб.

Познакомимся теперь ближе со строением коренного зуба (рис. 663[4], 664[6], 665[7]) по его жевательной поверхности. Этот огромный зуб содержит многочисленные гребни, состоящие из дентина и покрывающей дентин эмали; гребни отделены один от другого слоями цемента. Так как эмаль прочнее дентина и цемента, то слои эмали выступают в виде гребней на изнашивающейся поверхности зуба; поэтому последняя всегда несет чередующиеся гребни и желобки, что очень важно для перетирания пищи.



*1* *2*

Рис. 661. Череп (*1*) и реставрированная голова (*2*) *Moeritherium* (верхний эоцен — нижний олигоцен). По Ромеру (*1*) и Лоллу (*2*).

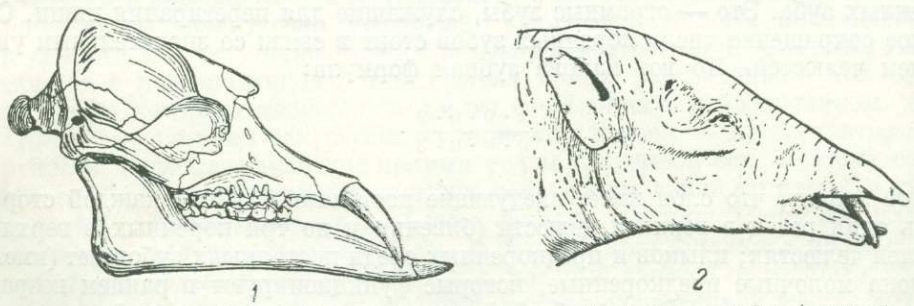
Перейдем теперь к рассмотрению некоторых древнейших хоботных, которое позволит нам получить представление об эволюционной истории всего отряда хоботных.

Древнейший известный палеонтологам представитель этого отряда *Moeritherium* (верхний эоцен и нижний олигоцен Египта) — самый маленький представитель отряда: он был величиной со свинью или несколько больше (рис. 661). *Moeritherium* очень мало похож на слона. Череп довольно длинный; глаза расположены довольно близко к его переднему концу (рис. 661[2]). Хобота это животное не имело, но носовое отверстие велико и отступило уже несколько назад, а это, повидимому, указывает на то, что область носа приобрела значительную гибкость и подвижность.

Шея достаточно длинная, для того, чтобы голова могла дотягиваться до почвы. Особенно замечательны зубы, соответствующие следующей формуле:

$$\frac{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{2 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}.$$

Второй верхний и второй нижний резцы уже сильно увеличились; эти необыкновенно большие резцы до некоторой степени уже похожи на бивни более новых представителей отряда. Остальные резцы, а также клыки, наоборот, умень-



*1* *2*

Рис. 662. Череп (*1*) и реставрированная голова (*2*) *Palaeomastodon* (нижний олигоцен). По Лоллу.

шились. Предкоренные и коренные сохранили форму, обычную для примитивных млекопитающих; низкокоронковые коренные имеют по четыре бугорка, которые расположены в два поперечных ряда.

Род *Palaeomastodon* (нижний олигоцен Египта) иллюстрирует одну из следующих стадий эволюции хоботных (рис. 662 и 664[1]).

Палеомастодонты были значительно крупнее представителей только что рассмотренного более древнего рода и иногда достигали размеров нынешних слонов, хотя в среднем были гораздо меньше этих последних. Шея у палеомастодонтов была еще довольно длинной, хотя задние шейные позвонки уже начали укорачиваться. Верхняя челюсть и передняя часть нижней челюсти вытянуты больше, чем у меритерия; высота черепа заметно возросла, а носовое отверстие отступило назад, повидимому, в связи с тем, что животное уже имело маленький короткий хобот (рис. 662[2]).

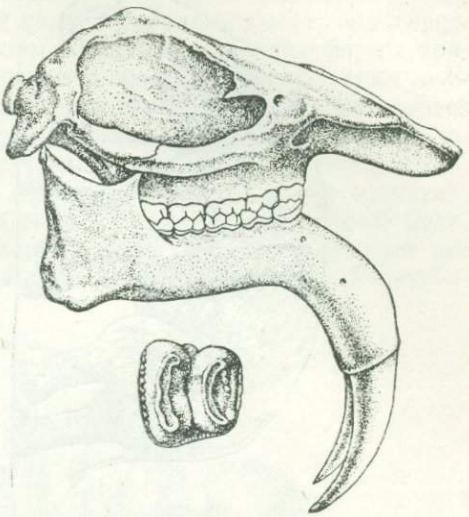


Рис. 663. Череп *Dinotherium*, миоценового хоботного. Длина черепа около 1,2 *м*. Внизу — коренной зуб (приблизительно $\times$ 1/5). По Ромеру.

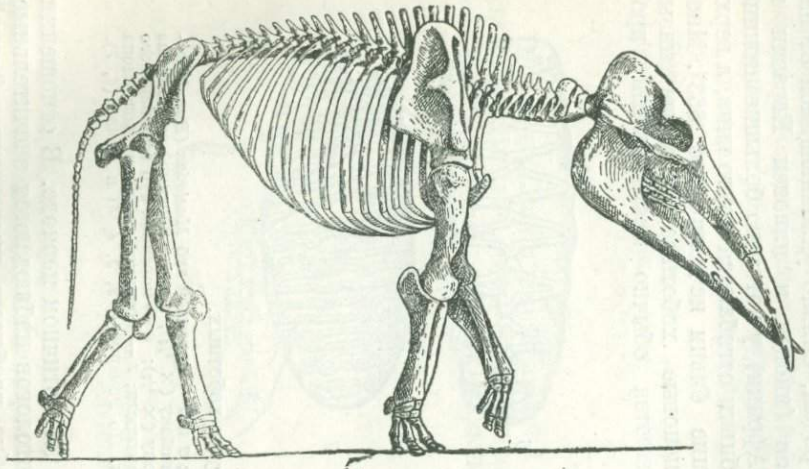
Замечательные изменения произошли с зубами. Исчезли все резцы, кроме одной пары верхних и одной пары нижних, причем эти резцы уже преобразовались в довольно большие бивни. Исчезли также и клыки, которые оставались у меритерия в верхней челюсти; что касается предкоренных, то у палеомастодонта их в нижней челюсти одной парой меньше, чем у меритерия. Коренные зубы имеют по шести бугорков, попарно соединенных в поперечные гребни.

Дальнейшая история хоботных представляется весьма сложной. В неогене было много самых разнообразных хоботных, причем некоторые из них сильно отличались от слонов и не могут считаться предками последних. К таким родам, сильно уклоняющимся от настоящих слонов, принадлежит *Dinotherium* (миоцен и плиоцен Евразии и Африки), у которого большие нижние бивни отгибаются круто вниз, а верхние бивни исчезли (рис. 663). Миоценовые хоботные, которые называются обычно мастодонтами, про-

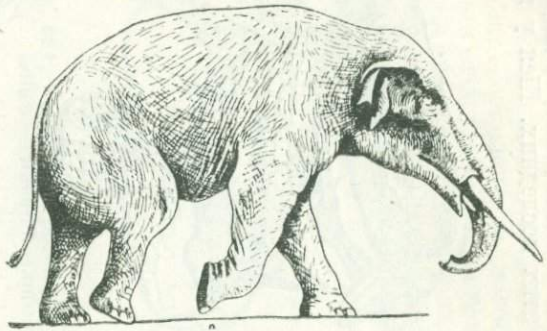
Рис. 664. Коренные зубы хоботных.

*1* — правые $M^2$ и $M^3$ *Palaeomastodon Beadnelli* ($\times$ 3/8); *2* и *3* — коренной зуб *Mastodon* (*Bunolophodon*) *longirostris* со стороны жевательной поверхности и сбоку ($\times$ 1/4); *4* и *5* — коренной зуб *Elephas primigenius* со стороны жевательной поверхности и сбоку ($\times$ 1/7); *6* — коренной зуб африканского слона (*Loxodonta africana*) со стороны жевательной поверхности; *7* — коренной зуб индийского слона (*Elephas indicus*) со стороны жевательной поверхности. По Ромеру (*1*, *2*, *3*, *4*, *5*) и Лоллу (*6*, *7*).

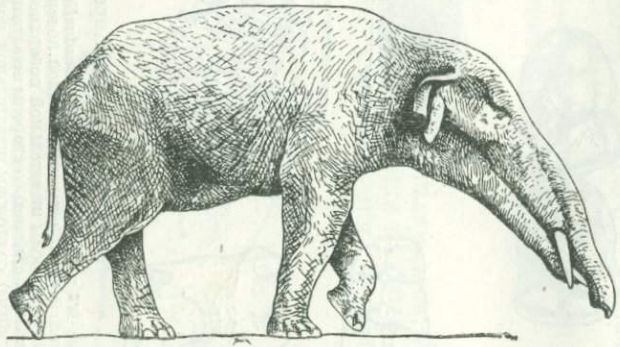
должали существовать в плиоцене и даже в четвертичном периоде. В отношении систематики этих мастодонтов среди палеонтологов наблюдаются значительные разногласия; поэтому мы не будем подробно разбирать представителей этой группы. Для мастодонтов в широком смысле характерно слияние бугорков ко-



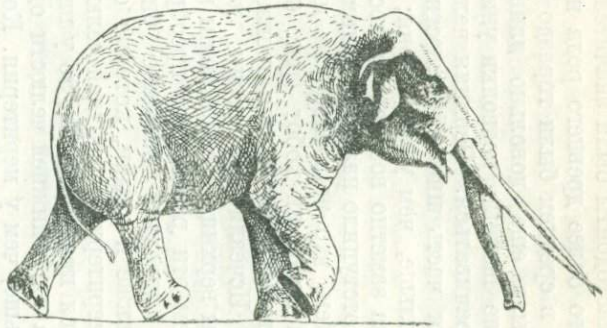
1



3



2



4

Рис. 665. *Mastodon* (*Bunolophodon*).

*1* — реставрация скелета *Mastodon* (*Bunolophodon*) *angustidens*, средний и верхний миоцен; *2* — *Mastodon* (*Bunolophodon*) *angustidens*, реставрация животного; *3* — *Mastodon* (*Bunolophodon*) *longirostris*, нижний плиоцен, реставрация животного; *4* — *Mastodon* (*Bunolophodon*) *arvernensis*, средний и верхний плиоцен, реставрация животного. По Абелю

ренных зубов, ведущее к образованию поперечных гребней (3—4 гребня на каждом зубе). Коренные зубы велики, но остаются низкокоронковыми (рис. 664). У мастодонтов было две пары бивней — верхняя и нижняя, но нижние бивни были развиты обычно значительно слабее верхних и у некоторых мастодонтов отсутствовали (рис. 665). Мастодонты имели сильно развитый хобот; они нередко достигали таких же размеров, как и слоны. Когда-то все такие формы причислялись к одному роду *Mastodon*, но в настоящее время их распределяют между многими родами, отличающимися друг от друга числом поперечных гребней (лофов) жевательной поверхности и другими признаками зубов и костей. Мастодонты продолжали существовать в плиоцене; некоторые формы местами встречаются и в плейстоцене, а одна дожила в Америке, повидимому, до голоцена.

Слоны (прежний род *Elephas*, ныне разбитый на много новых родов) отличаются от мастодонтов прежде всего строением своих высококоронковых коренных зубов, с которыми мы уже познакомились довольно подробно. У настоя-

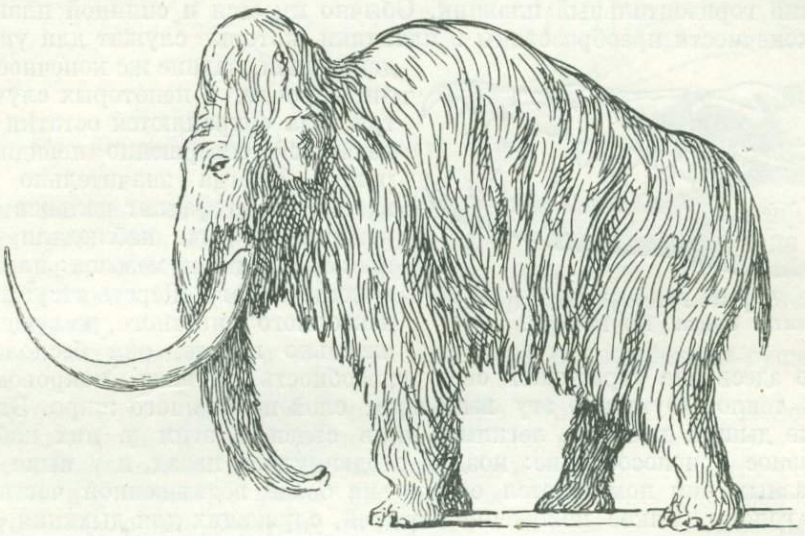


Рис. 666. Реставрация мамонта (*Elephas primigenius*). По Абелю.

щих слонов гребни на коренных зубах становятся значительно выше и уже, а число этих гребней сильно возрастает; пространства между гребнями заполняются цементом. Верхушки гребней при работе зуба быстро снашиваются, и вместо таких гребней появляются длинные петли из узких полосок эмали, разделенные желобками. Появились слоны в плиоцене. Они продолжают существовать до сих пор в Африке и в Азии. Из тех слонов, которые вымерли в геологически недавнее время, надо отметить мамонта (*Elephas primigenius*), который был современником доисторического человека и жил в четвертичном периоде (рис. 666). Область его распространения тянулась от Западной Европы через Сибирь в Северную Америку. Мамонт был приспособлен к холодному климату. Он был покрыт шерстью. Это вымершее животное известно нам не только по остаткам скелетов, но и по рисункам, которые были сделаны доисторическим человеком на стенах пещер. Кроме того, во льдах севера Сибири находили целые трупы, сохранившиеся с волосами.

Исключительно ценная находка замечательно хорошо сохранившегося трупа мамонта была сделана в Березовке, в северо-восточной Сибири, за полярным кругом. Этот труп был вывезен в 1901 г.; в Зоологическом музее Академии наук СССР хранятся чучело, скелет и мягкие части тела этого мамонта.

Отряд *Cetacea* (китообразные). Отряд китообразных представляет весьма своеобразную ветвь млекопитающих. Это — животные, перешедшие к водному образу жизни и приспособившиеся к нему лучше, чем какие-либо другие представители данного класса. Специализация в направлении приспособле-

ния к водному образу жизни продвинулась так далеко, что китообразные никогда не выходят на сушу, где они были бы совершенно беспомощны.

Нынешние китообразные имеют тело, подобное телу нектонных рыб, обтекаемой формы, лишенное каких-либо выступающих частей, которые могли бы мешать быстрому плаванию (например, наружных ушей). Мозговая коробка обычно укорочена, но широка, лицевая же часть более или менее вытягивается в длину.

У большинства китообразных есть зубы, но они сильно упрощены и имеют обычно уплощенно-коническую или крючковидную форму; число же их значительно возрастает против предельного для подавляющего большинства млекопитающих числа (сорок четыре); у нынешнего дельфина, например, оно достигает 250. Такое изменение зубов связано, очевидно, с тем, что они перестали выполнять функцию жевания и служат лишь для захватывания скользкой добычи. У других китообразных зубы, как мы увидим, совсем исчезли.

Главный орган движения вперед — мускулистый хвост, преобразовавшийся в широкий горизонтальный плавник. Обычно имеется и спинной плавник. Передние конечности преобразованы в плавники, которые служат для управления движением, задние же конечности исчезли; впрочем, в некоторых случаях внутри тела сохраняются остатки этих конечностей, совершенно невидимые снаружи. Иногда значительно увеличивается число фаланг пальцев (явление, которое мы уже наблюдали у водных пресмыкающихся мезозоя: плезиозавров и ихтиозавров). Шерсть отсутствует: для нектонного животного, живущего исключительно в воде, она бесполезна, потому что здесь она утрачивает свою способность служить покровом, сохраняющим тепло. Функцию эту выполняет слой подкожного жира. Эти водные животные дышат, конечно, легкими, и в связи с этим у них наблюдается своеобразное приспособление: ноздри отодвинулись назад, и у ныне живущих китообразных они помещаются обычно на более возвышенной части верхней стороны головы. Такое положение ноздрей, служащих для дыхания, особенно важно для млекопитающих, лишенных подвижной шеи.

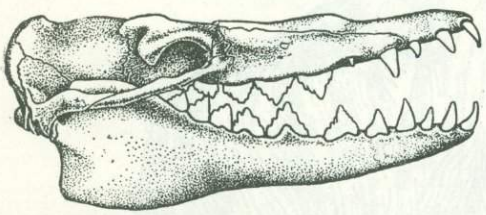


Рис. 667. Череп *Prozeuglodon*, древнего кита. Эоцен. По Ромеру.

Китообразные произошли, несомненно, от каких-то наземных млекопитающих в результате процесса приспособления к водной жизни. В пользу этого говорят, между прочим, остатки задних конечностей у некоторых китообразных, а также существование волосяного покрова у новорожденных детенышей большинства ныне живущих представителей рассматриваемого отряда.

Отряд китообразных может быть разделен на три большие группы. Первую группу образуют так называемые древние киты, вторую — зубатые киты, а третью — беззубые киты. Первая из этих групп — самая древняя и содержит наиболее примитивные формы. Самые древние представители этой группы были найдены в среднем эоцене Северной Америки. Многие признаки древних китов указывают на их происхождение от первобытных хищников — креодонтов. На рис. 667 изображен череп одного из наиболее примитивных древних китов. Передняя часть черепа вытянута, а носовое отверстие уже заметно отодвинулось назад. Эти черты указывают на приспособление к жизни в воде. Но по другим признакам это животное еще довольно близко к первобытным хищным. Так, мозговая коробка у него низкая и длинная. Зубы, в общем, имеют примитивный характер. Только передние из них приобрели форму крючка, задние же, сохраняя близкое сходство с первобытными хищными, зазубрены и имеют по два корня. Скелет остальной части тела обнаруживает весьма значительную специализацию в смысле приспособления к водному образу жизни, причем остатки задних конечностей уже не выступают на поверхности тела. У других представителей древних китов мы видим признаки еще более продвинувшейся специализации в указанном направлении: число зубов уже стало увеличиваться, а задние зубы, сильно сжатые с боков и

зазубренные, уже значительно отличаются от типа зубов креодонтов. Древние киты были широко распространены в верхнем эоцене. Некоторые из них, впрочем, встречаются в олигоцене и даже в низах миоцена.

Зубастые киты, к которым относятся нынешние кашалоты и дельфины, произошли, повидимому, от каких-то наиболее притимивных древних китов. Зубастые киты имеют простые, конусовидные зубы; эти зубы однообразны и уже не могут быть подразделены на резцы, клыки, предкоренные и коренные; число

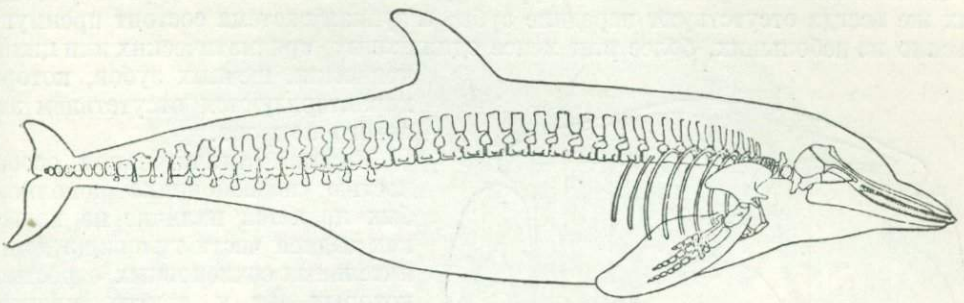


Рис. 668. *Kentriodon*, миоценовый дельфин. Длина около 1,7 *м*. Из Ромера.

их обычно значительно больше первоначального числа зубов у высших млекопитающих (рис. 668). Носовые отверстия отступили далеко назад на верхней стороне черепа; при этом некоторые передние кости черепа вытянулись назад, надвинувшись на имевшиеся там кости. Мозговая коробка стала высокой и короткой.

Зубастые киты известны с верхнего олигоцена и продолжают существовать до наших дней.

К беззубым китам относятся самые крупные киты (рис. 669). Некоторые из них достигают длины до 30 *м* (ныне живущий кит-полосатик). Это — крупнейшие из всех позвоночных, как современных, так и вымерших. У этих животных, так же как и у зубастых китов, наблюдается укорочение мозговой коробки, но по строению черепа беззубые значительно отличаются от зубастых.

Древнейшие беззубые киты известны из олигоцена. Произошли они, очевидно, подобно зубастым, от каких-то примитивных представителей древних китов. Эти огромные животные питаются лишь мелкими планктонными беспозвоночными и мелкими рыбками, т. е. пищей, не требующей пережевывания;

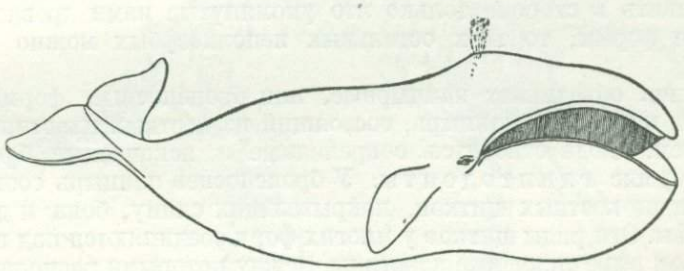


Рис. 669. Гренландский кит *Balena mysticetus*. Из Лолла.

поэтому эти китообразные утратили зубы. Впрочем, у зародышей беззубых китов бывают многочисленные зубы, которые затем исчезают. Зубы заменяются длинными роговыми пластинками, — так называемым китовым усом. Эти пластинки тянутся от нёба параллельными рядами, подобно листам книги (рис. 670). Они имеют волокнистые внутренние края, которые служат для задерживания мелких животных, попадающих в рот вместе с водой. В связи с развитием такого своеобразного аппарата рот принял огромные размеры. Вместе с тем и голова сильно увеличилась.

Отряд *Edentata* (неполнозубые). В этот отряд входят некоторые современные млекопитающие: муравьеды, ленивцы и броненосцы. Все они живут в Южной Америке, за исключением одного представителя группы броненосцев, который живет в Северной Америке, в южном Техасе. Кроме того, сюда же относятся многие ископаемые формы, найденные, главным образом, тоже в Южной Америке.

Головной мозг мал, а мозговая коробка имеет вид цилиндрической трубки.

Из всех неполнозубых только муравьеды совершенно лишены зубов: у остальных же всегда отсутствуют передние зубы, а зубная система состоит преимущественно из небольших, более или менее одинаковых, призматических или цилиндрических щечных зубов, которые характеризуются отсутствием эмалевого покрова.

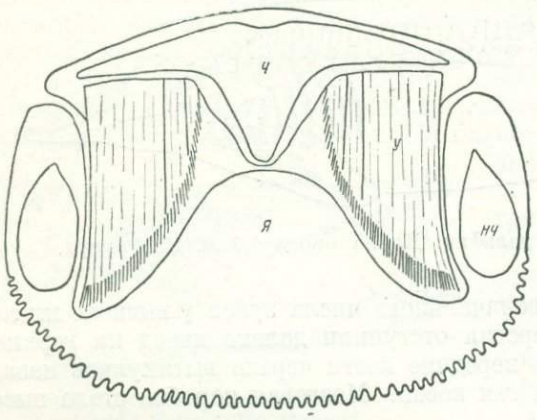



Рис. 670. Поперечный разрез передней части головы беззубого кита (*Balaenoptera*).

*нч* — нижняя челюсть; *у* — китовый ус; *ч* — передняя часть черепа; *я* — язык. По Боасу.

Важной отличительной особенностью позвоночника неполнозубых является наличие на позвонках задней части туловища дополнительных сочленовных отростков, которых нет у других млекопитающих. Неполнозубые характеризуются также и другими признаками скелета, в частности, — сильнее, чем у других плацентарных, развитым коракоидным отростком и удлиненным крестцом. Конечности в большинстве случаев массивные и короткие.

В верхнем палеоцене, а также в нижнем и среднем эоцене Северной Америки были найдены примитивные формы, стоящие, повидимому, близко к предкам всех встреченных до настоящего времени южноамериканских представителей отряда. Эти древнейшие формы еще не имели на задних туловищных позвонках дополнительных сочленовных отростков, характерных для более новых неполнозубых. Однако, первые неполнозубые появились, надо думать, значительно раньше, потому что Южная Америка стала изолированной областью, как мы уже отметили (стр. 400), не позже начала палеогена, а может быть и раньше.

Если оставить в стороне только что упомянутые нами древнейшие североамериканские формы, то всех остальных неполнозубых можно разделить на две группы.

Одна группа объединяет панцырные, или броненосные, формы, у которых сильно развит наружный панцырь, состоящий из костных пластинок, покрытых роговым слоем. Сюда относятся современные и ископаемые броненосцы, а также вымершие глиптодонты. У броненосцев панцырь состоит из многочисленных рядов костных щитков, покрывающих спину, бока и даже верхнюю сторону головы. Эти ряды щитков у многих форм соединяются над плечевым поясом и над тазом в две сплошные пластины, между которыми располагаются серии щитков, сохраняющие подвижность. У глиптодонтов же (род *Glyptodon* и близкие к нему) панцырь, покрывающий туловище, представляет собой единый, сплошной щит, состоящий из огромного числа мелких пластинок (рис. 671). Хвост был заключен в костный чехол, на котором иногда были заостренные отростки. Броненосцы появляются в самых древних третичных слоях Южной Америки, хотя эоценовые формы известны лишь по разрозненным щиткам брони. По воссоединении Южной Америки с Северной некоторые броненосцы проникли, в плейстоцене, в южную часть Северной Америки. Глиптодонты, развившиеся, очевидно, из примитивных броненосцев, появляются в олигоцене, и к концу неогена они, подобно броненосцам, распространяются на север, в южную часть Северной Америки. Глиптодонты совершенно вымерли к концу плейстоцена.

К другой группе неполнозубых относятся формы, покрытые шерстью и лишенные костного панцыря: муравьеды, настоящие (или древесные) ленивцы и вымершие наземные ленивцы, или тяжелоходы. Муравьеды, по своему строению представляющие высокую степень специализации в сторону питания термитами, совершенно лишены зубов и имеют тонкий хлыстовидный язык. Древесные ленивцы — небольшие лесные животные Южной Америки, имеющие на ногах

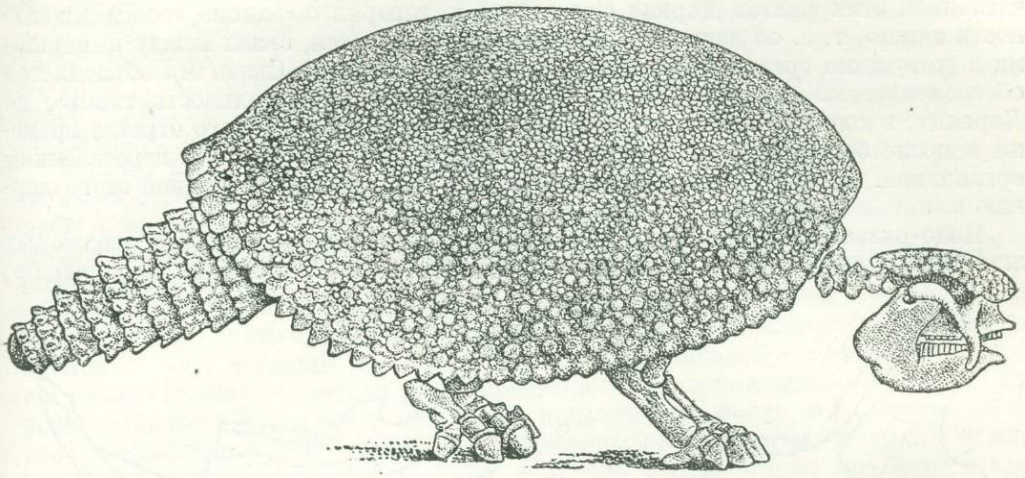


Рис. 671. *Glyptodon* из плейстоцена Южной Америки. Длина — около 2,75 *м*. По Лайдеккеру.

по два или по три длинных изогнутых когтя. Этими когтями они держатся за ветки, на которых они нередко висят вверх ногами. Палеонтологическая история муравьедов и древесных ленивцев нам пока еще не известна, но зато довольно хорошо изучены многие ископаемые наземные ленивцы, или тяжелоходы, — крупные, тяжело построенные животные. Эти животные имели очень массивные задние ноги с уплощенной широкой стопой, которая прилегала к земле; передние ноги были роющими и хватающими органами (рис. 672). Такое строение конечностей показывает, что животные эти становились на задние ноги, чтобы общи-

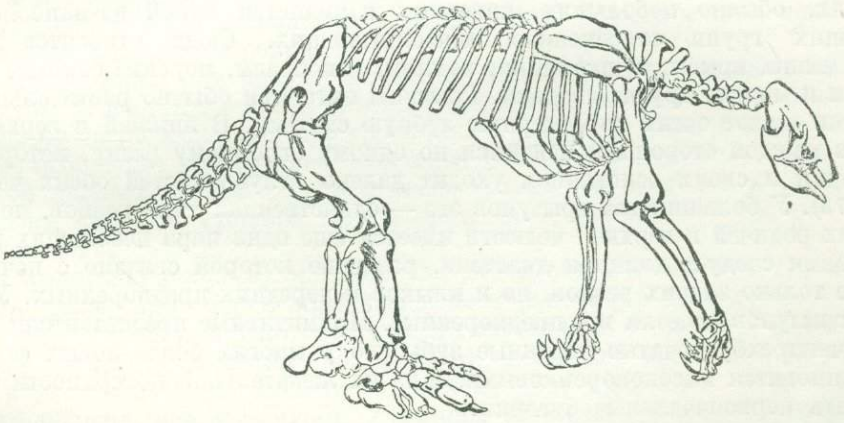


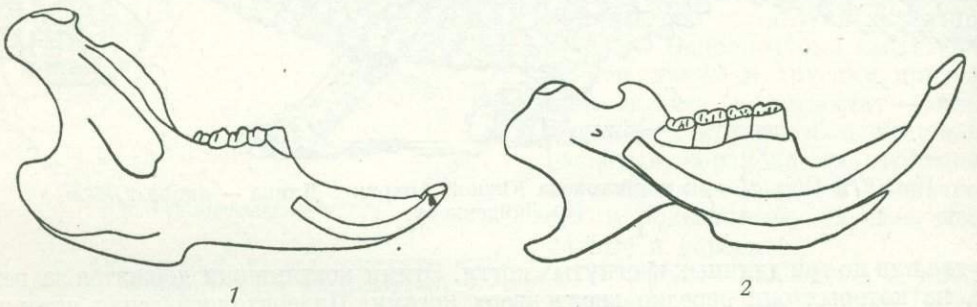
Рис. 672. Скелет *Nothrotherium*, небольшого плейстоценового «наземного» ленивца. Длина — около 2,3 *м*. Из Ромера.

пывать листву деревьев. Древнейшие из найденных форм относятся к олигоцену Южной Америки, но расцвета своего эта группа достигает, видимо, лишь в плиоцене и плейстоцене. Некоторые формы в плиоцене достигли Северной Америки и там довольно широко распространились. Одним из хорошо известных родов тяжелоходов является род *Megatherium* (плейстоцен), крупнейший пред

ставитель группы, достигавший около 5 *м* в длину. К концу плейстоцена все эти звери совершенно исчезают.

Заметим, что открытие ископаемых неполнозубых в Южной Америке имело большое значение для разработки Дарвином основ его теории. По словам Дарвина, во время плавания «Бигля» на него глубокое впечатление произвело открытие в так называемой пампасской формации больших ископаемых животных, покрытых панцырем, подобным панцырю ныне живущих броненосцев. Под впечатлением этих фактов Дарвин еще в 1839 г. говорил о «законе последовательности типов», т. е. об изумительной, как он выражается, связи между вымершими и живущими организмами одного и того же материка. Связь эта объясняется обособленностью данной области. Однако эта «последовательность типов», по Дарвину, в конце концов нарушается по истечении значительного отрезка времени и после больших географических изменений, способствующих переселениям организмов. История неполнозубых является хорошей иллюстрацией этого дарвиновского положения.

Надо сказать, что к отряду неполнозубых еще недавно относили некоторых животных Старого Света, в частности, так называемых панголинов («ящеров»)



*1* *2*

Рис. 673. Левые половины нижних челюстей грызунов, с внутренней стороны: *1* — кролика; *2* — агути. Резцы вскрыты на всем своем протяжении. По Боасу.

и трубкозубов. Однако анатомия этих животных показывает, что они не имеют непосредственной филогенетической связи с неполнозубыми Америки.

Отряд *Rodentia* (грызуны). Этот отряд содержит множество ныне живущих, обычно небольших животных и является одной из наиболее процветающих групп современных млекопитающих. Сюда относятся белки, бобры, мыши, крысы, тушканчики, хомяки, дикобразы, морские свинки, зайцы, кролики и многие другие зверьки. Грызуны питаются обычно растительной пищей. Они имеют очень характерную зубную систему. В нижней и верхней челюсти с каждой стороны помещается по одному огромному резцу, который лишен корня и своим основанием уходит далеко вглубь костей обеих челюстей (рис. 673). У большинства грызунов это — единственная пара резцов, но у зайцев и их родичей в верхней челюсти имеется еще одна пара небольших резцов. За резцами следует длинная диастема, развитие которой связано с исчезновением не только задних резцов, но и клыков и передних предкоренных. У некоторых грызунов исчезли все предкоренные. Примитивные представители отряда имеют четырехбугорчатые коренные зубы, но у многих более новых форм эти зубы становятся высококоронковыми, и на их жевательной поверхности трудно различить первоначальные бугорки.

Все формы с одной парой верхних резцов объединяются в группу двурезцовых, а грызуны с двумя парами верхних резцов составляют группу четырехрезцовых. Двурезцовые известны с нижнего эоцена, а четырехрезцовые — с олигоцена. Уже при первом своем появлении эти группы вполне обособлены одна от другой, и надо полагать, что разделение грызунов на четырехрезцовых и двурезцовых произошло еще в меловом периоде.

Отряд *Primates* (приматы). Знакомство с этим отрядом представляет для нас особенный интерес, так как оно необходимо для изучения вопроса о про-

исхождении человека. К этому отряду относятся лемуры, или полуобезьяны, долгопяты, обезьяны и человек.

Полуобезьяны и обезьяны — лазающие животные, причем они держатся на деревьях, схватывая ветви своими руками. У них сохраняется по пяти пальцев на конечностях обеих пар, или исчезает один из пальцев (большой). Только некоторые из высших приматов ходят на задних ногах, как человек, но делают это неловко. В то же время передние руки вполне приспособлены к хватанию и бросанию различных предметов: руками обезьяны берут пищу, ловят назойливых насекомых и т. д. Даже полуобезьяны нередко садятся в такой позе, при которой у них освобождаются руки. Это замечательное и совершенно исключительное явление имело, как мы увидим, большое значение для дальнейшего эволюционного развития приматов.

Низшие приматы имеют обычно длинный хвост, причем некоторые хватаются им за ветви так же, как и руками. Приматы питаются плодами или всеядны. Зубы у них — менее специализированные, чем у большинства млекопитающих. Наблюдается уменьшение числа предкоренных зубов, и в связи с этим укорачивается зубной ряд.

Жизнь на деревьях отразилась на развитии органов чувств. Высоко развито зрение; это необходимо для животных, которым приходится передвигаться, прыгая в лесу, с одного дерева на другое. Первоначальное положение глаз — по бокам головы — претерпевает изменение: они перемещаются вперед. Так располагаются глаза даже у некоторых примитивных форм: поля зрения обоих глаз тождественны. У обезьян глаза обращены прямо вперед, и зрение у них, как у человека, — стереоскопическое, т. е. они воспринимают предметы в трех измерениях. Слух у приматов хорошо развит. Обоняние, наоборот, слабее, чем у животных, живущих на земле, а не на деревьях.

Высокоразвитое зрение, необыкновенный для млекопитающих способ передвижения (прыгание с дерева на дерево), требующий исключительной четкости движений (при малейшей неточности прыжка животное может упасть и погибнуть), усложнение психики, связанное с усовершенствованием зрения и слуха и особенно с необыкновенными для млекопитающих функциями передних конечностей — рук, все это связано с усложнением строения и увеличением головного мозга. Полушария головного мозга у высших человекоподобных обезьян достигают значительной величины.

В связи с ослаблением обоняния и с укорочением зубного ряда заметно укорачивается морда, которая у ископаемых полуобезьян имеет еще значительную длину. Орбиты глаз сближаются одна с другой. С увеличением мозга связано увеличение мозговой коробки.

Полуобезьяны, или лемуры (подотряд *Lemuroidea*), — примитивная группа приматов. В настоящее время они живут, главным образом, на о. Мадагаскаре; небольшое число видов живет в тропической Африке и Южной Азии. Это — животные небольшие или средней величины; от обезьян они отличаются более вытянутой лицевой частью черепа и менее объемистой мозговой коробкой. Глаза обращены скорее в стороны, чем вперед. Древнейшие полуобезьяны известны из палеоцена.

Долгопяты (*Tarsioidea*) представляют собой очень маленькую группу, содержащую лишь один современный род и несколько форм из палеоцена и эоцена. Эта группа является в некоторой степени переходной от лемуров к *Anthropoidea*. К этим последним долгопят (род *Tarsius*), маленький древесный зверек, живущий в Ост-Индии, приближается по целому ряду признаков: мозговая коробка у него больше, чем у лемуров, глазницы сближены, глаза обращены вперед, большое затылочное отверстие переместилось в направлении нижней стороны черепа, лицевая часть черепа заметно короче, чем у лемуров. Долгопят — прыгающее животное, в связи с чем у него выработалось очень своеобразное строение удлиненных задних ног. Древнейшие из найденных до настоящего времени ископаемых этой группы встречены в среднем палеоцене. Эти ископаемые принадлежат уже к специализированным формам, и приходится думать, что первые долгопяты появились гораздо раньше, — еще в меловом периоде.

Всех остальных приматов — обезьян и человека — можно объединить в подотряд *Anthropoidea* (человекообразные). Глаза у этих животных крупны и обращены вперед; зрение, как мы уже отметили, вполне стереоскопическое; лицо значительно укорочено. Ходят обезьяны обычно на-четвереньках. Нередко многие из них садятся так, что туловище принимает вертикальное положение, а руки освобождаются для других функций (прежде всего — для взятия пищи).

Хвост у некоторых развит в качестве хватательного органа (и служит как бы пятой рукой), у других он не имеет этой функции; наконец, у некоторых высших форм он недоразвивается.

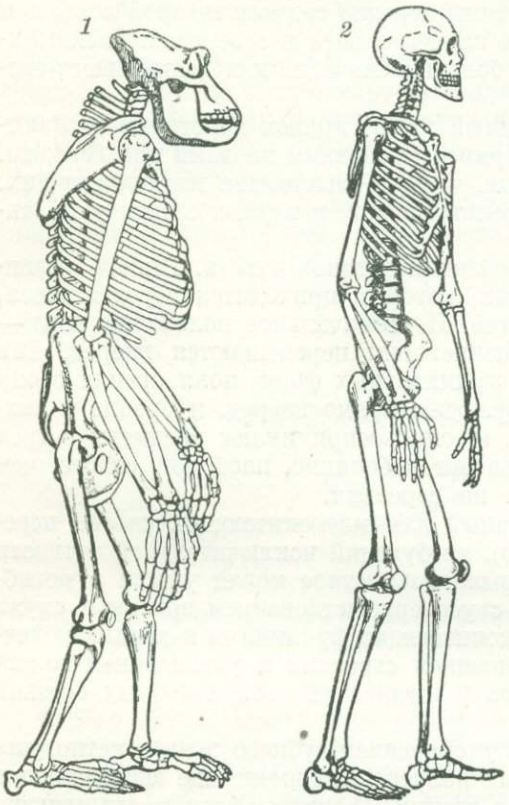


Рис. 674. Скелеты гориллы (*1*) и человека (*2*). По Лоллу.

Мозговая коробка очень велика. Ископаемые обезьяны известны с олигоцена.

Этот подотряд делится обычно на две группы (надсемейства): широконосых обезьян и узконосых обезьян.

Широконосные обезьяны (*Platyrrhini*), живущие в Южной и Центральной Америке, представляют собой более примитивную из этих двух групп. Ноздри у них обычно отделены друг от друга широкой носовой перегородкой и обращены наружу. Всегда сохраняются три предкоренных зуба, и зубная система соответствует формуле:

$$\frac{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}.$$

Узконосые обезьяны (*Catarrhini*) живут в Африке и Южной Азии, и в ископаемом состоянии были находимы лишь в Старом Свете. Ноздри у них сближены одна с другой, а зубная система, в связи с исчезновением первого предкоренного зуба, выражается формулой:

$$\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}.$$

Хвост у них нередко укорочен, а в некоторых случаях редуцируется почти до полного исчезновения.

К этой группе принадлежит семейство человекообразных обезьян. Эти большие обезьяны по строению тела сравнительно мало отличаются от человека (рис. 674). Передние руки у них длиннее, а ноги короче, чем у человека. В отличие от человека, большой палец ноги противополагается у них остальным (отодвигается в сторону). Некоторые из них ведут уже «полудревесный» или даже «наземный» образ жизни. Древнейшие остатки человекообразных обезьян были найдены в миоцене.. Из древнейших человекообразных обезьян к человеку довольно близко стоит *Ramapithecus*, остатки которого найдены в миоцене и плиоцене Индии.

К числу предков человека, очевидно, принадлежит *Australopithecus* (рис. 675). В 1924 г. был найден неполный череп этого замечательного животного в Южной Африке. Геологический возраст этого ископаемого, к сожалению, не мог быть точно определен. Предполагают, что отложения, в которых он найден, — четвертичного возраста. Череп принадлежал юной особи; поэтому его нельзя сравнивать с черепами взрослых человекообразных обезьян, но совершенно ясно, что австралопитекус не может быть отнесен к какому-либо роду современных человекообразных обезьян. Контуры черепа указывают на то, что взрослое

животное имело более короткое лицо и более высокий лоб, чем нынешние человекообразные обезьяны. Находка этого черепа имеет очень крупное значение для истории обезьяньих предков человека. Изучение остатков взрослого австралопитекуса, найденных в 1936 г. опять-таки в Южной Африке, выяснило, что эта обезьяна занимает место между *Ramapithecus* и древнейшим человеком. (рис. 675[2]).

Мы уже видели, что функции передних конечностей у обезьян значительно отличаются от функций задних. Но это различие функций «рук» и «ног» усиливается у человекообразных обезьян. Нет никакого сомнения в том, что человек произошел от какого-то вида человекоподобных обезьян.

«Первым следствием обусловленного их образом жизни обычного для них способа передвижения (лазать, карабкаться), при котором руки выполняют совсем другие функции, чем ноги, было то, что эти обезьяны постепенно перестали пользоваться руками при передвижении по поверхности земли, стали усваивать прямую походку. *Этим был сделан решительный шаг для перехода от обезьяны*

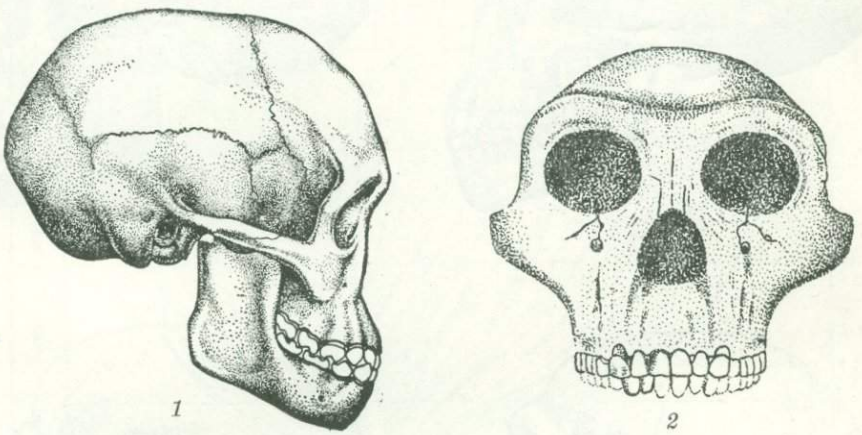



Рис. 675. Реставрированные черепа *Australopithecus*.
*1* — молодая особь; *2* — взрослая особь. По Ромеру (*1*) и Бруму (*2*).

*к человеку. . .*». «В общем, мы и теперь еще можем наблюдать у обезьян все переходные ступени от хождения на-четвереньках до хождения на двух ногах. Но ни у одной из них последнее не стало нормальной формой передвижения». «Чтобы прямая походка могла стать у наших волосатых предков сначала правилом, а потом и необходимостью, нужно было, чтобы руки уже раньше специализировались на других функциях» (Энгельс).

Мы уже знаем, что у «обезьян существует известное разделение функций между руками и ногами». «При помощи рук, — говорит далее Энгельс, — они выполняют в плену целый ряд простых операций, подражая соответствующим действиям людей. Но именно тут-то и обнаруживается, как велико расстояние между неразвитой рукой даже наиболее подобных человеку обезьян и усовершенствованной трудом сотен тысячелетий человеческой рукой». «Ни одна обезьянья рука не изготовила когда-либо хоть бы самого грубого каменного ножа».

Но «*рука стала свободной* и могла совершенствоваться в ловкости и мастерстве». «Рука таким образом является не только органом труда, *она также его продукт*».

С этим изумительным изменением руки и необычайным усложнением ее функций были, конечно, связаны изменения и в других частях тела, так как изменения формы одних частей тела влекут за собой изменения формы других частей тела. Энгельс считает особенно важным «прямое, поддающееся учету воздействие развития руки на остальной организм. Наши предки—обезьяны, как уже сказано,—были общественными животными; вполне очевидно, что нельзя выводить происхождение человека, этого наиболее общественного из всех животных, от не-общественных ближайших предков. Начинавшееся, вместе с развитием руки и труда, господство над природой расширяло с каждым новым шагом кругозор

человека. В предметах природы он постоянно открывал новые, до того неизвестные свойства. С другой стороны, развитие труда по необходимости способствовало более тесному сплочению членов общества, так как благодаря ему стали более часты случаи взаимной поддержки, совместной деятельности, и стала ясней польза этой совместной деятельности для каждого отдельного члена. Коротко говоря, формировавшиеся люди пришли к тому, что у них явилась *потребность что-то сказать друг другу*. Потребность создала себе орган: неразвитая глотка обезьяны преобразовывалась медленно, но неуклонно, путем постепенно

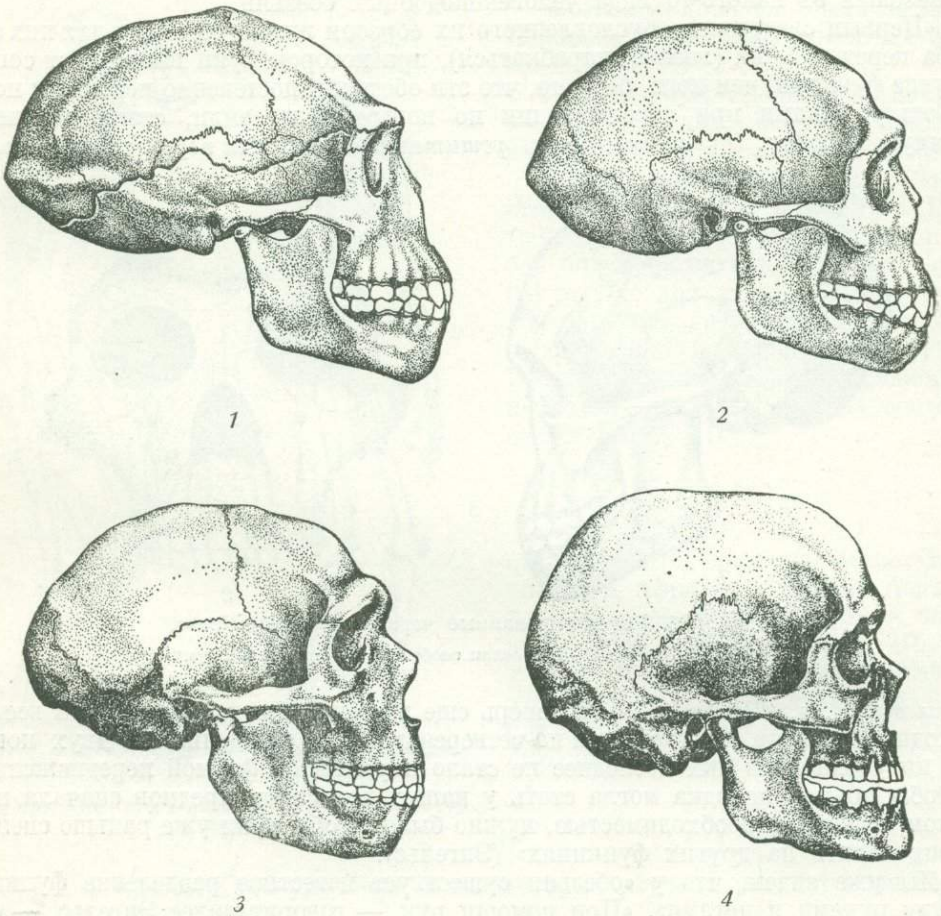



Рис. 676. Черепа ископаемых людей.

*1* — *Pithecanthropus* (лицевая область и мозговая коробка ниже жирной линии, а также большая часть нижней челюсти реставрированы); *2* — *Sinanthropus* (лицевая область и задняя часть нижней челюсти реставрированы); *3* — неандертальский человек (*Homo primigenius*); *4* — череп кроманьонского человека (*Homo sapiens*). По Ромеру.

усиливаемых модуляций, и органы рта постепенно научились произносить один членораздельный звук за другим».

В настоящее время нам известно немало остатков скелетов ископаемых людей, которые отличаются от нынешнего вида (носящего латинское название *Homo sapiens*).

Наиболее примитивным из всех известных науке древнейших людей является так называемый обезьяночеловек, *Pithecanthropus* (рис. 676[1]), остатки которого были найдены в 1892 г. на о. Яве (геологический возраст, вероятно, — начало плейстоцена). Мозговая коробка низкая, особенно в передней своей части. Имеются выдающиеся надбровные дуги. Объем головного мозга был меньше минимального для нынешнего человека, но больше, чем у каких бы то ни было высших человекообразных обезьян. Строение мозга, судя по слепкам полости чере-

па, было в основном человеческое, но чрезвычайно примитивное. Зубы, повидимому, в общем, человеческого типа. Бедро — прямое, как у человека, а это указывает на то, что питекантропус уже достиг выпрямленного положения. Исследователь, открывший кости этого интересного ископаемого, считает его предком позднейших людей, в том числе и нынешнего человека. Во всяком случае, несомненно, что *Pithecanthropus* стоит по своим важнейшим признакам между нашими обезьяньими предками и «настоящими» людьми.

Недавно были найдены в Китае, близ Бейпина, остатки другого представителя примитивных древнейших людей, который был назван *Sinanthropus* (рис. 676[2]). Череп синантропуса очень похож на череп питекантропуса, но свод черепа немного выше, чем у последнего. Надбровные дуги хорошо развиты. Вместимость мозговой коробки, а следовательно, и объем мозга, больше, чем у питекантропуса. В одних слоях с остатками скелета синантропуса найдены остат-

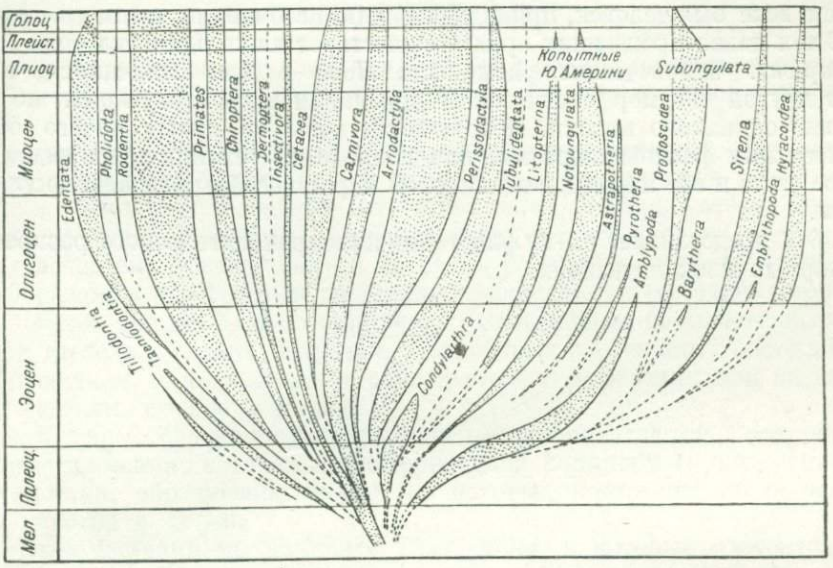



Рис. 677. Филогения плацентарных млекопитающих. По Ромеру.

ки его культуры: каменные орудия весьма грубой выделки, а также костяные орудия. Весьма замечательно, что синантропус пользовался огнем, о чем свидетельствуют найденные вместе с остатками синантропуса обожженные кости и камни, остатки золы и т. д.

Остатки так называемого неандертальского человека найдены в довольно большом количестве в разных местах Европы (рис. 676[3]). Название этого древнего человека происходит от названия долины Неандерталь, близ Дюссельдорфа, в Германии, где в 1856 г. были обнаружены остатки неандертальского человека. Жил этот последний в четвертичном периоде (в последнюю ледниковую эпоху и в предшествовавшую ей межледниковую эпоху), в древнем каменном веке. Лоб у неандертальского человека был низкий, надбровные дуги были резко выражены, но в затылочной части мозговая коробка значительно расширялась, и в связи с этим вместимость ее равна вместимости черепа у большинства людей нашего времени. Следовательно, по размерам головного мозга неандертальцы не уступали человеку наших дней. Тем не менее, мозг этот имеет сходство с головным мозгом человекообразных обезьян. Лицо было более удлиненное, чем у нынешнего человека, что вместе с надбровными дугами и низким лбом обусловливало обезьяноподобный облик. Тело было слегка наклоненным, колени были всегда немного согнуты. Руки были длиннее, а ноги несколько короче, чем у нынешнего человека.

Вместе со скелетными остатками неандертальцев были находимы кремневые орудия довольно тонкой выделки. Неандертальцы были людьми древней части древнего каменного века.

Концу последней ледниковой эпохи и времени, следовавшему непосредственно после нее, соответствует более поздняя часть древнего каменного века. Тогда существовал человек, который принадлежал уже, несомненно, к тому же виду *Homo sapiens*, к которому относимся мы. Это был кроманьонский человек, названный так потому, что скелетные остатки его были найдены в Кроманьоне, во Франции (рис. 676[4]). У кроманьонцев лоб был высокий, надбровных дуг не было. Вместимость черепной коробки была не меньше, чем у нынешнего человека. Это были люди высокого роста. Они произошли, по всей вероятности, от неандертальцев. От кроманьонцев сохранились не только кремневые и костяные орудия тонкой выделки, но и произведения искусства: многочисленные изображения на стенах пещер и на костяных орудиях. Художники этого отдаленного прошлого обнаруживали замечательные способности и изумительное мастерство.

На этом мы закончим обзор древних людей. Как мы видим, уже в древнем каменном веке был человек, принадлежавший, несомненно, к том уже виду, что и мы. С тех давно прошедших времен существует лишь один вид рода *Homo*, — *Homo sapiens*. Человеческие расы вида *Homo sapiens* отличаются, конечно, одна от другой по морфологическим признакам и по цвету кожи, но все они безусловно одинаково высоки. Человеческие расы не имеют ничего общего с биологическими разновидностями, или подвидами, тех или иных видов животных. Все расы и все народы в одинаковой мере способны создавать культурные ценности.

Рис. 677 представляет схему филогении и геохронологического распределения плацентарных млекопитающих.

ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ

# ПАЛЕОНТОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

## ГЛАВА XXI

## СЛОЕВИЩНЫЕ

В этой главе мы приступаем к изучению палеонтологической истории растений. Рассмотрение мира растений мы начнем, конечно, с наиболее примитивных групп.

К обширному типу *Thallophyta*, или слоевищных растений, относятся более или менее примитивные растения, у которых тело представляет собою так называемое с л о е в и щ е. Слоевище есть такое тело растения, которое не дифференцировано на ткани и которое, следовательно, состоит либо из многих клеток. сходных по своему общему виду и по своим функциям, либо из одной клетки. Таким образом, к слоевищным растениям причисляются все одноклеточные рас, тения, а также многие из многоклеточных. Слоевищные не имеют таких частей, как лист, стебель и корень. Впрочем, у некоторых слоевищных растений наблюдается известная, более или менее слабая степень диференциации на части, подобные листьям, стеблю и корню.

Этим низшим, слоевищным растениям противополагаются *Cormophyta*, или стебельные растения, которые характеризуются наличием групп специализированных клеток, образующих ткани, из которых построены такие части, как стебель, листья и корень.

Изучение растений мы начнем с *Thallophyta*, к которым относятся низшие растения, одноклеточные и многоклеточные. Сюда причисляются различные группы водорослей и грибов. Мы рассмотрим лишь те группы слоевищных, которые являются важнейшими с палеонтологической точки зрения.

### Класс Bacteria (бактерии)

Бактерии (*Bacteria*) представляют собою обширный класс микроскопических организмов, имеющих огромное распространение по всему земному шару в самых разнообразных местообитаниях.

Это — чрезвычайно мелкие одноклеточные организмы, поперечником не более 0,002 *мм*, часто менее 0,001 *мм*. Они так малы, что миллион бактерий в одном кубическом сантиметре воды не делает ее заметно мутной.

Размножаются они обычно делением. У некоторых бактерий деление совершается раз в полчаса. При такой скорости размножения число потомков одной клетки, если они не подвергались бы уничтожению и могли бы беспрепятственно делиться, в течение суток достигло бы колоссальной величины, а именно: 140 744 041 955 328. Но даже при одном делении в час потомство одной бактерии должно было бы заполнить все океаны и довести воду в них до состояния густой каши, если бы все особи выживали.

Строение бактерий чрезвычайно просто. Протоплазма клетки окружена довольно твердой оболочкой, которая по составу, повидимому, ближе к белковым веществам, чем к клетчатке (лишь в очень немногих случаях указывалось присутствие в оболочке бактерий вещества, близкого к клетчатке). Протоплазма — плотная, в ней имеются очень маленькие вакуоли (полости) и зернышки различной величины. Бактерии всегда лишены хлорофилла, хотя некоторые из них, в своей протоплазме, или в оболочке, содержат пигменты различных цветов. Некоторые из содержащихся в протоплазме зернышек по своей способности окрашиваться определенными реактивами напоминают ядра клеток других организмов. Но эти зернышки, состоящие из вещества, подобного хроматину, характерному для клеточного ядра, обычно рассеяны во всей массе протоплазмы бактерии. Некоторые ученые полагают, что эти зер-

нышки и представляют в клетках бактерий ядерное вещество. Однако присутствие ядра, как особого образования, столь характерного для клеток подавляющего большинства всех живых существ, у бактерий не установлено, и потому эти одноклеточные организмы обычно считаются безъядерными.

Простота морфологии клетки затрудняет распознавание различных представителей этой обширной группы по их строению. По общему виду клетки бактерии обычно относятся к различным морфологическим типам. Эти типы не могут быть приравнены к родам или каким-либо иным таксономическим единицам, и каждый из них представляет собрание групп разнородного происхождения, искусственно объединяемых по немногим внешним признакам. Тем не менее, не имея пока более совершенной систематики, мы иногда вынуждены употреблять названия этих типов совершенно условно, так, как если бы это были названия родов.

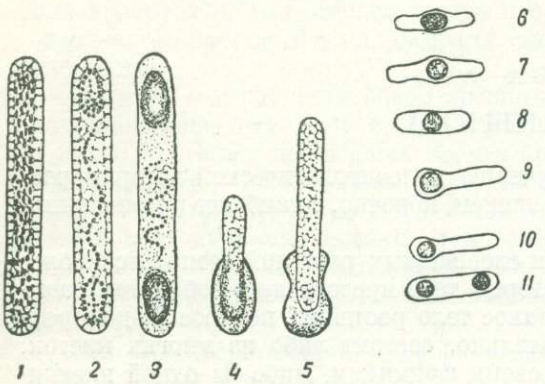



Рис. 678. Бактерии типа *Bacillus*.

*1* — *Bacillus Butschlii*, строение клетки; *2* и *3* — то же, спорообразование; *4* и *5* — прорастание споры; *6* — *11* — различные типы спорообразования у бактерий типа *Bacillus*. Из Смита.

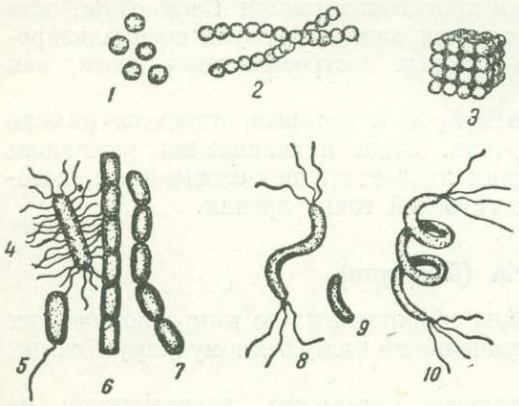



Рис. 679. Морфологические типы бактерий.

*1, 2, 3* — *Coccus*; *4, 5, 6, 7* — *Bacillus*; *8, 9, 10* — *Spirillum*. Из Смита.

Так, бактерии шарообразной формы обычно причисляются к морфологическому типу *Coccus*, палочкообразные бактерии — к типу *Bacillus* (рис. 678), а спиральные — к типу *Spirillum* (рис. 679).

Многие бактерии (главным образом типов *Bacillus* и *Spirillum*) имеют реснички, которые служат для движения.

При делении клетка распадается на две равные части. Дочерние клетки иногда остаются соединенными одна с другой, и таким путем могут образоваться колонии (рис. 679), представляющие собою четковидные, пластинковидные или гроздевидные соединения клеток. Клетки колонии обычно в высшей степени однородны и по своему строению и по своей физиологии.

При наступлении условий, не благоприятных для роста и размножения, например, в случае недостатка влаги, многие бактерии образуют так называемые с п о р ы. Этот процесс выражается в том, что клетка теряет воду, содержимое клетки несколько сжимается и окружается покровом, более толстым, чем обычная клеточная оболочка бактерии (рис. 678). В состоянии такой споры бактерия может сохраняться очень долго, иногда в течение десятков лет, а может быть, и гораздо дольше. Когда внешние условия вновь становятся благоприятными для развития, спора поглощает воду и снова принимает типичную форму бактерии, возвращается к обычной жизнедеятельности. Споры бактерий чрезвычайно стойко сохраняются живыми в таких условиях, которые были бы роковыми для почти всех остальных организмов. Споры некоторых бактерий выдерживают температуру значительно выше $+100°$ С, в некоторых случаях споры не утрачивают жизнеспособности и при температуре — 100°С.

Бактерии живут в воде, пресной и соленой, в почве, в телах других организмов; их можно обнаружить всюду, где условия среды не исключают возможности существования живого вещества. Некоторые бактерии способны жить в воде, лишенной кислорода, например, в «безжизненной», отравленной сероводородом зоне таких водоемов, как Черное море. Другие оказываются способными жить в нефти. Бактерии играют главную роль в разрушении мертвых организмов. Многие из этих микроорганизмов вызывают болезни других живых существ, а другие являются более или менее безвредными для животного (или человека), в теле которого они живут, или даже приносят своему «хозяину» некоторую пользу.

Те из бактерий, которые живут в различных частях растений и животных, питаются веществами, которые вырабатываются этими последними. Другие бактерии питаются органическими веществами, содержащимися в телах мертвых организмов и, как все растения, питающиеся таким способом, называются с а п р о ф и т а м и. Те и другие не способны синтетически вырабатывать органические вещества из неорганических, т. е. являются г е т е р о т р о ф н ы м и организмами и отличаются в этом отношении от растений, которые

строят органическое вещество путем фотосинтеза и называются автотрофными.

Однако некоторые бактерии способны синтетически вырабатывать органическое вещество и являются автотрофными, подобно зеленым растениям. Но если у зеленых растений построение углеводородов совершается под влиянием энергии солнечных лучей, то у автотрофных бактерий источником энергии, необходимой для синтеза органических веществ, служат экзотермические процессы окисления минеральных веществ. К таким автотрофным бактериям относятся нитрифицирующие бактерии, некоторые серные бактерии, железные бактерии и бактерии, окисляющие водород. Нитрифицирующие бактерии, живя в почве, переводят аммиак, образующийся в результате разложения белков гниющих органических остатков, в соли азотистой, а затем — в соли азотной кислоты. Серные бактерии окисляют сероводород, водородные окисляют водород в воду, а железные разлагают соединения железа.

Ископаемые остатки бактерий указывались различными исследователями в слоях различных эр. Древнейшие из этих форм были отмечены в породах докембрийского возраста. Кроме того, ископаемые, определяемые как бактерии, были находимы в каменноугольных, пермских, а также в мезозойских и кайнозойских отложениях. Однако определение бактерий в ископаемом состоянии по морфологическим признакам чрезвычайно затруднительно, и в некоторых случаях за ископаемые бактерии принимались образования, которые лишь напоминают бактерии по своим очертаниям. Во всяком случае несомненно, что бактерии существуют с древнейших времен. Остатки их едва ли могут быть использованы для определения геологического возраста, но сохранившиеся в осадочных отложениях результаты жизнедеятельности этих организмов заслуживают все же самого серьезного внимания палеонтолога-палеобиолога и геолога.

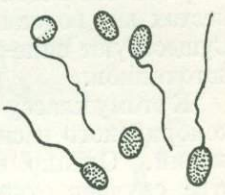


Рис. 680. *Pseudomonas calcis*. × 1500. Из Пиа.

Филогения бактерий представляет большие трудности. Простота организации этих существ побуждает некоторых исследователей считать бактерии древнейшей из всех морфологически изученных групп организмов. Это как будто подтверждается и тем обстоятельством, что некоторые бактерии являются автотрофными, а следовательно, могли бы существовать до появления растений, производящих фотосинтез органического вещества. Однако другие ученые полагают, что бактерии произошли от сине-зеленых водорослей, и притом — от разных семейств этого класса, представляя собою, таким образом, соединение групп, разнородных по своему происхождению. В подтверждение этого мнения указывают на то, что бактерии сходны с сине-зелеными водорослями по строению клетки, а также на то, что некоторые из этих водорослей, ведущие паразитический образ жизни, лишены способности фотосинтетически вырабатывать органическое вещество. При нынешнем уровне знаний палеонтология не может подтвердить или опровергнуть те или иные предположения о происхождении бактерий и об их филогенетических отношениях к другим организмам.

Бактерии играют заметную роль в образовании горных пород. Многие месторождения самородной серы возникли, вероятно, в результате деятельности серных бактерий, так же как и некоторые залежи серного колчедана. Железные бактерии, повидимому, принимают видное участие в образовании тех залежей железных руд, которые подчинены нормальным осадочным породам. Некоторые бактерии выделяют углекислую известь. Особенно важны с геологической точки зрения формы, которые в массовом количестве встречаются в морях, преимущественно теплых, и притом как в верхних слоях воды, так и в известковом иле. Из бактерий, деятельность которых обусловливает выпадение углекислой извести, главная роль принадлежит одной форме, известной под названием *Pseudomonas calcis* (рис. 680). В пробе известкового ила, взятой у берега Флориды, было обнаружено 160 млн. экземпляров этого вида на 1 $см^3$. Осаждением мельчайших частиц извести, выделяемых этими бактериями, объясняется образование там тонкого мягкого известкового ила, мощность которого достигает по меньшей мере нескольких метров.

## Класс Cyanophyceae (Сине-зеленые водоросли)

Сюда относятся одноклеточные, одиночные и колониальные водоросли, содержащие, в дополнение к хлорофиллу и сопровождающим его желтым пигментам, еще особый синий пигмент (отсюда и название этих водорослей: cyaneos, по-гречески — синий). Наличие этих пигментов обусловливает сине-зеленую окраску у большинства ныне живущих представителей класса, но нередки также и формы, окрашенные иначе, в зависимости от тех или иных количественных отношений упомянутых нами пигментов. Присутствие клеточного ядра до сих пор не установлено, так же как у бактерий; впрочем, возможно, что клетки сине-зеленых содержат примитивного типа ядра, лишенные ядерной оболочки. Клетки окружены несколькими оболочками, которые защищают содержимое от высыхания, а также от проникновения имеющихся в воде вредных веществ, и даже от врагов—например, от питающихся водорослями брюхоногих.

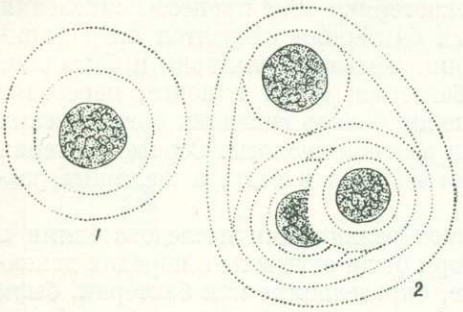



Рис. 681. *Gloeocapsa*. *1* — одиночная клетка; *2* — колония из трех клеток. Из Смита.

Размножение происходит обычно путем простого деления клетки, но иногда путем распадения всего содержимого клетки на многочисленные споры.

Сине-зеленые водоросли живут как в пресных водах, так и в морях. Они часто встречаются в стоячей, сильно загрязненной воде. Некоторые селятся на влажных местах вне водоемов. Многие выдерживают сильное повышение солености воды. Существуют сине-зеленые водоросли, выносящие высокую температуру горячих источников.

К этому классу относят некоторые древнейшие формы из пород докембрийского, кембрийского и силурийского возраста, а также виды из более молодых отложений. Однако в большинстве случаев отнесение этих форм к рассматриваемому здесь классу оказывается слабо обоснованным.

Хорошо сохранившейся и подробно изученной является одна форма из так называемого кукерского горючего сланца (нижний силур Эстонии и Ленинградской области). Форма эта, очень похожая на ныне живущую типичную сине-зеленую водоросль *Gloeocapsa* (рис. 681), получила родовое название *Gloeocapsomorpha* (рис. 682). Чистый кукерсит почти целиком состоит из колоний этой ископаемой водоросли, которые так хорошо сохранились, что взбухают при смачивании. *Gloeocapsomorpha* представляет собой гроздевидные колонии мельчайших, микроскопических клеточек, окруженных толстой, слизистой при смачивании, слоистой оболочкой.

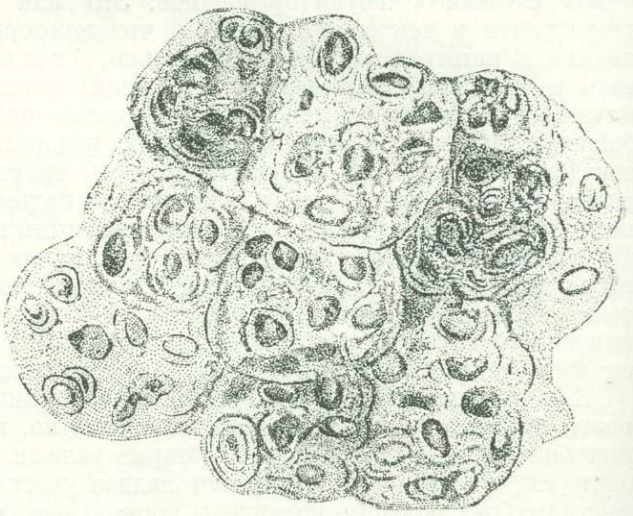


Рис. 682. *Gloeocapsomorpha prisca*. Нижний силур. × 900. По М. Д. Залесскому.

## Класс Flagellata (жгутиковые)

Этот класс представляет собой группу микроскопических одноклеточных организмов, относимую одними исследователями к миру растений, а другими — к миру животных. Клетка имеет один или несколько жгутиков, служащих для

передвижения организма. Есть явственно ограниченное ядро. Одни из жгутиковых — автотрофны, питаются как типичные растения, т. е. содержат хлорофилл (или физиологически заменяющий его желтый, красный или коричневый пигмент), при помощи которого эти жгутиковые на солнечном свету создают органическое вещество из углерода и воды. Другие представители этого класса питаются как животные, захватывая оформленные частички пищи, главным образом мельчайшие одноклеточные микроорганизмы. Имеются также и такие жгутиковые, которые по способу питания занимают промежуточное положение между двумя только что отмеченными группами. Лишь у немногих, кроме обычного для жгутиковых бесполого размножения делением, известен также и половой процесс; при этом сливающиеся клетки, или г а м е т ы, либо одинаковы, либо неодинаковы, и в этом последнем случае различаются большие, женские клетки, м е г а г а м е т ы, и меньшие, мужские клетки, м и к р о г а м е т ы.

Жгутиковые имеют широкое распространение в пресных водах и в морях. Многие паразитируют у животных и у человека.

В ископаемом состоянии сохраняются лишь те формы, которые имеют известковый или кремневый скелет. Мы рассмотрим лишь одну группу *Coccolithophoraceae*, представители которой в некоторых случаях являются важными породообразующими организмами в отложениях морского происхождения.

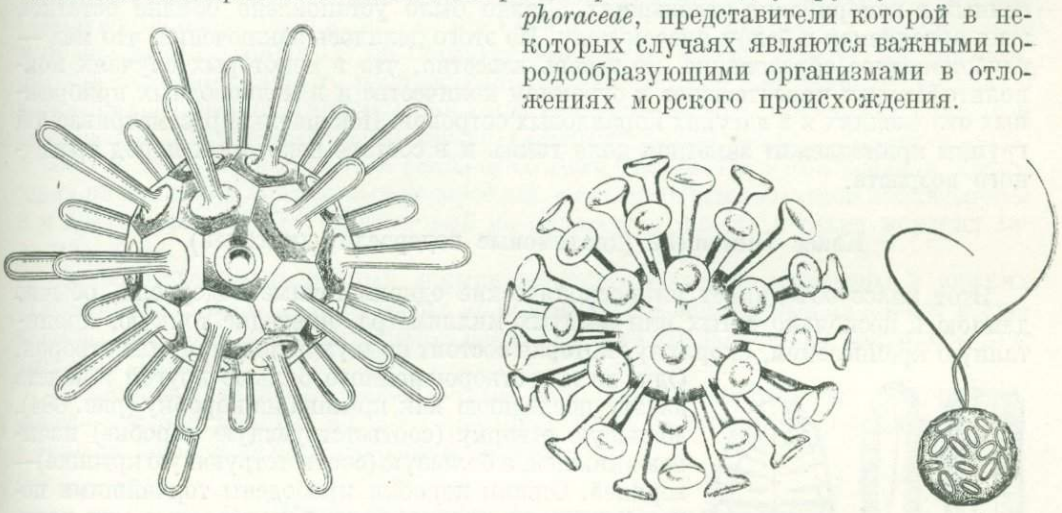


Рис. 683. Представители *Coccolithophoraceae*.

*1* и *2* — два вида *Rhabdosphaera*, ×375 и 1500; *3* — *Pontosphaera inermis*, живая клетка. ×270. По У. Томсону (*1* и *2*) и Пиа (*3*).

*Coccolithophoraceae* — планктонные организмы, часто менее 0,01 *мм* в диаметре. Большинство *Coccolithophoraceae* передвигается при помощи двух жгутиков. В клетке имеется ядро, а кроме того, почти всегда можно видеть два тельца, содержащие хлорофилл или иной пигмент (желтый или бурый), служащий для разложения углекислоты и построения органического вещества. Клеточная оболочка выделяет известковый панцырь, который состоит из многочисленных отдельных известковых пластинок, — к о к к о л и т о в, соединенных между собою довольно рыхло (впрочем, иногда эти пластинки сливаются в единый панцырь). Эти пластинки часто имеют выросты (рис. 683) в виде шипов, столбиков или бокалов. Эти выросты представляют собою прежде всего приспособление к «парению» в воде, т. е. к пассивному плаванию, характерному для планктонных организмов. Увеличивая трение, эти выросты препятствуют падению организмов (в этом отношении мы можем сравнить кокколитофорацеи с глобигеринами из фораминифер или со многими радиоляриями,—см. стр. 38 и 50). Являясь планктонными, различные представители группы живут на разных глубинах. Одни из них живут на значительной глубине (обычно 100—200 *м*), другие же, наоборот, у поверхности воды. В первом случае, в среде, где освещение является уже очень слабым, затенение клетки какими-либо скелетными элементами было бы явно вредным; во втором же случае расширенные дистальные концы столбиков кокколитов

могут быть полезны для защиты организма от слишком яркого солнечного света, который вреден для этих организмов, как для большинства водорослей. Таким образом, естественный отбор обусловливает развитие различных приспособлений у форм, живущих в различных слоях воды. Как организмы, производящие органическое вещество путем фотосинтеза, *Coccolithophoraceae* могут существовать лишь в более или менее освещенных слоях морской воды. Поэтому уже на глубине 400 *м* они становятся очень редкими, а ниже изобаты 600 *м* их почти нет. Они живут преимущественно в тропических и теплых морях.

Остатки этих организмов принимают значительное участие в так называемом глобигериновом иле (стр. 49) нынешних океанов. Так, одна проба, взятая в северной части Атлантического океана с глубины 2400 *м*, содержала 64% (по весу) глобигерин и 27% кокколитов. Кокколиты в подавляющем большинстве своем (91%) принадлежали одному виду рода *Pontosphaera*. В другом случае в той же области с глубины 4000 *м* была взята проба, которая оказалась состоящей из кокколитов почти на 70%.

Кокколитофорацеи были находимы в породах самых разнообразных геологических горизонтов. Существуют сведения об ископаемых этой группы, встреченных в кембрийских отложениях. Давно было установлено обилие остатков этих организмов в белом писчем мелу. Из этого делалось заключение, что мел — глубоководное образование, но теперь известно, что в некоторых случаях кокколитофорацеи присутствуют в огромном количестве и в мелководных прибрежных отложениях и в лагунах коралловых островов. Ископаемым рассматриваемой группы принадлежит заметная доля также и в составе некоторых пород третичного возраста.

## Класс Diatomeae (диатомовые водоросли, диатомеи)

Этот класс объединяет микроскопические одноклеточные водоросли, обычно длиною в несколько сотых или десятых миллиметра, имеющие тонкую, пропитанную кремнеземом, скорлупу, которая состоит из двух половинок, или створок. Одна из этих створок немного больше другой и надета на эту последнюю как крышка на коробку (рис. 684). Меньшую створку (соответствующую коробке) называют нижней, а большую (соответствующую крышке)— верхней. Стенки коробки прободены тончайшими порами, которые расположены в поперечные или радиально расходящиеся ряды. Обе створки на наружной поверхности имеют скульптуру, которая может быть весьма сложной.

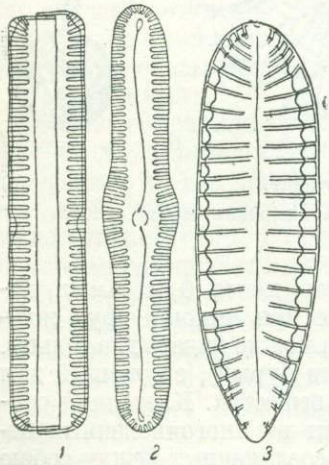


Рис. 684. Представители диатомовых водорослей. *1* и *2* — *Navicula*; *3* — *Surirella*. Из Смита.

После смерти клетки остается кремневая скорлупа, способная, при некоторых условиях, сохраняться в ископаемом состоянии.

В протоплазме имеются пластиды, которые содержат хлорофилл и некоторые другие пигменты (пластидами называют содержащиеся в клеточной протоплазме, у большинства растений, особые тельца — диференцированные частицы протоплазмы, связанные с определенными функциями).

Диатомеи размножаются продольным делением, при котором к каждой из дочерних клеток отходит одна из двух створок панцыря. Многие диатомеи образуют споры особого типа; каждая спора получается либо из протоплазмы одной клетки, которая, сбросив оболочку, значительно увеличивается, либо из клетки, образовавшейся путем слияния двух особей и тоже во много раз более крупной, чем обыкновенная особь. После того, как такие споры сформировались, они начинают делиться. Таким образом, у диатомовых водорослей наблюдается половой процесс.

Диатомовые водоросли являются либо планктонными, либо бентонными, и в последнем случае они часто бывают прикрепленными донными организмами.

Кроме одиночных диатомей существуют и колониальные. У планктонных диатомей наблюдаются приспособления, повышающие трение в водной среде, что препятствует быстрому опусканию и вообще быстрым перемещениям в вертикальном направлении. Прежде всего надо отметить, что большинство таких форм характеризуется очень тонким и легким панцырем. Вся клетка имеет нередко облик монеты; некоторые формы напоминают собой парашют. Многие снабжены длинными и тонкими шипами.

Диатомовые водоросли — необычайно широко распространенные организмы. Они живут и в морях, и в солоноватоводных бассейнах, и в пресной воде, а также и на суше при достаточном количестве влаги.

Свободно плавающие диатомеи составляют весьма важную часть морского планктона. Главная масса их сосредоточивается между 40 и 80 *м*, глубже 200 *м* они очень редки, так как зеленые растения не могут развиваться в темноте. Вместе с планктонными известковыми жгутиковыми они составляют главный источник питания для всех морских животных, которые потребляют микроскопическую пищу.

Скорлупки диатомей, падающие на дно после смерти этих организмов, иногда образуют большие скопления. Диатомовый ил покрывает морское дно в более высоких широтах; он образует замкнутую полосу вокруг Антарктики. Другая обширная область распространения диатомового ила занимает северную часть Тихого океана. Образцы этого ила содержат до 95% кремневых панцырей водорослей. Диатомовый ил отлагается, главным образом, между глубинами в 4000 и 6000 *м*. Однако, кроме этой главной области распространения осадков, состоящих из панцырей диатомовых водорослей, скопления этих остатков наблюдаются и в других местах. Так, диатомовый ил образуется иногда в тихих морских заливах, даже в озерах.

Древнейшие из найденных доныне остатков диатомей встречены в юрских отложениях. В несколько больших количествах эти ископаемые начинают встречаться с верхнего мела. Но вполне возможно, что эти водоросли появились значительно раньше.

В кайнозое породы, образованные скорлупками диатомовых водорослей, иногда слагают пласты, мощность которых определяется несколькими метрами, а иногда даже многими десятками метров.

## Класс Chlorophyceae (зеленые водоросли)

К этому классу относятся разнообразные водоросли—как одноклеточные, так и многоклеточные. Клетки содержат одно ядро или много ядер. В протоплазме имеются пластиды, содержащие хлорофилл. Размножение происходит и бесполым и половым путем. Бесполое размножение нередко совершается так, что содержимое клетки распадается на некоторые число спор, снабженных ресничками; из спор вырастает новая дочерняя особь. При половом способе размножения сливающиеся клетки, или гаметы, либо одинаковы по величине и по строению, либо отличаются одна за другой, причем одна из них, называемая женской, значительно больше другой, подвижной мужской гаметы. В результате слияния двух гамет получается клетка, которая носит название зиготы. В течение некоторого времени зигота находится в состоянии покоя, а потом прорастает (рис. 685).

Таким образом, у зеленых водорослей, как, впрочем, и у других групп водорослей, которые будут рассмотрены на последующих страницах, мы видим явственно выраженный половой процесс. Половой способ размножения наблюдается, в той или иной форме, у подавляющего большинства организмов, — у всех многоклеточных и у большинства одноклеточных. Ясно, что этот способ возник очень рано в эволюции органического мира. Всеобщее распространение этого явления показывает, что оно является чрезвычайно существенным для организмов и знаменует собой весьма важную ступень в прогрессивном развитии живых существ. Вопрос о значении и происхождении полового процесса рассматривается в курсах общей биологии. Здесь мы остановимся на значении дифференциации гамет. Образование большой, женской, гаметы обуслов-

ливает возможность накопления большого запаса пищевого материала, необходимого для развития зиготы. Однако увеличение гаметы идет в ущерб важному свойству ее, — подвижности, которая нужна для сближения и для слияния гамет. Чем подвижнее гаметы и чем они многочисленнее, тем лучше обеспечивается возможность попарного их соединения. Понятно, что отбор должен был привести к дифференциации двух типов гамет, при которой одни гаметы накопляют пищевой материал и поэтому относительно велики, а другие гаметы весьма подвижны, малы и появляются в гораздо большем числе, чем гаметы первого типа. Гаметы первого типа являются женскими, а гаметы второго типа — мужскими.

Мы рассмотрим лишь одну группу зеленых водорослей, а именно отряд *Siphonales* (сифонеи). У сифоней слоевище, содержащее большое количество ядер, не подразделено на отдельные клетки, а потому не может быть названо многоклеточным. Оно представляет собой как бы одну клетку, достигающую весьма больших, гигантских размеров. Однако отнесение сифоней к числу одноклеточных организмов в обычном смысле этого слова едва ли было бы правильным: в гигантской «клетке» этих водорослей имеются очень многочисленные ядра, которые распределены по всему содержимому «клетки» так, как если бы эта последняя была разделена на много отдельных клеток.

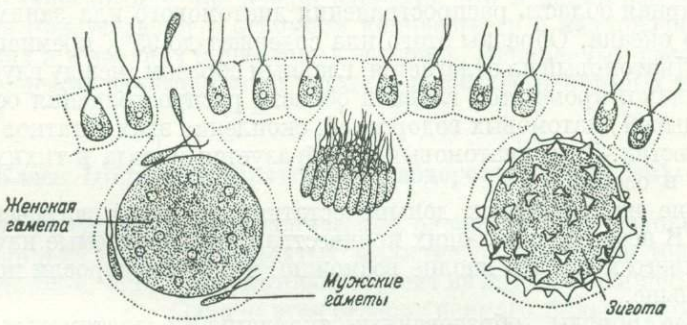



Рис. 685. Схематический поперечный разрез части колонии *Volvox* (зеленая водоросль), в которой образуются мужские и женские гаметы и происходит слияние гамет. Из Смита.

Для палеонтолога и геолога весьма важным является семейство мутовчатых сифоней, у которых многоядерное, не разделенное на клетки, слоевище состоит из главной оси и закономерно, правильно расположенных ответвлений. Ответвления располагаются мутовками. Мутовками в ботанике называют группу ветвей или листьев, расположенных розеткой, кольцом по окружности, плоскость которой более или менее перпендикулярна оси стебля (ср. рис. 686). В мутовке ветви (или листья) расходятся в стороны от одного «узла», одной окружности. Такое ветвление мы видим и у мутовчатых сифоней. Эти растения живут в морях, где они прикрепляются к камням или иным твердым предметам на морском дне.

Пышного развития достигла эта группа в триасовом периоде; представители ее богато представлены в триасовых известняках Западной Европы.

Одним из наиболее распространенных родов здесь является *Diplopora*, отдельные виды которой имеют важное стратиграфическое значение в качестве руководящих ископаемых (рис. 686).

Главная ось растения была окружена толстым цилиндрическим известковым панцырем. Ответвления соединялись в пучки, каждый из которых состоял из трех или более ответвлений, отходивших от одной точки главной оси (рис. 686). У многих видов панцырь этот разделялся глубокими бороздками на отдельные членики (представляя, таким образом, грубое, поверхностное сходство со стеблем морской лилии). Изображенный вид (рис. 686) не имеет такого строения и характеризуется тем, что каждое отверстие панцыря, через которое проходит пучок ответвлений, находится на вершине конусовидного поднятия наружной поверхности (рис. 686$^2$, нижняя часть).

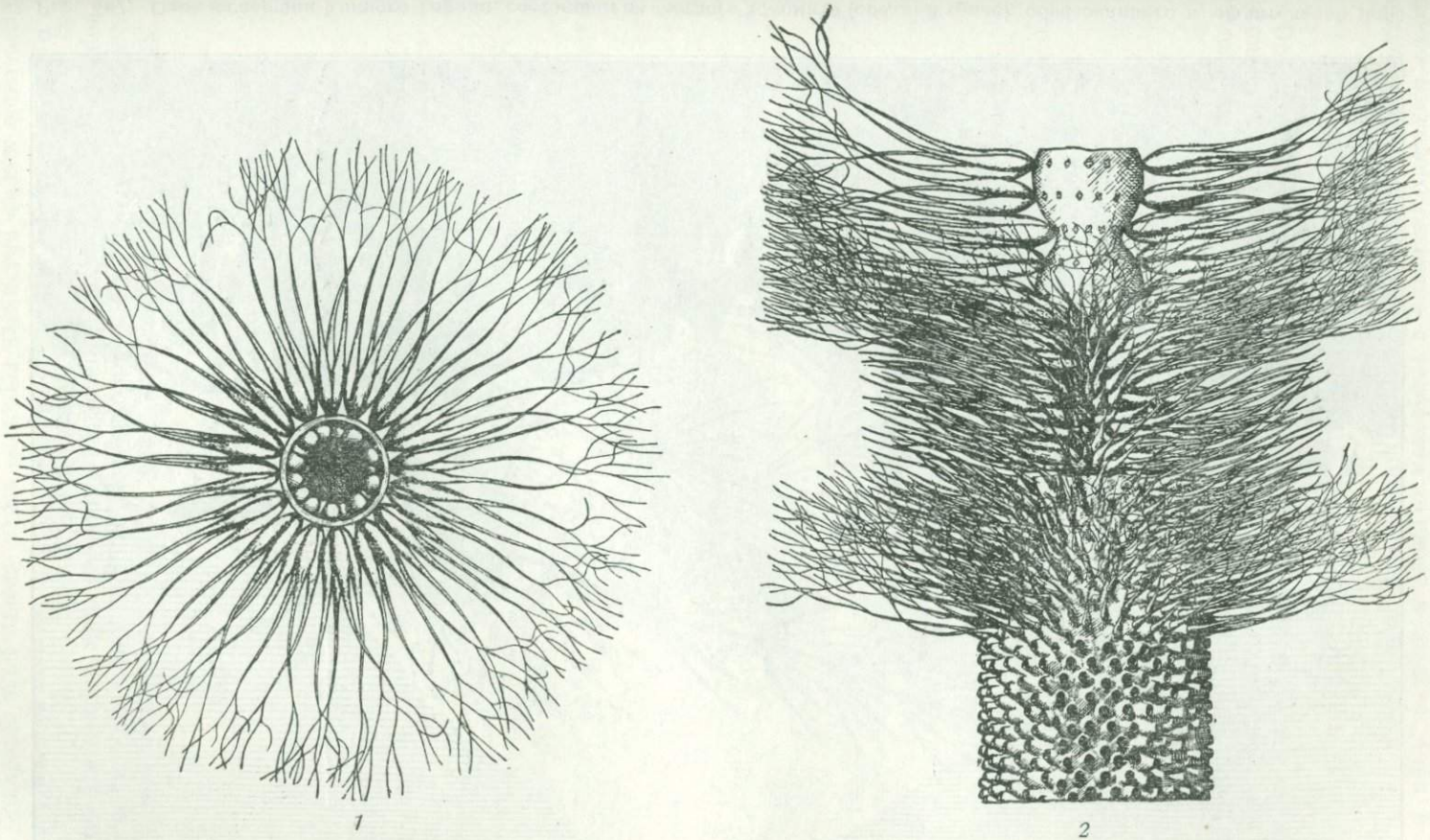


Рис. 686. Реставрация *Diplopora phanerospora*. Триас.

*1* — реставрированная мутовка, видимая сверху, по удалении известкового панцыря; *2*—вид водоросли сбоку; на верхней половине рисунка известковый панцырь удален, а на нижней половине—сохранен; в самой верхней части рисунка обращенная к читателю сторона оси освобождена от ответвлений, а в самой нижней части рисунка виден только известковый панцырь (ответвления удалены). × 14. По Пиа.

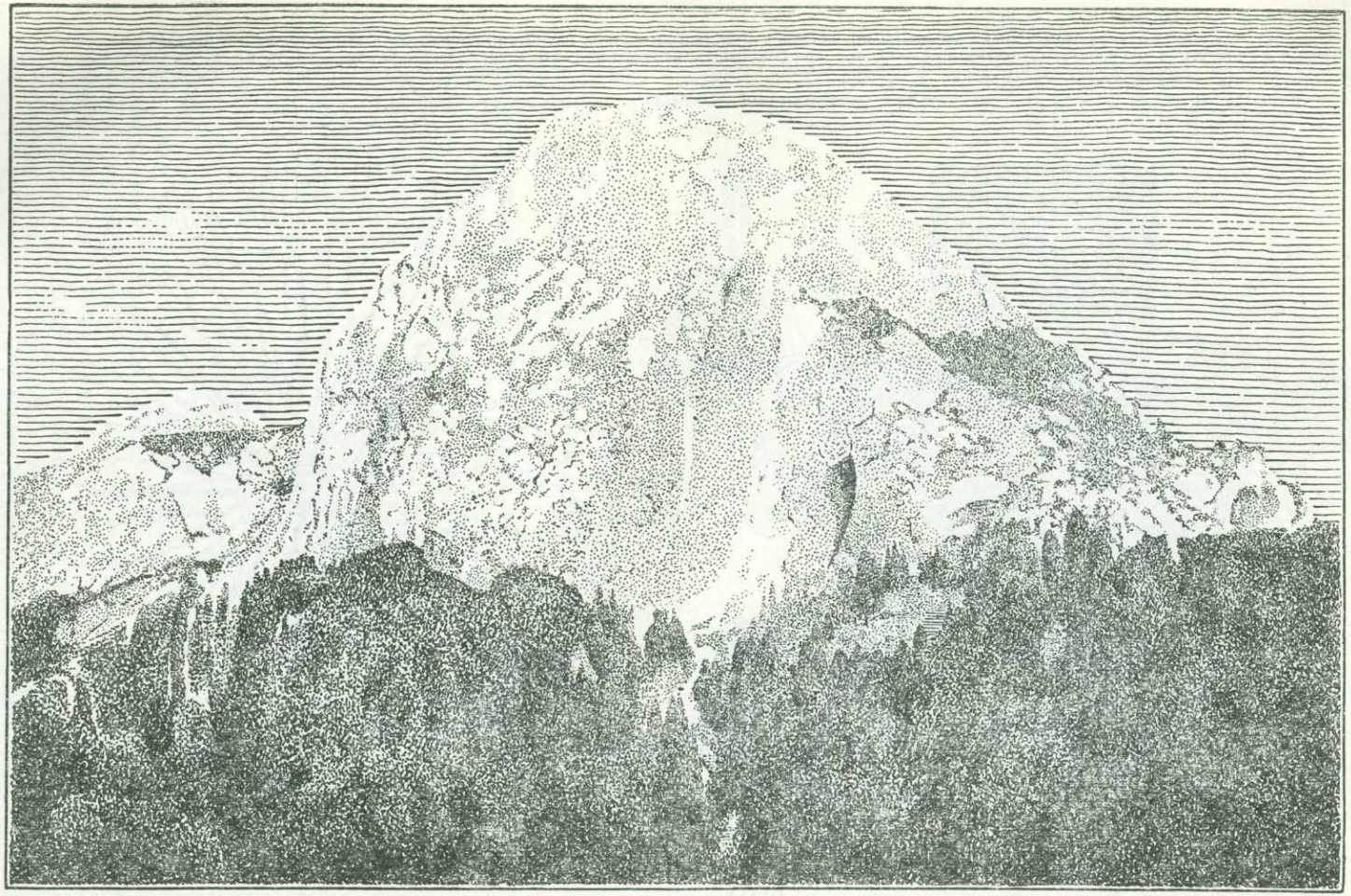


Рис. 687. Одна из вершин Южного Тироля, состоящая из светлого доломита (средний триас), образованного в значительной мере остатками мутовчатых сифоней. По Пиа.

Мутовчатые сифонеи некогда играли роль весьма важных породообразующих организмов. Целые горные цепи в Альпах образованы, повидимому, преимущественно из панцырей этих водорослей (рис. 687), которые достигли максимума своего массового развития в триасовом периоде в области Альп и некоторых примыкающих к ним горных цепей (Балканский полуостров).

### Класс Charophyta (харовые)

Этот класс представляет собой весьма своеобразную группу многоклеточных растений, настолько отличающихся от остальных водорослей, что некоторые исследователи не считают харовые водорослями.

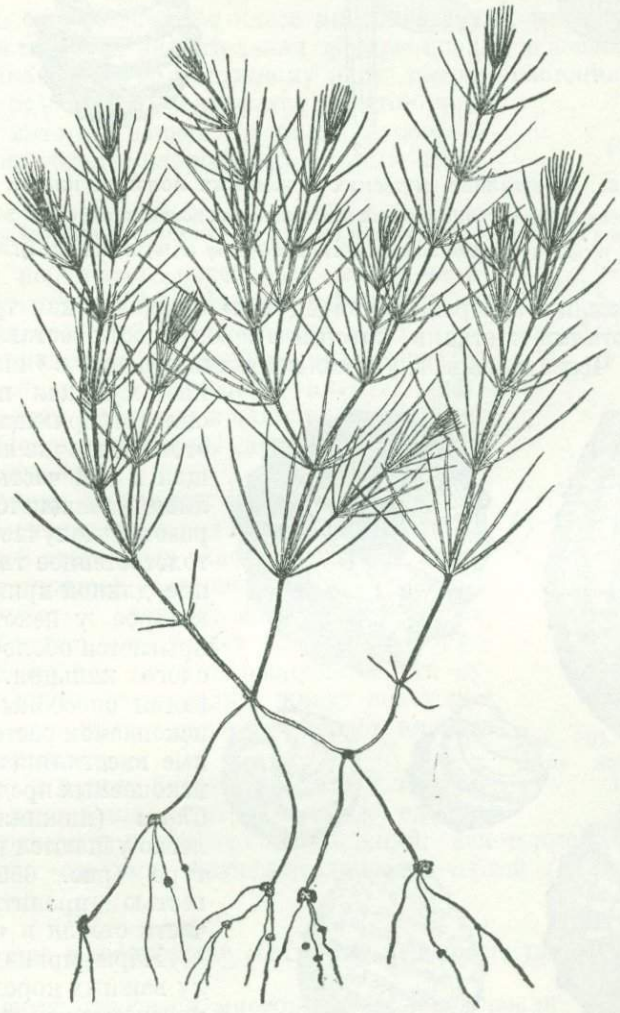


Рис. 688. *Chara fragifera*. Ест. вел. Из Пиа.

Харовые — растения зеленого цвета, автотрофные. Живут они в настоящее время в пресной воде и в солоноватоводных бассейнах, избегая морской воды с нормальной соленостью, но некоторые палеозойские формы, относимые к данному классу, были, очевидно, обитателями морей.

Высота растения колеблется от немногих сантиметров до нескольких метров. В слоевище можно различать верхнюю часть, своего рода «стебель», и нижнюю часть, — корни, которыми растение прикрепляется к субстрату (рис. 688). Стебель несет так называемые «листья», игольчатые образования, расположенные мутовчато. Имеются и боковые ответвления.

Замечательную особенность харовых представляет своеобразная и сложная форма полового размножения. Имеются особые вместилища для женских половых клеток («яйцепочки», — рис. 689[2]) и для мужских половых клеток (рис. 689[1]). Овальное или шарообразное вместилище содержит одну женскую половую клетку — яйцо. Этот шарообразный орган образован несколькими (у нынешних форм — пятью) трубковидными, винтообразно извивающимися клетками, плотно

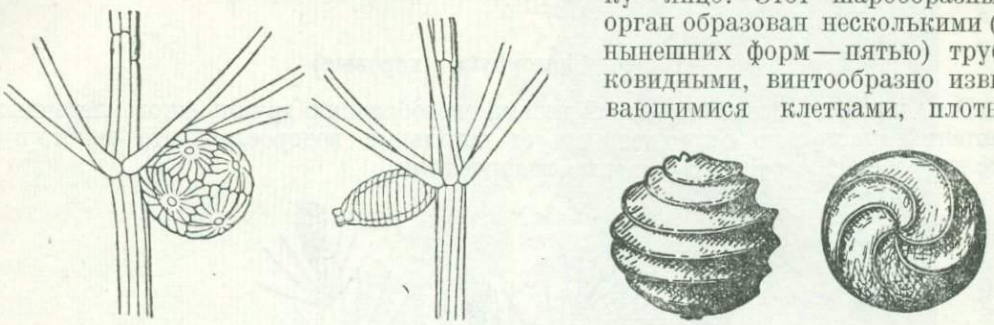


Рис. 689. Вместилища мужских и женских половых клеток *Chara*.

*1* — часть оси современной *Chara crinita* с вместилищем мужских половых клеток (× 28); *2* — часть оси того же вида с вместилищем женской половой клетки (× 28); *3* — вместилище женской половой клетки *Chara Wrightii*, верхний эоцен. × 15. По Эрнсту (*1, 2*) и Пиа (*3, 4*).

прилегающими к яйцу. У вершины «яйцепочки» каждая такая трубочка оканчивается 1—2 короткими клетками, которые в совокупности составляют некоторого рода «коронку». Через щель между этими клетками коронки в «яйцепочку» проникает мужская половая клетка, оплодотворяющая яйцо. После этого оболочка яйца и прилегающая к ней часть стенок вместилища утолщаются, и, таким образом, получается маленькое толстостенное твердое образование, длиной примерно 0,5—1 *мм*, которое у некоторых форм покрывается оболочкой из углекислого кальция. Такие образования способны сохраняться в ископаемом состоянии, и подобные вместилища женских гамет ископаемых представителей рода *Chara* (нижняя юра — ныне) легко узнаются по своей скульптуре (рис. 689[3]). Иногда известью пропитываются также части стебля и «листочков».

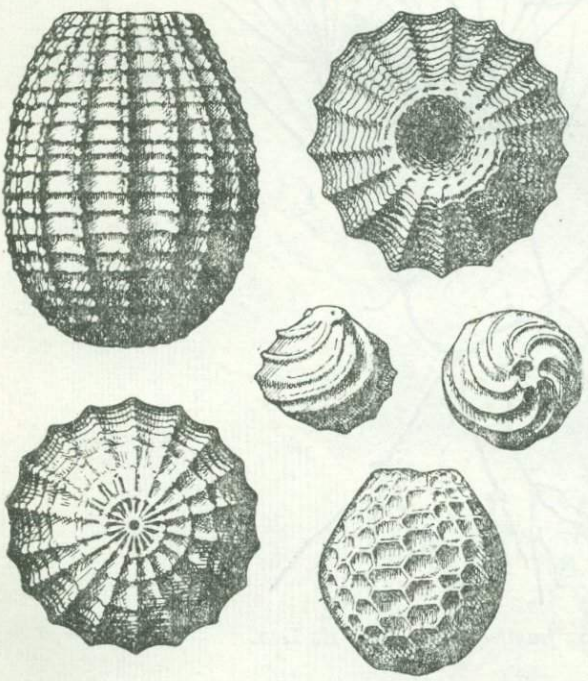


Рис. 690. Девонские формы, относимые к харофитам. Верхний ряд — *Sycidium melo* var. *uralensis* (× 20); средний ряд — *Trochiliscus bulbiformis* (× 50); нижний ряд — *Sycidium Panderi* (× 36). По Карпинскому.

Хары принадлежат к числу важных породообразователей пресноводных известняков.

Относимые к этому же классу представители рода *Trochiliscus* (рис. 690) жили в гораздо более древние времена: их остатки встречаются, иногда в массовом количестве, в морских (а, может быть, также и в пресноводных) отложениях девона. Очевидно, водоросли рассматриваемого здесь класса прежде жили не только в пресных водах, но и в морях, и лишь впоследствии вымерли в морях, продолжая существовать в пресноводных и солоноватоводных бассейнах.

К трохилискам примыкают своеобразные ископаемые рода *Sycidium* из отложений девонской системы (рис. 690). У этих форм нет спирального закручивания клеток на «яйцепочке», которая несет весьма своеобразную и сложную скульптуру. В пользу отнесения их к харофитам говорит то обстоятельство, что у нынешних хар на очень молодых «яйцепочках» покровные трубки закладываются прямыми, и лишь впоследствии начинают спирально закручиваться. Возможно, что такая стадия развития «яйцепочки» у хар рекапитулирует, согласно биогенетическому закону, то состояние, которое характерно для вполне сформировавшейся «яйцепочки» отдаленных предков.

### Класс Phaeophyceae (бурые водоросли)

Бурые водоросли составляют класс многоклеточных водорослей, в пределах которого осуществляется значительная дифференциация слоевища, в некоторых случаях напоминающего, по наружному виду, высшие растения. В протоплазме клеток бурых водорослей содержатся желто-бурые пластиды, цвет которых зависит от наличия особого пигмента, маскирующего хлорофилл, который здесь также имеется.

Подвижные споры и подвижные гаметы бурых водорослей замечательно сходны с некоторыми жгутиковыми, и это побуждает некоторых исследователей предполагать, что *Phaeophyceae* происходят непосредственно от каких-то *Flagellata* (стр. 446).

Наряду с усложнением внешней формы многие бурые водоросли обнаруживают также заметную дифференциацию строения слоевища в направлении образования тканей. Некоторые формы достигают огромной величины, до 200—300 *м*.

Почти все бурые водоросли живут в морях.

К этому классу относится род *Sargassum* (рис. 691). У представителей этого рода слоевище несет большое количество пузырей, содержащих газ (главным образом углекислоту); поэтому, когда водоросль отрывается от субстрата, она может плавать, не опускаясь на дно, до тех пор пока не разрушатся эти пузыри. На пловучих водорослях живут некоторые животные (см. стр. 283), которых можно назвать псевдопланктонными.

Рис. 691. *Sargassum crispum*, ныне живущая водоросль. Из Негера.

Еще недавно к классу бурых водорослей причислялись многие ископаемые остатки, которые, однако, не могут быть отнесены к этой группе растений; некоторые из таких окаменелостей оказались следами жизнедеятельности червей (см. гл. VII) и моллюсков.

### Класс Rhodophyceae (багряные водоросли, или багрянки)

К этому классу относятся многоклеточные водоросли, у которых имеются пластиды, содержащие особый пигмент, обусловливающий пурпуровую (или «багряную») окраску слоевища и маскирующий присутствие хлорофилла. Впрочем, у некоторых представителей этого класса слоевище имеет иную окраску, например, зеленую, желто-бурую или почти черную. Характерной особенностью багряных водорослей является то обстоятельство, что как женские, так и мужские гаметы их лишены ресничек, свойственных гаметам многих других водорослей. Половое размножение принимает весьма сложную и своеобразную форму.

Некоторые багрянки живут в пресноводных водоемах, но подавляющее большинство — в морской воде. Все они прикрепляются к каким-нибудь твердым предметам. Формы, живущие в сравнительно холодных морях, селятся на глубине до 50—55 *мм*, но в более теплых морях, например в Средиземном, где солнечных

дней больше и где лучи солнца глубже проникают в воду, багрянки были находимы даже на глубине 180 *м*.

Некоторые багрянки имеют известковый скелет. Такие формы имеют большое значение с точки зрения палеонтолога и геолога. Весьма важную группу представляют известковые водоросли, называемые нуллипорами. Этот старый термин, не имеющий значения таксономического названия, до сих пор широко употребляется в геологической и биологической литературе. Сюда относятся роды, с которыми нам придется познакомиться: *Archaeolithothamnium*, *Lithothamnium* и *Lithophyllum*.

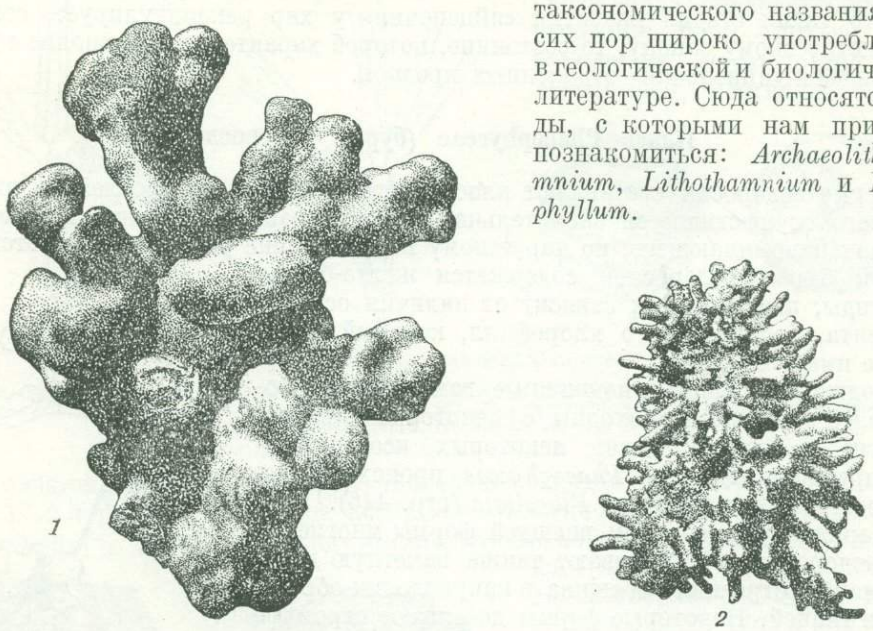



Рис. 692. Современные представители рода *Lithothamnium*. *Lithothamnium valens*, Адриатическое море, и *Lithothamnium calcareum*, Тихий океан, Полинезия. Ест. вел. По Пиа.

Эти роды нуллипор существуют в настоящее время, а в ископаемом состоянии они достоверно известны с нижнего мела. У представителей рода *Lithothamnium* (рис. 692, 693 и 694) слоевище имеет вид толстой корки или желвака, иногда величиной с кулак или даже больше, нередко бывает кустистым. Желваки эти либо неподвижно прикреплены к субстрату, либо лежат свободно на морском дне. В последнем случае, по мере перекатывания их движением воды по дну, они получают освещение с разных сторон, что обеспечивает более или менее равномерное нарастание желвака по всем направлениям. Поверхность покрыта грубыми бугорками (сосочками) или несет более или менее тонкие ветви. Впрочем, наружный облик изменяется даже в пределах вида и зависит от условий местообитания, в частности, от интенсивности движения воды. Слоевище состоит из мелких, более или менее прямоугольных в разрезе, клеток, ряды которых представляют собою плотно примыкающие друг к другу нити. В нарастании слоевища можно различать две главные стадии: более раннюю и более позднюю. Нити клеток, выросшие во вторую стадию, располагаются иначе, чем нити, образовавшиеся в первую стадию, и, таким образом, возникают два слоя

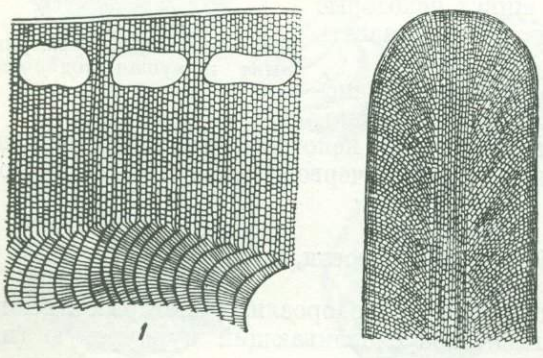



Рис. 693. Схематический вертикальный разрез нуллипор.

*1* — *Lithophyllum*; *2* — *Lithothamnium*. По Пиа.

клеток. Обычно наблюдается, что в первом, ранее образовавшемся слое клеток эти последние как бы ползут по субстрату, лежат параллельно его поверхности, а во втором они поднимаются вертикально. Вообще говоря, для рассматриваемых водорослей характерно, что в нарастании слоевища можно видеть две стадии, отличающиеся друг от друга, главным образом, по ориентировке нитей, или столбиков, состоящих из клеток. Для рода *Lithothamnium* характерно строение органов размножения, которого мы коснемся несколько позже. Ассимиляцию могут производить, естественно, лишь наружные клетки, которые получают достаточное освещение. Глубокие части слоевища лишаются живой протоплазмы.

Род *Lithophyllum* (рис. 695, 693 и 694) отличается от только что описанного строением органов размножения и расположением клеток: клетки соседних нитей могут находиться на одном уровне, располагаясь, на вертикальном разрезе, слоями, в то время как у *Lithothamnium* такие клеточные слои, состоящие из клеток соседних нитей, не наблюдаются.

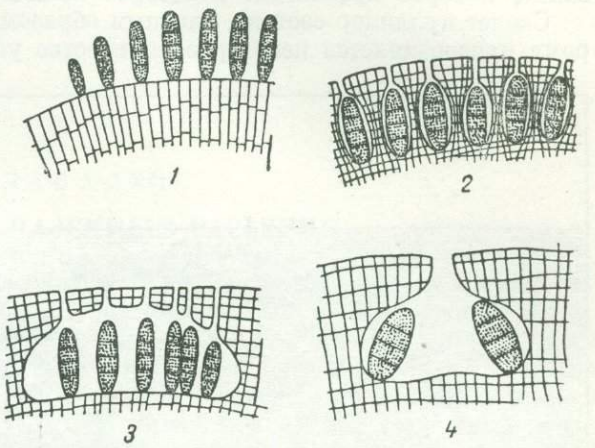



Рис. 694. Схематические разрезы нуллипор, иллюстрирующие образование четверных спор (тетраспор).

*1* — предполагаемый исходный тип образования тетраспор, быть может, существовавший у вымершего рода *Solenopora*; *2* — *Archaeolithothamnium*; *3* — *Lithothamnium*; *4* — *Lithophyllum*. По Пиа.

У представителей рода *Archaeolithothamnium* (рис. 694[2]) во второй стадии роста клетки соседних нитей тоже располагаются слоями. От двух предыдущих родов этот род, как мы скоро увидим, отличается некоторыми особенностями строения органов размножения.

Споры, служащие для бесполого размножения, образуются у нуллипор группами по четыре споры. Поэтому такие споры называются «четверными спорами», или тетраспорами (рис. 694). В некоторых случаях четверки этих тетраспор располагаются довольно беспорядочно под наружной поверхностью слоя, причем каждая четверка лежит в отдельной ямке, имеющей особый выход на наружную поверхность. Такое строение мы видим у рода *Archaeolithothamnium* (рис. 694[2]). У *Lithothamnium* четверки располагаются правильно в группы, каждая из которых находится в особом споровместилище (или споровой капсуле), эллиптическом в продольном сечении. Однако каждой четверке соответствует особое выводное отверстие (рис. 694[3]). У *Lithophyllum*, в отличие от *Lithothamnium*, имеется лишь одно общее отверстие для всего споровместилища, которое обычно является сердцевидным в продольном сечении (рис. 694[4]).

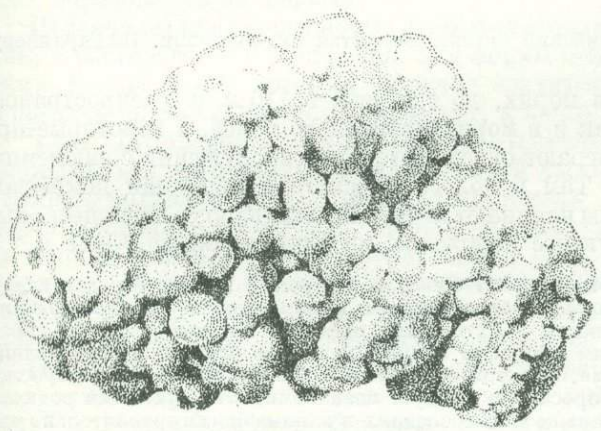


Рис. 695. *Lithophyllum Reinboldi*, один из видов современных рифообразующих нуллипор. По Кроссланду.

Мужские и женские половые клетки образуются в особых полостях — вместилищах, которые напоминают только что рассмотренные нами споровые капсулы.

Мелкие и многочисленные мужские клетки характеризуются, как и у всех багрянок вообще, отсутствием жгутиков и переносятся просто движением воды. Женских клеток гораздо меньше, чем мужских. В каждом вместилище только одна женская клетка, по оплодотворении, продолжает развиваться дальше. Из зиготы развивается, однако, не новое растение, сходное с материнским, а особое образование, которое производит некоторое количество спор.

Скелет нуллипор состоит, главным образом, из углекислого кальция, к которому присоединяется некоторое количество углекислого магния.

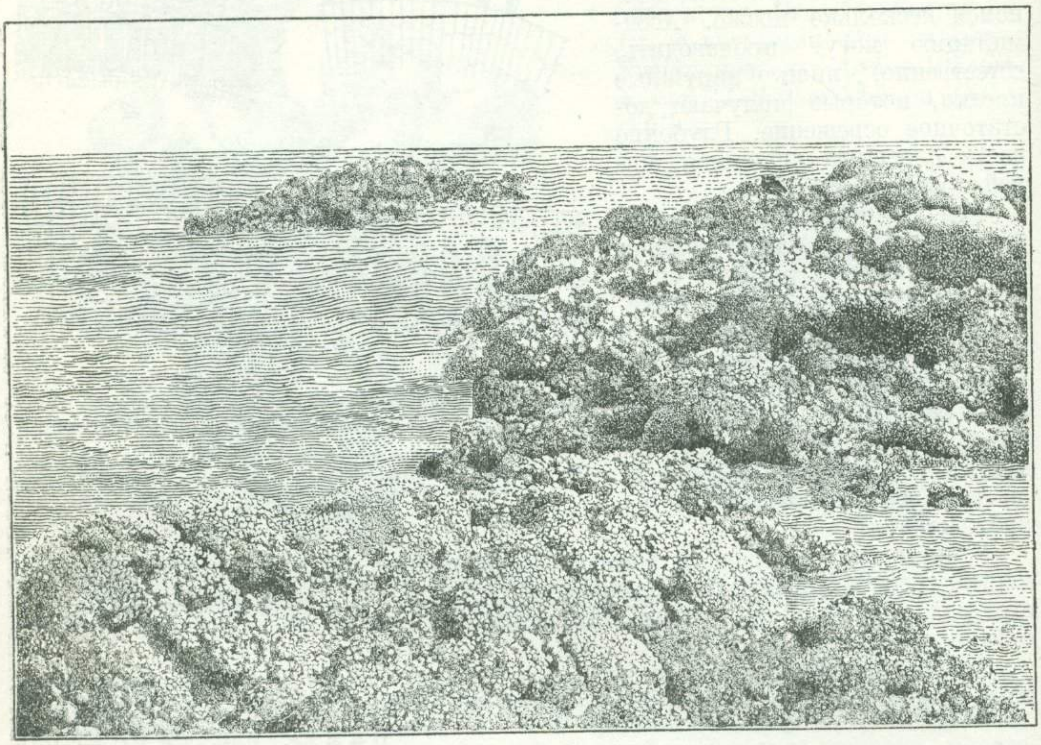


Рис. 696. Часть рифа Эгмонт (Индийский океан), покрытая нуллипорами. По Гардинеру.

Нуллипоры живут только в морях, до глубины в 110 *м*, и распространены как в тропических областях, так и в морях умеренного пояса, а некоторые проникают даже в Арктику. Они играют огромную роль в сооружении современных коралловых рифов (рис. 696). Там в полосе морского прибоя они покрывают всю поверхность рифа, а кораллы начинают играть заметную роль лишь несколько глубже, приобретая господствующее положение на глубине около 7—11 *м*.

Вообще говоря, нуллипоры представляют собою в настоящее время господствующую группу известковых водорослей. Вполне вероятно, что они в значительной степени вытеснили другие группы водорослей, в частности — мутовчатые сифонеи, которые когда-то играли весьма важную роль. В связи с этим возникает вопрос: какие же преимущества нуллипор обусловили их победу над другими, некогда господствовавшими группами водорослей? Чтобы подойти к решению этого вопроса, нам следует познакомиться с древними родичами нуллипор, жившими значительно раньше этих последних и занимавшими сравнительно мало заметное место в древних морях. Такими были представители рода *Solenopora* и некоторые близкие к нему водоросли. Эти формы имеют строение, близкое к нуллипорам, они состоят из клеток с обизвествленными стенками и часто образуют такие же шаровидные тела, как и многие третичные и нынешние нуллипоры. Разница заключается, главным образом, в том, что соленопоры лишены споровместилищ, столь характерных для нынешних нуллипор. Вполне возможно, что у соленопор органы размножения располагались на поверхности слоевища, не углубляясь в него (рис. 694[1]). Выработка погруженных в слоевище споровместилищ была важным приспособлением, и возможно, что она была одним из важнейших событий в эволюции этой группы, обусловивших ее победу над другими экологически близкими к ней организмами.

ГЛАВА XXII

# ДРЕВНЕЙШИЕ НАЗЕМНЫЕ РАСТЕНИЯ

В этой книге мы оставили без рассмотрения тип так называемых мохообразных растений (*Bryophyta*), довольно богато представленный в современной флоре. Ископаемые остатки представителей этого типа были находимы редко и изучены весьма слабо. Этот тип объединяет небольшие, низкоорганизованные наземные растения—печоночники и мхи. Они довольно несовершенно приспособлены к наземной жизни, причем у некоторых из них тело похоже на слоевище. У мохообразных наблюдается смена поколений. Они, несомненно, развились из водорослей и представляют собою группу, не имеющую филогенетических связей с какими бы то ни было другими группами растений суши.

Жизнь возникла в воде, и первые растения на нашей планете были водоросли. Растения суши развились из древних водорослей в весьма отдаленные времена геологической истории. Каков геологический возраст древнейших достоверных остатков растений суши?

Представители древнейшей группы наземных растений типа *Psilophytales* еще до самого недавнего времени не были достоверно известны из толщ древнее девонских, хотя сомнительные находки изредка указывались не только в силуре, но и в более древних породах. Остатки углистого материала крайне неудовлетворительной сохранности, принимаемые некоторыми учеными за ископаемую древесину, были найдены даже в докембрийских слоях. Но докембрийский возраст этих образований не доказан.

Недавно были сделаны новые открытия остатков силурийских наземных растений, в частности — в Австралии. Эти формы относятся к упомянутому уже нами типу *Psilophytales*, который получил значительное распространение в нижнем и среднем девоне и вымер, повидимому, к концу девона.

Тип *Psilophytales* (псилофитовые)—группа примитивных наземных растений верхнего силура и значительной части девона. Это — растения с простыми, в большинстве случаев, дихотомически ветвящимися осями, еще не дифференцированные на стебель, лист и корень. Вместилища для спор находятся на концах разветвлений, и потому могут быть названы конечными, или терминальными. Строение псилофитов, с которым мы познакомимся на некоторых примерах, показывает, что эта группа могла быть исходной, родоначальной для важнейших групп позже развившихся наземных растений.

Один из относящихся сюда родов, *Psilophyton* (нижний и средний девон), был описан давно, более 80 лет назад (рис. 697). Это небольшое наземное растение, с ползучей подземной частью, или корневищем, на котором имеются волоски и от которого отходит восходящий стебель, ветвящийся дихотомически. Верхушки разветвлений стебля спирально свернуты. Иногда весь стебель или его нижняя часть, примыкающая к корневищу, несет маленькие колючки. Кожица имеет устьица, т. е. поры, образованные парой особых замыкающих клеток и служащих для газообмена (ср. стр. 461). Устьица отсутствуют у водорослей, и наличие этих образований у представителей *Psilophyton* является одним из доказательств того, что эти древние растения принадлежали к наземной флоре. В стебле имеются элементы проводящих тканей, в частности древесина (ср. стр. 460); значение этих элементов мы поясним несколько позже, а пока отметим лишь,

что по строению стебля описываемый род резко отличается от водорослей и сближается с сосудистыми наземными растениями. Споры содержались в особых вместилищах, так называемых спорангиях, которые располагаются на концах тонких, лишенных колючек, ответвлений.

Род *Rhynia* (средний девон) изучен по прекрасно сохранившимся остаткам, найденным в Шотландии (рис. 698 и 699). Тонкий стебель похож на слоевище некоторых морских водорослей. Нижняя часть стебля представляет собой ползучее корневище с тонкими волосками. Вертикально поднимающаяся часть стебля дихотомически ветвится. Листьев нет. Один из двух описанных видов этого рода (рис. 698[1]) характеризуется присутствием на стебле особых придаточных ветвей, а также, у основания вертикальной части стебля,—небольших выростов, из которых, повидимому, и развивались эти придаточные ветви. Рис. 699, на котором изображен поперечный разрез стебля, показывает, насколько хорошо сохранился стебель райнии. Снаружи стебель покрыт кожицей, которая представляет собой один слой живых клеток. Наружные стенки этих клеток утолщены, тесно срастаются между собой и представляют довольно толстую кутикулу (кутикулой называется плотная пленка, возникающая вследствие утолщения и тесного сращения наружных клеточных стенок кожицы, которые при этом пропитываются кутином, особым веществом, близким к воску и делающим кутикулу почти непроницаемой для воды). Ясно, что присутствие кутикулы весьма важно для открытых, наземных частей растений суши, которые без этой защитной пленки подвергались бы чрезмерному испарению. Местами кожица несет устьица, которые, как мы уже отметили, также характерны для наземного растения. Глубже расположены многочисленные клетки коры, а центральную часть поперечного разреза занимает цилиндрический столбик древесины, окруженный чехлом

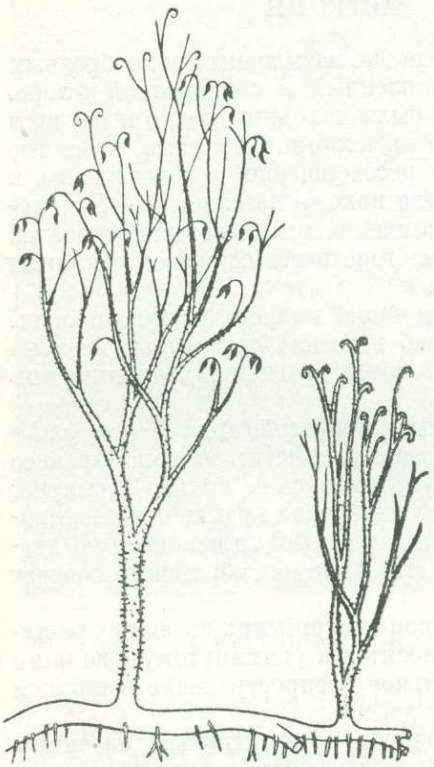


Рис. 697. *Psilophyton princeps*. Нижний девон. По Доусону, Кидстону и Лангу.

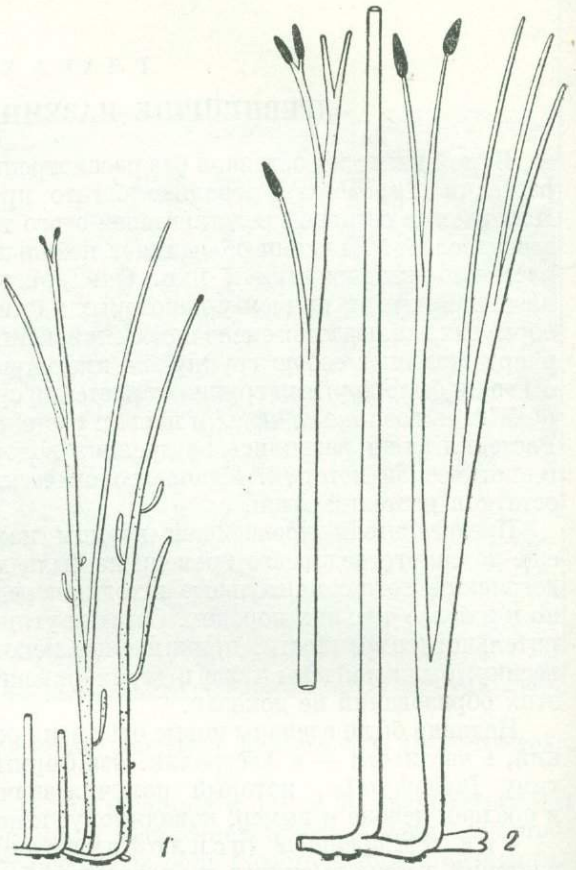



Рис. 698. *Rhynia major* (*1*) и *Rhynia Gwinne-Vaughani*. По Кидстону и Лангу.

более тонкостенных трубчатых клеток л у б а (древесина и луб, как известно, — п р о в о д я щ и е т к а н и: элементы древесины проводят воду с растворенными в ней минеральными веществами из почвы в ствол и в листья, а трубки луба проводят органические вещества, выработанные в листьях, в стебель и корни растения). Таким образом, у райний мы видим проводящий аппарат, присутствие которого характерно для всех так называемых с о с у д и с т ы х р а с т е н и й. Сравнение этого аппарата псилофитовых с проводящим аппаратом других сосудистых растений покажет нам, что псилофитовые обладали самой простой, наиболее примитивной формой этого аппарата. На концах ветвей райнии мы видим довольно большие споровместилища, или спорангии. Эти последние, повидимому, представляют собой несколько видоизмененные концы веток, что подтверждается тем, что местами спорангии, подобно соседним ветвям, дихотомически разветвляются, этим показывая свое происхождение.

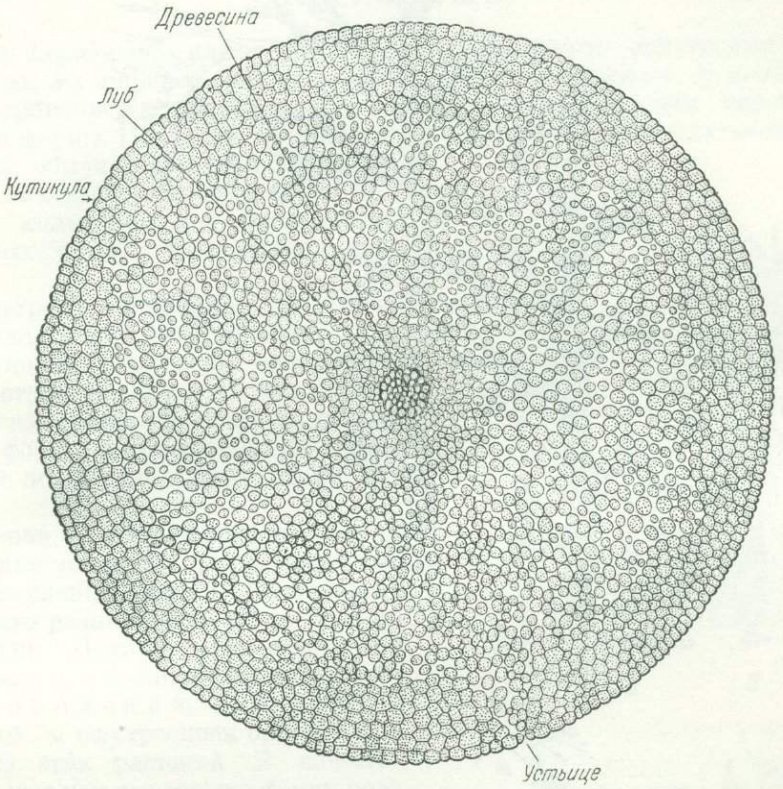



Рис. 699. Упрощенный поперечный разрез стебля *Rhynia major*. × 17. По Пиа.

Таким образом, это примитивное наземное растение еще не имеет ни листьев, ни корней, напоминая этим водоросли, от которых оно, несомненно, произошло.

*Asteroxylon* (средний девон), первоначально найденный также в Шотландии (рис. 700), отличается от предыдущих родов присутствием щетиновидных листьев, которые густо, хотя и беспорядочно, покрывают стебель и его ответвления. В поперечном разрезе стебля древесина имеет звездообразную форму.

Сделанный нами краткий обзор класса псилофитовых показывает, что эти древнейшие из достоверно изученных растений суши занимают положение, в некотором смысле переходное от слоевищных растений, водорослей, к более высокоразвитым сосудистым наземным растениям. Псилофитовые иллюстрируют эволюционный процесс диференциации слоевища и оформления таких частей наземного растения, как стебель, корни и листья.

У псилофитовых еще не обособился отдел, который можно было бы назвать корнем. У большинства этих растений еще нет никаких листьев, или на побеге появляются лишь колючки, которые, возможно, функционировали как листья.

Только у некоторых псилофитовых развиваются примитивные игловидные и чешуевидные листья, или, по меньшей мере, образования, гомологичные листьям (астероксилон). Эти признаки сближают псилофитовые с водорослями. Но в то же время эти древние наземные формы являются, несомненно, сосудистыми растениями (выражаясь точнее — растениями с системой проводящих тканей, так как настоящие сосуды, как мы скоро увидим, появляются только у покрытосеменных).

В настоящее время не может считаться решенным вопрос о том, из какой группы водорослей произошли первые сосудистые растения. Недавно один английский палеоботаник изучил группу растений, которую он назвал *Nematophytales* и которая, быть может, является переходной между бурыми водорослями и сосудистыми растениями. Растения, относимые к *Nematophytales*, еще недавно

Рис. 700. Реставрация *Asteroxylon*. Девон. × $^2/_5$.
По Кидстону и Лангу.

причислялись к бурым водорослям. Наилучше изученный род этой группы, *Nemathophyton*, известен из верхнесилурийских и девонских отложений и встречается в виде стволов до 1 *м* в диаметре, состоящих из многочисленных маленьких длинных нитей и напоминающих слоевища некоторых бурых водорослей. Однако у *Nematophytales* обнаружены споры, покрытые кутикулой, которая, как мы уже говорили, защищает нежные части растений от усыхания и потому характерна для спор наземных растений, а не водорослей. Весьма возможно, что *Nematophytales* были уже обитателями суши, хотя они оставались еще слоевищными растениями. Если это так, то эти растения представляют еще более ранний, по сравнению с псилофитовыми, этап эволюции наземных растений.

Лучше изучены отношения псилофитовых к позднее развивавшимся группам сосудистых. Имеющиеся данные говорят за то, что псилофитовые представляют собою именно ту группу, из представителей которой развились все главные ветви сосудистых растений. Этих филогенетических отношений мы коснемся при рассмотрении соответствующих групп.

ГЛАВА XXIII

# ПЛАУНОВЫЕ

К типу *Lepidophyta*, или плауновых, относятся многие ископаемые растения, имевшие весьма широкое распространение в верхнем палеозое. Нынешние плауновые — травянистые растения; большинство известных нам ископаемых — древесные формы. Плауновые — сосудистые споровые растения, ветвящиеся дихотомически, обычно с мелкими листьями, которые никогда не располагаются мутовками, кольцами, а у большинства ископаемых форм располагаются спирально.

Рассмотрение типичных представителей важнейших групп покажет нам, что плауновые родственны псилофитовым, что строение плауновых может быть выведено из строения псилофитовых. Некоторые формы занимают как бы промежуточное положение между этими типами.

Изучение эволюционной истории и систематики наземных растений невозможно без знания особенностей полового и бесполого размножения соответствующих групп. Поэтому нам необходимо познакомиться в общих чертах со с м е н о й п о к о л е н и й, наблюдаемой у плауновых, и со строением органов размножения этих растений. В качестве примера возьмем нынешнюю форму рода *Lycopodium*. На рис. 701[1] изображена ветка одной из форм этого рода. На нижней части ветки мы видим маленькие, простые по своему строению, шиловидные листья, а заканчивается ветка двумя спороносными шишками. Строение спороносной шишки показано на рис. 701[2]. Здесь мы видим центральную ось, которая несет особые листья, называемые с п о р о л и с т и к а м и, или с п о р о ф и л л а м и. В каждом споролистике можно различать короткую горизонтальную часть и восходящую, вертикальную часть. Горизонтальная часть несет споровместилище, или спорангий, где содержатся споры. Вертикальные части споролистиков черепицеобразно налегают друг на друга и прикрывают спорангии. После того, как споры упадут на почву и пролежат там некоторое время, они начинают прорастать. В результате прорастания споры образуется з а р о с т о к, — маленькое растение полового

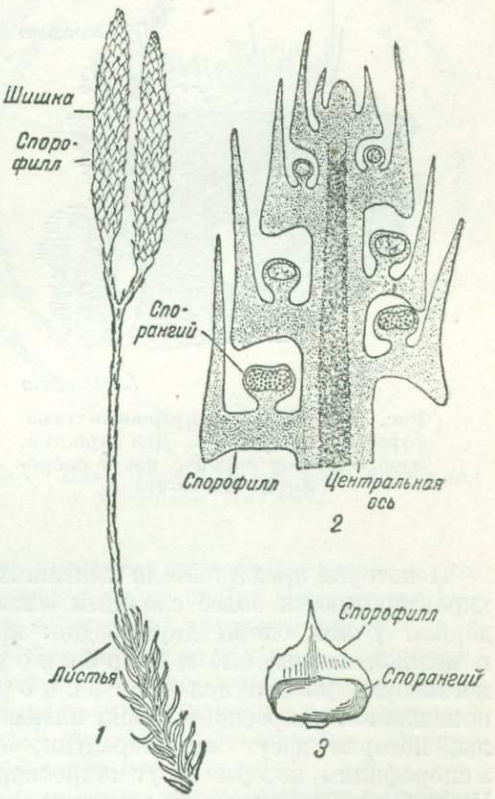



Рис. 701. *Lycopodium*, современная форма.
*1* — ветка, несущая две шишки; *2* — схематический продольный разрез верхушки шишки; *3* — спорофилл со спорангием у его основания. Из Смита.

поколения, способное к размножению уже не бесполым, а половым путем и производящее половые клетки, или гаметы, и потому называемое гаметофитом. У рассматриваемого нами плауна гаметофит, или заросток, — подземный; он имеет вид маленького клубенька (рис. 702, слева). В верхней части заростка развиваются половые органы: женские, в которых находятся яйца и которые называются архегониями, и мужские, которые содержат сперматозоиды и носят название антеридиев. Сперматозоид несет две реснички. Оплодотворение яйца сперматозоидом, проникшим в архегоний, дает зиготу. Зигота развивается в зародыш, который остается связанным с гаметофитом и получает питание за счет этого последнего (рис. 702, посредине). Далее зародыш развивается в самостоятельное растение с надземным стеблем и листьями,— во взрослый плаун, который представляет собой бесполое поколение, размножающееся описанным уже путем спорами и называемые поэтому спорофитом (рис. 702, справа). В этой смене поколений гаметофит является невзрачным образованием, тогда как главную роль играет спорофит, представляющий собой более или менее крупное растение.

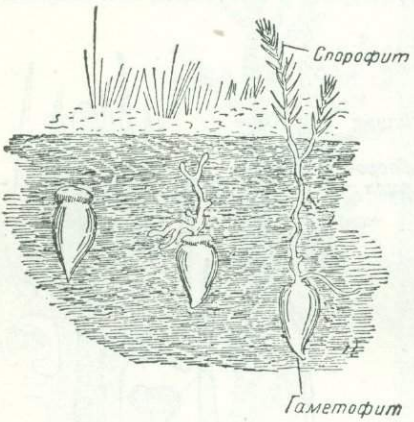



Рис. 702. Подземные заростки (гаметофиты) *Lycopodium*. Два заростка, изображенные справа, несут спорофиты. Из Смита.

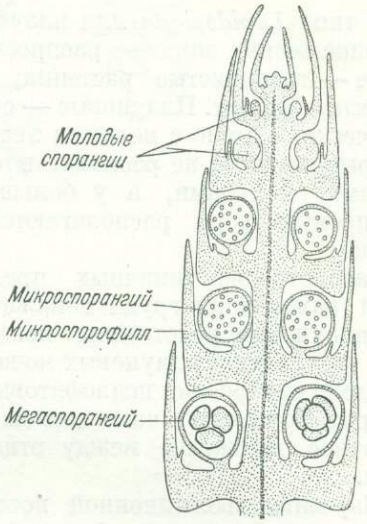



Рис. 703. Схематический продольный разрез шишки современной *Selaginella*. В микроспорангиях видны микроспоры, а в мегаспорангиях — мегаспоры. Из Смита.

Некоторые представители нынешних плаунов, например *Selaginella* (рис. 703), характеризуются более сложным жизненным циклом. Спороносные шишки содержат у них споры двух родов: крупные, называемые мегаспорами, и мелкие, называемые микроспорами. Спорангии, в которых находятся мегаспоры, называются мегаспорангиями, а спорангии, в которых помещаются микроспоры, носят название микроспорангиев. Спорофиллы, которые несут мегаспорангии, называются мегаспорофиллами, а спорофиллы, которые несут микроспорангии — микроспорофиллами. Из мегаспор развиваются заростки, или гаметофиты, которые в данном случае называются мегагаметофитами и на которых появляются только женские половые продукты—яйца. Из микроспор развиваются заростки, или гаметофиты, которые называются микрогаметофитами и на которых появляются только мужские половые продукты — сперматозоиды. Слияние сперматозоида с яйцом дает зиготу. Зигота, прорастая, дает вновь спорофит. Схема этого жизненного цикла дана на рис. 704. Мы видим, что у этих плауновых спорофит, в противоположность рассмотренному ранее представителю рода *Lycopodium*, производит не одинаковые споры, а споры двух разных типов. Вот почему эти плауновые называются разноспоровыми.

Таким образом, у этих плауновых признаки диференциации полов появляются значительно раньше образования гамет. Здесь уже гаметофиты являются

раздельнополыми, — либо женскими, либо мужскими. Но этого мало: дифференцированными оказываются уже споры и органы бесполого размножения спорофита. Эти образования принадлежат к одному из двух типов (мегаспоры или микроспоры, мегаспорангии или микроспорангии, мегаспорофиллы или микроспорафиллы), а это значит, что возникновение половых различий, половая дифференцировка, начинается, по существу, уже в воспроизводительных органах бесполого поколения.

Надо заметить, что спорофит и гаметофит отличаются друг от друга еще и по организации ядер клеток своих тканей. Мы знаем, что ядро клетки содержит некоторое число хромосом. Оказывается, что клетка спорофита содержит вдвое больше хромосом, чем клетка гаметофита. Если число хромосом в клетках гаметофита равно $n$, то число хромосом в клетках спорофита окажется равным $2n$. Гамета, вырабатываемая гаметофитом, содержит, как и этот последний, $n$ хромосом. При слиянии двух гамет хромосомы их ядер не сливаются друг с другом, и поэтому зигота содержит хромосомы в числе, равном $2n$ (а именно $n$ хромосом, происходящих из ядра женской гаметы, плюс $n$ хромосом из ядра мужской гаметы). В клетках спорофита, развивавшегося из зиготы, сохраняется то же удвоенное число хромосом, т. е. $2n$. Это удвоенное число хромосом удерживается у спорофита на всем протяжении его индивидуального развития, во всех его клетках. При делении клетки каждая хромосома ядра делится продольно на две, вследствие чего каждая хромосома дочерней клетки получает столько же хромосом, сколько их было в ядре материнской клетки, т. е. $2n$. Однако, когда дело доходит до возникновения спор, то происходит нечто совершенно иное. При образовании спор путем деления происходит уменьшение числа хромосом вдвое: в каждой споре хромосом оказывается в два раза меньше, чем их было в материнской клетке, из которых развились споры. Значит, число хромосом ядра споры равно $n$. Это число сохраняется во всех клетках развивающегося из споры гаметофита. Вот почему нередко говорят, что у гаметофита количество хромосом простое, а у спорофита — удвоенное. Эти соотношения наблюдаются не только у плауновых, но и у всех прочих наземных растений, а также и у тех водорослей, которые имеют смену поколений. Столь широкое распространение этого явления в мире растений указывает на то, что оно имеет весьма важное биологическое значение. Однако этот вопрос до настоящего времени остается слабо изученным.

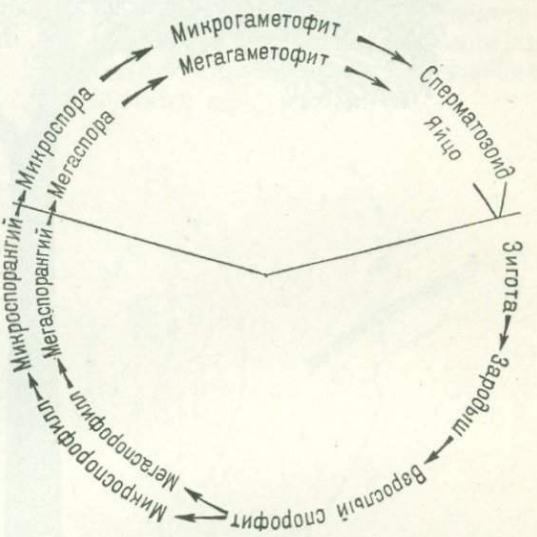



Рис. 704. Цикл развития и смена поколений у *Selaginella*. Из Смита.

Мы рассмотрим одну обширную группу плауновых, весьма важную с палеонтологической точки зрения. Эти плауны составляют отряд *Lepidodendrales* — лепидодендроновых, или чешуйчатостволь ных плаунов, так как на поверхности их стволов имеется своеобразная скульптура из правильно расположенных чешуевидных образований, которые, как мы скоро увидим, соответствуют местам прикрепления листьев.

Нам следует познакомиться с наиболее характерными представителями этой группы, жившими в верхнем палеозое (девон—пермь).

Начнем с рассмотрения одной из наиболее обычных и хорошо изученных форм верхнепалеозойских растений — лепидодендрона.

Род *Lepidodendron* (верхний девон—пермь) и близкие к нему формы составляют семейство *Lepidodendraceae*. Сюда относятся древовидные формы. У представи-

телей рода *Lepidodendron* (рис. 705) ствол достигал высоты в 40 *м* и более при поперечнике, у основания, до 2 *м*.

Ветвление — обильное и всегда дихотомическое. Молодые части ветвей были тесно усажены листьями. Листья были узкие, линейные или ланцетовидные;

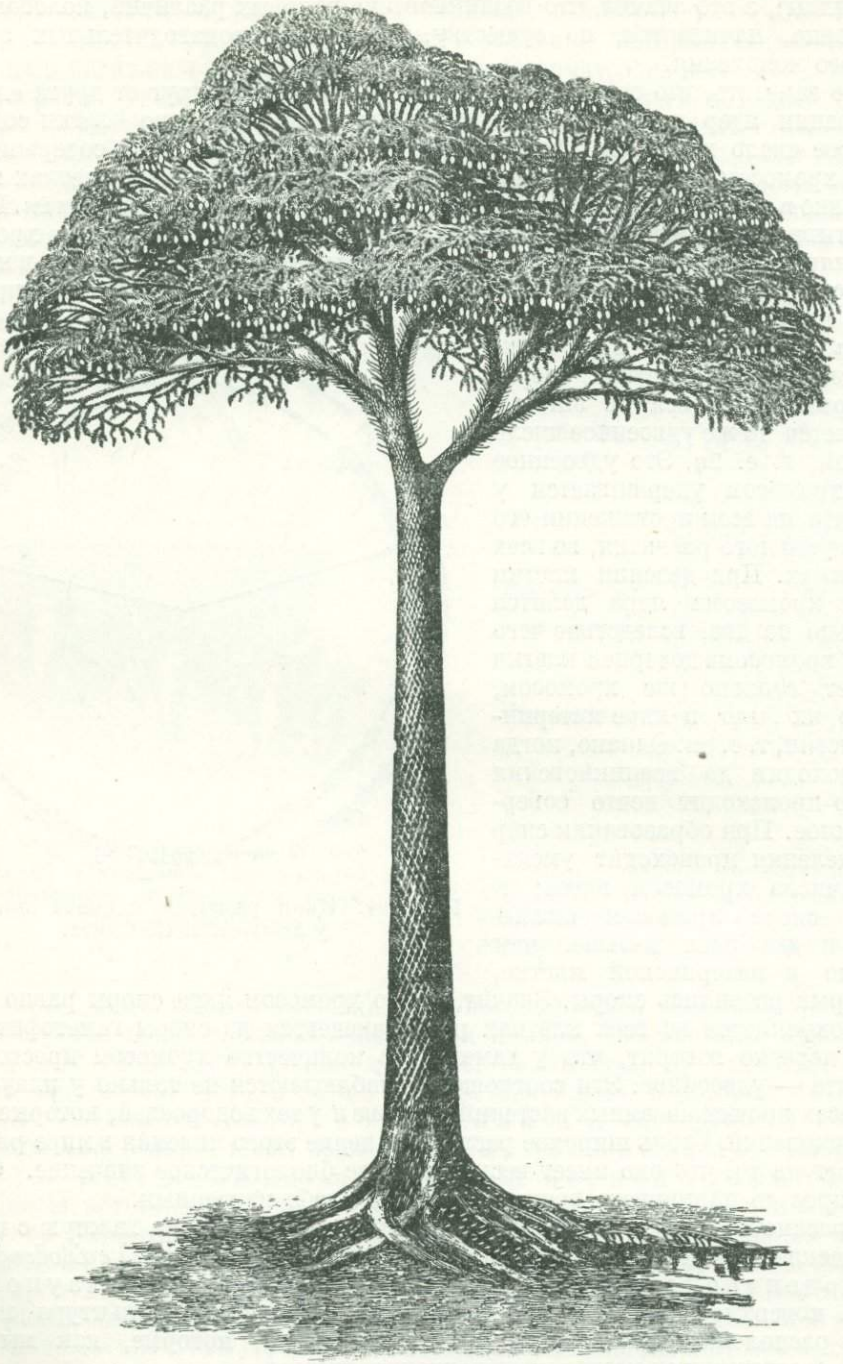
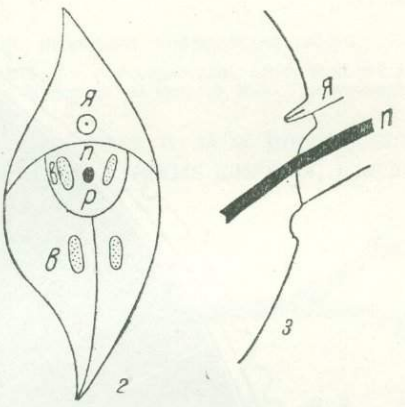


Рис. 705. Реставрация *Lepidodendron obovatum*. По Залесскому.

иногда они достигали 20 *см* в длину. С более старых частей ветвей и ствола листья отпадали, но при этом на поверхности ветви или ствола оставались основания листьев, — листовые подушечки, которые располагались правильно, спиральными рядами. В противоположность нынешним деревьям, наружные

слои коры лепидодендронов не сбрасывались, и листовые подушки разрастались вместе со стволом. Характер листовых подушек (рис. 706) имеет большое значение для классификации рассматриваемых растений. Форма подушечки—ромбическая или веретенообразная. Посредине, или ближе к верхнему концу подушечки, мы видим листовой рубец, оставленный при отпадении листа. Посредине листового рубца находится маленький рубчик так называемого листового следа, т. е. от проводящего пучка, проникавшего в лист. По бокам этого рубчика лежат еще два рубчика. Эти два рубчика, как и пара рубчиков, расположенная на подушечке ниже листового рубца, очевидно, представляют собой остатки тяжей рыхлой воздухоносной ткани. Выше листового рубца находится ямочка, в которой помещалось маленькое шиловидное образование, называемое язычком. Вскоре мы увидим, что эти признаки листовой подушки и листового рубца имеют первостепенное таксономическое значение и позволяют отличать лепидодендроны от других групп чешуйчатостволь ных плаунов. Нам следует также познакомиться в общих чертах и с внутренним строением стебля лепидодендронов. Но прежде мы должны коснуться некоторых основных понятий анатомии и условиться относительно употребления необходимых терминов.




1 2

Рис. 706. Листовые подушки *Lepidodendron*.

*1* — кусок *Lepidodendron aculeatum* (средний карбон); *2* — схема листовой подушки, вид снаружи; *3* — схематический продольный разрез листовой подушки. *в* — тяжи воздухоносной ткани; *п* — пучок листового следа; *р* — листовой рубец; *я* — язычок. По Зейллеру (*1*) и Берри (*2*, *3*).

Проводящие ткани сосудистых растений сосредоточиваются в так называемых проводящих, или сосудистых, пучках. Проводящий пучок представляет собою тяж, состоящий, главным образом, из двух групп проводящих элементов — древесины и луба (см. стр. 461). При этом луб обычно располагается кнаружи от древесины, ближе к периферии. В предыдущей главе мы говорили о строении стебля псилофитовых. В стебле этих примитивных растений, например райний (см. стр. 460, рис. 699), имеется в сущности лишь один такой пучок, представляющий собою сплошной центральный цилиндр стебля. Нередко, однако, проводящие ткани стебля (луб, древесина) окружают нежную ткань, которая по своему центральному положению называется сердцевиной и которая может разрыхляться и часто совершенно исчезает, вследствие чего стебель оказывается полым.

Таким образом, стебель псилофитовых содержит по существу только один проводящий пучок, занимающий центральное положение. Надо сказать, что у многих других растений стебель содержит несколько или много таких пучков.

Наиболее примитивным, древнейшим типом центрального цилиндра стебля является тип, который мы видели у райнии, — единственный центральный про-

водящий пучок, состоящий из плотного столба древесины, окруженного лубом, и совершенно лишенный сердцевины и центральной полости. Такой тип центрального цилиндра называется протостелой («стеле», по-гречески — столб).

Центральный цилиндр, представляющий собой единый центральный проводящий пучок с сердцевиной или внутренней полостью, называется сифоностелой («трубчатый столб»).

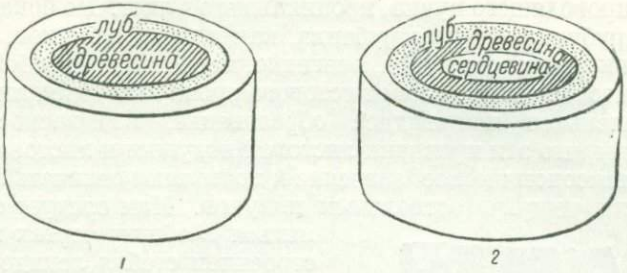



Рис. 707. Схема протостелы (*1*) и сифоностелы (*2*).

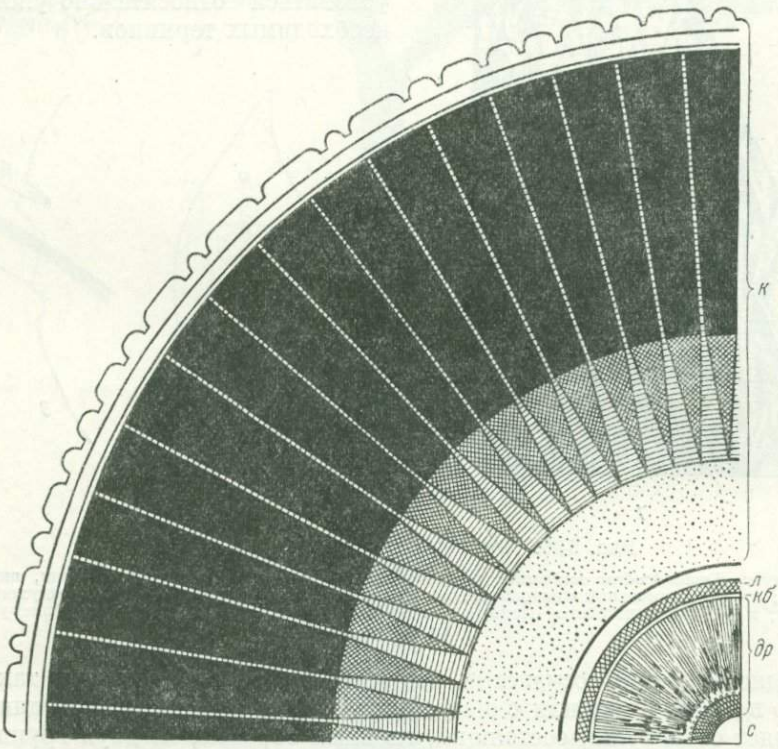



Рис. 708. Схематический поперечный разрез ствола *Lepidodendron vasculare*.

*др* — древесина; *к* — различные слои коры; *кб* — камбий; *л* — луб; *с* — сердцевина. Диаметр поперечного сечения ствола около 0,33 *м*. По Циммерманну из Криштофовича.

Схемы обоих этих типов стел (протостелы и сифоностелы) изображены на рис. 707.

У большинства лепидодендронов ствол имеет строение сифоностелы, у других же центральный цилиндр представляет протостелу. На рис. 708, представляющем схематический поперечный разрез стебля одного из видов *Lepidodendron*, мы видим, между древесиной и лубом, узенькое кольцо так называемого камбия. Камбий есть образование, играющее очень важную роль у наземных растений. Он представляет собой слой тонкостенных живых клеток, формирующийся у

очень молодого растения между древесиной и лубом и путем деления своих клеток дающий новые, дополнительные элементы как древесины, так и луба. Таким об-

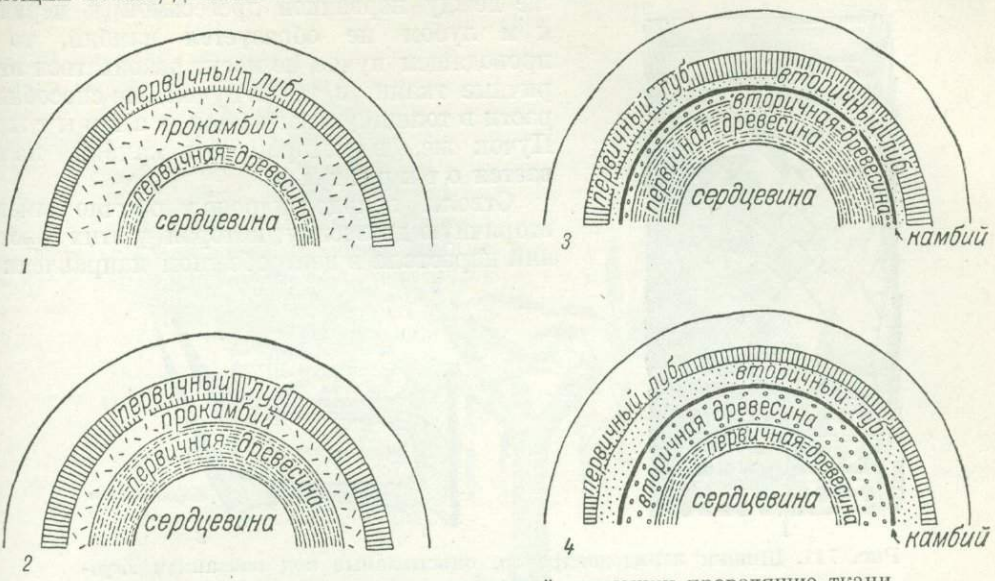



Рис. 709. Схема развития оси у растений, имеющих проводящие ткани.

*1* и *2* — стадии развития до возникновения вторичных тканей; *3* и *4* — нарастание оси в толщину в связи с развитием вторичной древесины и вторичного луба. Частично по Имсу и Мак-Даниельсону.

разом, к первоначально возникшим слоям древесины и луба присоединяются новые массы, образовавшиеся за счет клеток, производимых камбием, вследствие чего древесина и луб постепенно утолщаются. Рис. 709 поясняет процесс возникновения проводящего цилиндра, состоящего из древесины и луба, а также последующее утолщение этого цилиндра в связи с деятельностью камбия.

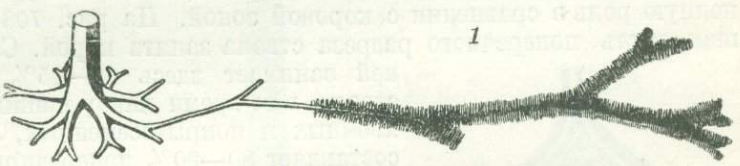
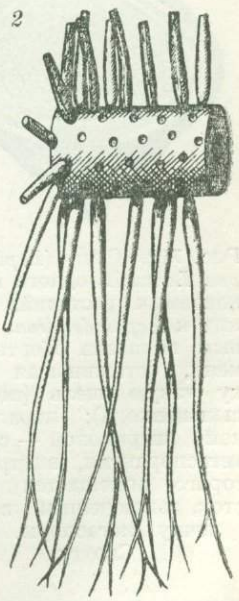



Рис. 710. Схематические рисунки, иллюстрирующие строение стигмарий, корнеобразных частей лепидодендронов и сигиллярий.

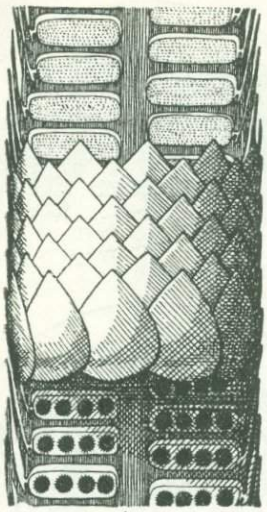
*1* — схема стигмарии (тонкие ответвления, за исключением одного, удалены); × 1/200; *2* — кусок стигмарии со «стигмариевыми корешками; некоторые из этих последних удалены, а другие подрезаны. × 1/5. По Пиа.



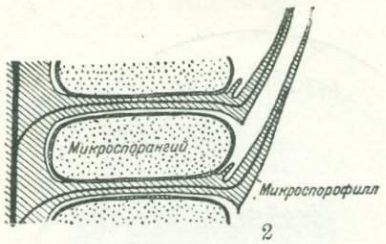

На некоторой ранней стадии развития стебля (или ветви) нет ни древесины, ни луба, ни камбия, а есть особая ткань из вытянутых клеток, которая впоследствии диференцируется в древесину, луб и камбий. Эта ткань, имеющая временное существование лишь на определенной ранней стадии стебля, носит название прокамбия. Вскоре в этом прокамбии обособляются: с внутренней стороны — слой древесины, а с наружной — слой луба (рис. 709[1]). Эти проводящие элементы, развивающиеся непосредственно из прокамбия, называются первичной древесиной и первичным лубом. В некоторых случаях весь прокамбий превращается в древесину и луб, но в других случаях между первичной древесиной и первичным лубом сохраняется часть прокамбия, которая превращается в камбий. Камбий, как мы уже отметили, откладывает и кнутри и кнаружи новые слои проводящих элементов, которые называются вторичной древесиной и вторичным лубом (рис. 709[3]). Вследствие на-

растания вторичных тканей стебель постепенно увеличивается в толщину, и такой вторичный рост может длиться у многолетних растений очень долго. Если же между первичной древесиной и первичным лубом не образуется камбий, то в проводящем пучке не могут развиваться вторичные ткани, и такой пучок, не способный расти в толщину, называется закрытым. Пучок же, в котором есть камбий, называется открытым.

Стволы лепидодендронов обычно имеют вторичную древесину, которая у этих растений нарастала в центробежном направлении.



1




2

Рис. 711. Шишки лепидодендронов, описываемые под названием *Lepidostrobus*.

*1* — схема строения шишки; посредине — вид снаружи, вверху и внизу — срединные вертикальные разрезы, где видны микроспорангии с микроспорами (вверху) и мегаспорангии с мегаспорами (внизу); *2* — часть шишки (*Lepidostrobus*) с микроспорангием. По Пиа (*1*) и Берри (*2*).

Однако центральный цилиндр и содержащаяся в нем древесина играют подчиненную роль в сравнении с коровой зоной. На рис. 708 мы видим, что бóльшая часть поперечного разреза ствола занята корой. Столб проводящих тканей занимает здесь 10—15% поперечного сечения ствола, в то время как у наших нынешних деревьев, хвойных и покрытосеменных, древесинный цилиндр составляет 80—90% поперечного сечения.

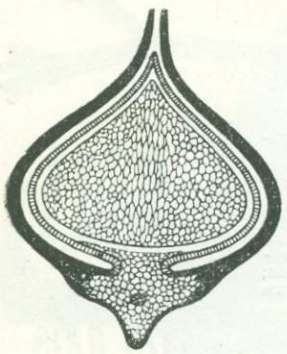
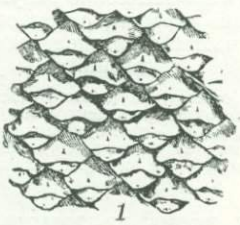
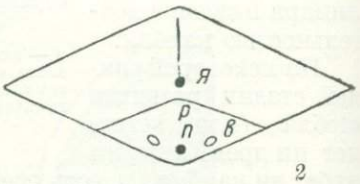


Рис. 712. «Семя» (*Lepidocarpon Lomaxii*) одного из ископаемых растений, близких к *Lepidodendron*. Черным показана обертка семени, оставляющая вверху узкую щель (подобие пыльцевхода); параллельной штриховой — стенка мегаспорангия, внутри которого помещается зародыш, заключенный в оболочку мегаспоры. По Скотту.



1




2

Рис. 713. *Lepidophloios*.

*1* — кусок коры *Lepidophloios laricinus* с листовыми подушками; *2* — схема листовой подушки; *в* — тяжи воздухоносной ткани; *п* — пучок листового следа; *р* — листовой рубец; *я* — язычок. По Кидстону (*1*).

От основания ствола отходили слабо наклоненные, почти горизонтальные, толстые корнеобразные части, которые далее дихотомически разветвлялись (рис. 710). Эти корнеобразные органы встречаются обычно отдельно от стволов, а поэтому было трудно решить, к какой форме относятся те или иные экземпляры. Эти образования известны под названием стигмарий. В некоторых случаях стигмарии были находимы как продолжения книзу стволов некоторых чешуйчатоствольных плаунов; лепидодендроны тоже, очевидно, имели стигмарии. Стигмарии несли на своей поверхности тонкие, длинные цилиндрические «стигмариевые корешки»,

которые располагались спирально и иногда дихотомически разветвлялись. Места, от которых отходили эти корешки, представляют круглые рубцы. Стигмарии были, несомненно, подземными органами, служившими для прикрепления в почве

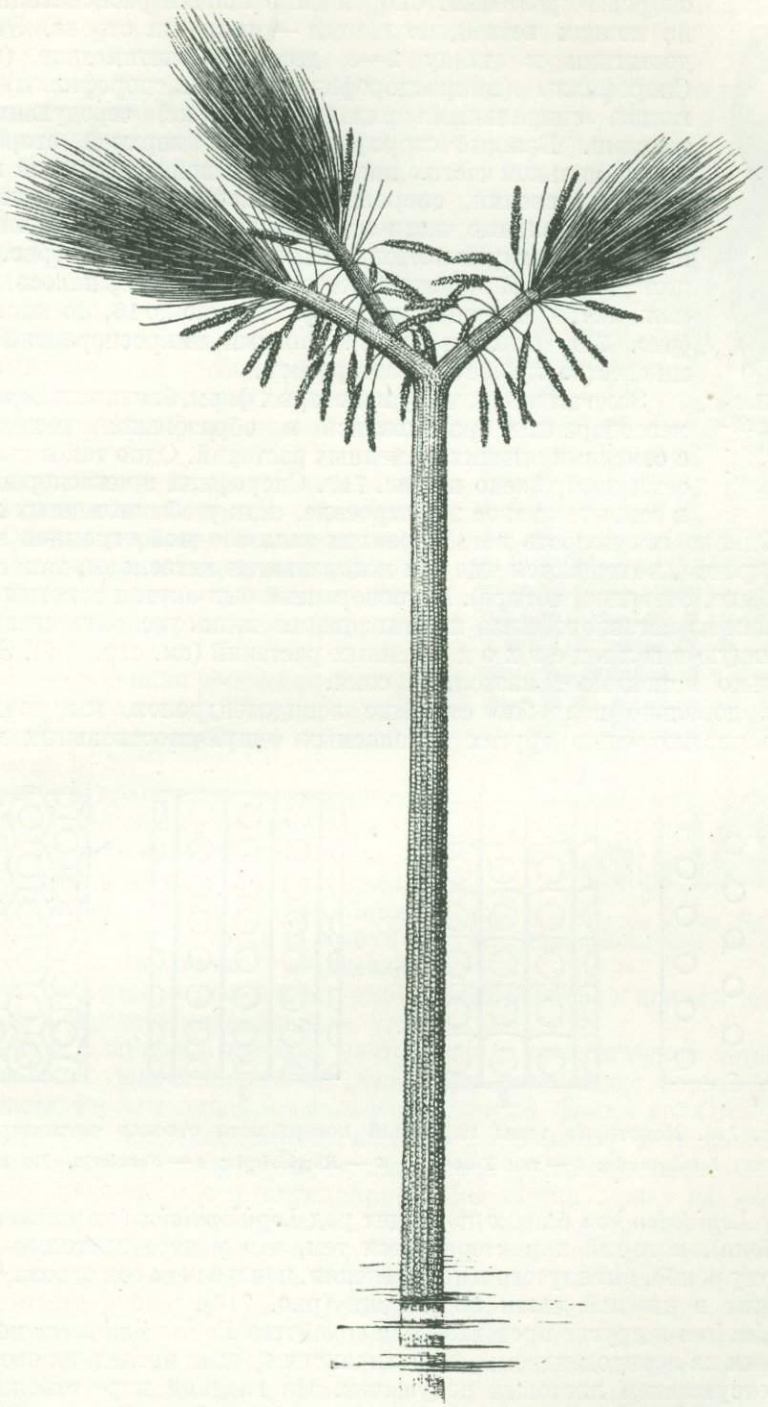


Рис. 714. Реставрация *Sigillaria elegans*. Из Залесского.

и высасывания из нее воды. Но по внутреннему строению своих главных ветвей стигмарии настолько отличаются от корней других растений, что эти подземные органы древних плаунов не могут быть названы корнями.

Органы бесполого размножения лепидодендронов в основном сходны с рассмотренными уже (стр. 463) соответствующими органами нынешних плаунов. Спороносные шишки со спорофиллами и спорангиями напоминают шишки *Lycopodium* или *Selaginella*. Большинство изученных форм принадлежит к числу разноспоровых растений. Спороносные шишки располагались обычно на концах ветвей, но иногда — прямо на стволе. Эти шишки достигали в длину 2—3 десятков сантиметров (рис. 711). Спорофиллы (микроспорофиллы и мегаспорофиллы) располагались спиральными рядами или, реже, чередующимися мутовками. Каждый спорофилл нес на верхней стороне своей проксимальной части один очень большой, вытянутый в радиальном направлении, спорангий (мегаспорангий или микроспорангий). Дистальные части спорофиллов, развитые в виде пластинок, были загнуты кверху, прикрывая спорангии (рис. 711, средняя часть). В каждом мегаспорангии содержалось небольшое количество крупных мегаспор, обычно до 16, но иногда лишь 4 (рис. 711, нижняя часть). Каждый микроспорангий содержал множество крошечных микроспор.

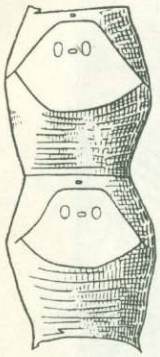


Рис. 715. Листовой рубец *Sigillaria mammilaris*. Из Криштофовича.

Замечательно, что у некоторых форм, близких к *Lepidodendron*, мегаспорангии развивались в образования, весьма сходные с семенами высших, семенных растений. Одно такое своеобразное семя изображено на рис. 712. Спорофилл и мегаспорангий имеют в основном такое же строение, как у обыкновенных лепидодендронов. Однако вся полость мегаспорангия занята одной огромной мегаспорой (тут же, впрочем, помещаются еще три недоразвитые мегаспоры, так что сначала мегаспор было, очевидно, четыре). Мегаспорангий был окутан толстым покровом, выраставшим из мегаспорофилла и оставлявшим лишь узенькую щель наверху, напоминающую п ы л ь ц е в х о д семенных растений (см. стр. 489). Это образование сильно напоминает настоящее семя.

Изучив довольно подробно строение лепидодендронов, мы можем теперь перейти к рассмотрению других ископаемых чешуйчатостволь ных плаунов.

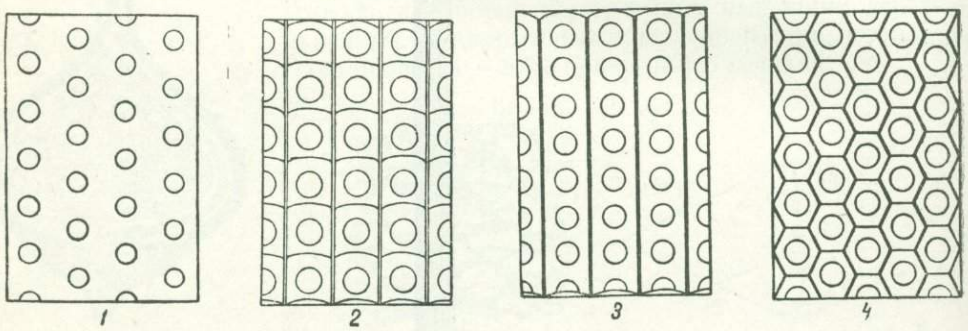



Рис. 716. Некоторые типы наружной поверхности стволов сигиллярий.

*1* — тип *Leiodermaria*; *2* — тип *Tasselata*; *3* — *Rhytidolepis*; *4* — *Favularia*. По Берри.

К роду *Lepidodendron* близко подходит род *Lepidophloios* (от нижнего до верхнего карбона), который характеризуется тем, что у него листовые подушечки имеют форму ромба, вытянутого в направлении, поперечном оси ствола, а листовой рубец лежит в нижней части подушечки (рис. 713).

*Bothrodendron* и другие представители семейства *Bothrodendraceae* по внешнему виду похожи на лепидодендроны, но отличаются от этих последних своей гладкой корой и отсутствием листовых подушечек. На гладкой коре стволов имеются маленькие спирально расположенные листовые рубцы. Спороносные шишки располагаются на стволе двумя вертикальными рядами.

Весьма важным родом верхнепалеозойских древовидных плаунов является род *Sigillaria* (нижний карбон — нижняя пермь) — типичный представитель семейства *Sigillariaceae*. Сигиллярии — древовидные плауны, стволы которых

имели до 25—30 *м* в высоту (рис. 714). Ветвление у большинства форм очень слабое. Бóльшая часть ствола оставалась неразветвленной, очень часто дихотомически разветвлялась только верхушка ствола. Верхние части ветвей или ствола были покрыты листьями, с остальной поверхности листья отпадали. Листья сходны с листьями лепидодендронов, но длиннее, чем у этих последних (в некоторых случаях до 1 *м* в длину). Листовые подушечки были очень слабо развиты, или их не было, и листовые рубцы располагались прямо на коре. Ширина листовых рубцов часто больше их высоты. На рубце (рис. 715) можно видеть три маленьких рубчика: средний от листового следа (проводящего пучка) и два боковых — от тяжей воздухоносной ткани (стр. 467). Рубцы располагаются вертикальными рядами. У одних форм рубцы сидят на гладкой коре (рис. 716[1]). У других они находятся на вертикальных ребрах, разделенных прямыми (рис. 716[2] и 717) или зигзаговидными желобками (рис. 716[4]). Таким образом, изучение листовых рубцов и их расположения позволяет не только отличать сигиллярии от лепидодендронов и других чешуйчатоствольных, но и различать среди сигиллярий различные группы и формы.

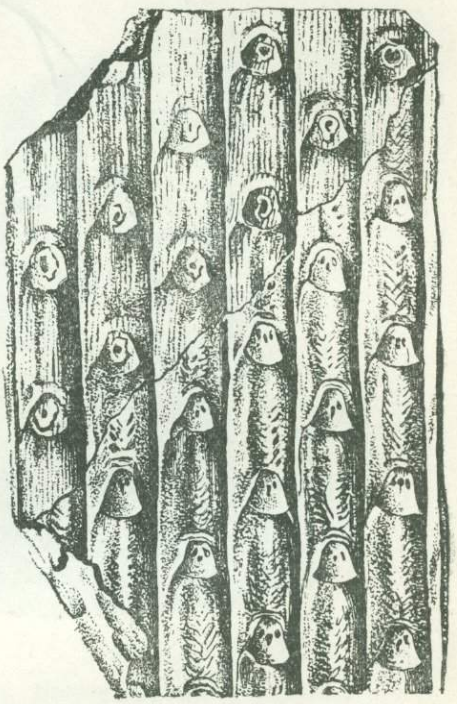


Рис. 717. Кусок коры *Sigillaria scutellata*. Средний карбон. По М. Броньяру.

По внутреннему строению ствола сигиллярии довольно близки к лепидодендронам. Ствол содержит объемистую сердцевину, сосудистый цилиндр тонок, а кора толста. Корневидные образования стигмарии были уже рассмотрены (стр. 470, рис. 710).

Спороносные шишки достигали больших размеров (до $^1/_4$ *м* в длину). Они имели длинные черешки и располагались на верхней части ствола.

Сигиллярии сравнительно малочисленны в нижнем карбоне, но изобилуют в среднем и верхнем карбоне. Некоторые дожили до перми и встречаются в пермских отложениях северного полушария. Вместе с лепидодендронами и другими чешуйчатоствольными сигиллярии чрезвычайно обильно встречаются в угленосных отложениях карбона и принимают значительное участие в образовании каменного угля.

Настоящие плауновые впервые появляются в геологической летописи уже в среднем девоне. Замечательно, что некоторые древнейшие формы соединяют в себе основные черты лепидодендронов и сигиллярий. Таким является *Protolepidodendron* (рис. 718), который достигал не менее 6 *м* в высоту. В своей нижней части ствол несет листовые подушечки (с листовыми рубцами), расположенные вертикальными рядами, как у сигиллярий. Подушечки лежат на вертикальных ребрах, отделенных друг от друга желобками. Выше подушечки постепенно переходят в спирально расположенные подушечки лепидодендронового типа. Листовой рубец находится в верхней части подушечки и имеет овальную форму. В верхней части листового рубца находится рубчик от проводящего пучка, а по бокам от этого рубчика — два полулунной формы рубчика от тяжей воздухоносной ткани. Непосредственно выше листового рубца находится ямочка для язычка. Обладая некоторыми признаками двух важнейших групп — лепидодендронов и сигиллярий, протолепидодендрон являлся, быть может, представителем древней группы, от которой исходят главные филогенетические линии чешуйчатоствольных плаунов.

Палеонтологическая история чешуйчатоствольных с полной достоверностью прослеживается до пермского периода включительно. Какова же дальнейшая их

судьба? Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что родословная этой обширной группы не обрывается внезапно. Судя по некоторым находкам, отдельные представители лепидодендроновых существовали и в течение триаса.

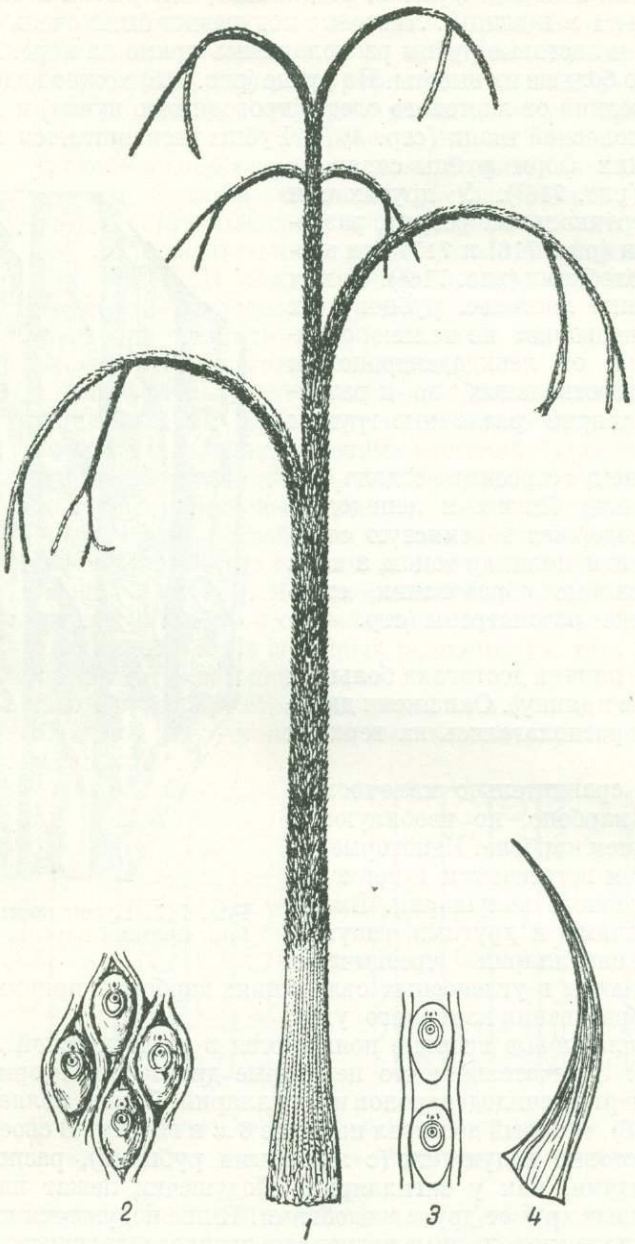
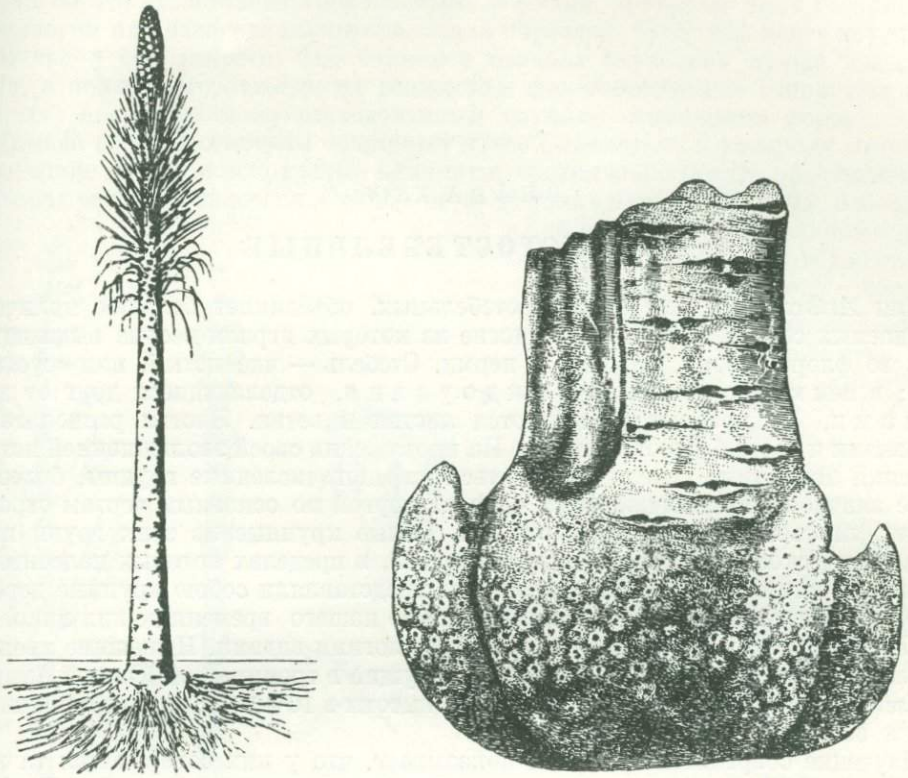



Рис. 718. *Protolepidodendron primaevum*. Верхний девон.

*1* — реставрация растения; *2* — лепидодендроновый тип скульптуры коры; *3* — сигиллариевый тип скульптуры коры; *4* — лист. По Берри.

Потомком палеозойских чешуйчатоствольных является, вероятно, нижнетриасовая *Pleuromeia*, пока еще мало изученная (рис. 719). Стебель не ветвится; он достигает свыше 2 *м* в высоту. Листья тонкие, линейные, с расширенными основаниями. На поверхности стебля видны вытянутые в поперечном направлении листовые рубцы, напоминающие по форме и расположению листовые рубцы сигиллярий, но лишенные тех трех рубчиков, которые заметны на листовых

рубцах сигиллярий. Нижний конец стебля образует четыре толстых, мясистых коротких лопасти, которые дихотомически раздваиваются. Это корневидное образование покрыто, подобно стигмариям, круглыми рубцами, которые соответствуют местам прикрепления «корешков». На верхнем конце стебля была большая терминальная спороносная шишка. Плевромейя была разноспоровым растением. Судя



*1* *2*

Рис. 719. *Pleuromeia Sternbergii*. Нижний триас.

*1* — реставрация дерева; *2* — основная часть оси со стигмариевидными разветвлениями и рубцами на них. По Гирмеру (*1*) и Потонье (*2*). Из Криштофовича.

по толстому стеблю и по характеру листьев, мы можем полагать, что это было растение, приспособленное к сухому климату или произраставшее на засоленных почвах.

История лепидодендроновых свидетельствует о том, что вымирание их не было внезапным, и, несмотря на неполноту геологической летописи, мы можем сказать, что, после эпохи расцвета чешуйчатоствольных в верхнем палеозое, малочисленные представители этой группы еще долго продолжали существовать в некоторых областях.

ГЛАВА XXIV

# ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ

Тип *Arthrophyta*, или членистостебельных, объединяет большое количество ископаемых споровых растений, многие из которых играли весьма выдающуюся роль во флоре девона, карбона и перми. Стебель — членистый, или «суставчатый»; в нем можно различать м е ж д о у з л и я, отделяющиеся друг от друга у з л а м и, на которых развиваются листья и ветви. Листья располагаются мутовками и часто бывают мелкими. На протяжении своей эволюционной истории растения этого типа успели разделиться на многочисленные группы, более или менее значительно отличающиеся одна от другой по основным чертам строения стебля, листьев, органов размножения. Самые крупные из этих групп имеют таксономическое значение отдельных классов, в пределах которых палеонтологи различают много отрядов. Многие формы представляли собою крупные деревья. И вот, из всего этого былого разнообразия до нашего времени дожил лишь один род *Equisetum*, или хвощ, представленный многими видами. Нынешние хвощи — небольшие растения. Только один вид, живущий в тропической Южной Америке, *Equisetum giganteum*, достигает гигантской высоты в 10—12 *м*; однако толщина его стебля составляет лишь около 2 *см*.

Изучение современных хвощей показывает, что у них совершается та же, в основном, смена поколений, какую мы наблюдали у плаунов. Спорофит *Equisetum arvense* (рис. 720) имеет горизонтальное, ветвящееся корневище и высящиеся над почвой ветви, из которых одни несут на своей вершине спороносные шишки (рис. 720[2]), а другие не имеют органов размножения и являются, так сказать, «неплодущими» (рис. 720[1]). И подземное корневище и надземные ветви членисты; здесь имеются узлы, у которых ось несет чешуевидные листья, и междоузлия, лишенные листьев. На междоузлиях надземных ветвей видны продольные ребра. Листья располагаются мутовками. Листья каждой мутовки более или менее сливаются друг с другом, образуя своего рода в л а г а л и щ е, охватывающее стебель. На «неплодущих» надземных ветвях у каждого узла располагается мутовка ветвей второго порядка, на которых могут возникать точно так же расположенные ветви третьего порядка.

Спороносная шишка состоит из центральной оси и прикрепленных к ней своеобразных органов, несущих спорангии. Эти органы называются с п о р а н г и о ф о р а м и. Каждый спорангиофор состоит из тонкого черешка и прикрепленной к этому последнему щитовидной пластинки. На внутренней стороне этой пластинки, т. е. на той ее стороне, которая обращена к оси шишки, сидят спорангии, вытянутые параллельно черешку. Из этого краткого описания видно, что своеобразные спороносные органы, которые называются спорангиофорами, заметно отличаются от спорофиллов, которые мы видели у плаунов, и, действительно, заслуживают особого названия. Это вполне подтверждается, как мы скоро увидим, изучением соответствующих органов древних членистостебельных. У этих последних спорангиофоры существенно отличаются от спорофиллов плаунов и других споровых растений по своему местонахождению и по способу развития.

Споры хвоща довольно крупны; по разноспоровости у современных форм нет. Прорастание споры приводит к образованию гаметофита (рис. 720[6]), который

представляет собой маленькое растеньице, прикрепляющееся к почве тонкими корешками. На заростках, как и у плаунов (стр. 464), развиваются архегонии, в которых содержатся женские половые клетки, и антеридии, где находятся мужские половые клетки — сперматозоиды.

Членистостебельные подразделяются на несколько классов. Одни из этих классов богато представлены ископаемыми формами, другие же были установлены по немногим или даже единичным находкам образцов, более или менее неудовлетворительной сохранности. Мы займемся сначала изучением лучше известных групп, а после этого отметим их возможные филогенетические отношения к некоторым, пока еще мало исследованным группам ископаемых форм.

Прежде всего рассмотрим обширный класс *Calamariae*, к которому относятся и нынешние хвощи, и ископаемые каламиты, чрезвычайно богато представленные во флорах верхнего палеозоя. Стебель несет на узлах мутовки простых, небольших сидячих (т. е. лишенных черешка) листьев. Молодой стебель содержит сердцевину, которая, однако, позже исчезает, и, таким образом, возникает центральная полость, окруженная кольцом отдельных проводящих пучков (см. рис. 725).

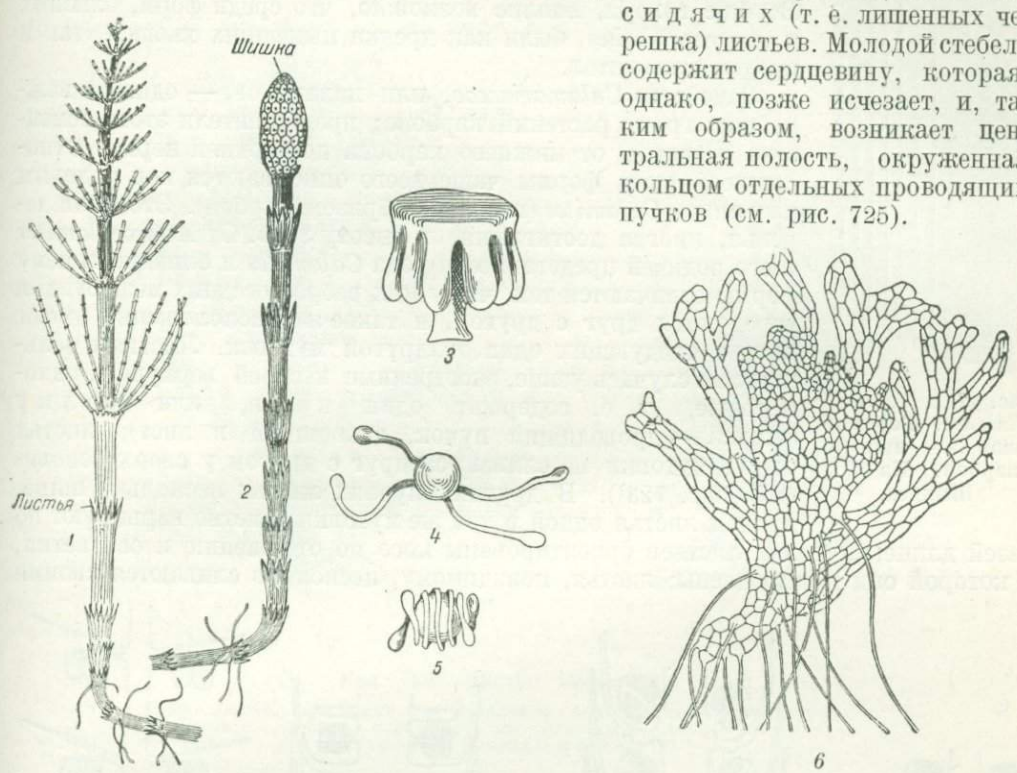



Рис. 720. *Equisetum*.

*1* — неплодущая надземная ветвь спорофита; *2* — плодущая надземная ветвь; *3* — спорофилл; *4* — спора с развернутыми спиральными лентами; *5* — спора со свернутыми спиральными лентами; *6* — гаметофит. Из Смита.

К отряду *Calamariales* относятся формы, напоминающие по внешнему виду нынешние хвощи, но характеризующиеся вторичным ростом стебля в толщину. Это — древовидные растения, достигавшие 20—30 *м* в высоту. Листья у них небольшие, сидячие, не сросшиеся или почти не сросшиеся у своих оснований.

Род *Asterocalamites* (рис. 721) и близкие к нему формы составляют группу, известную уже из верхнедевонских отложений и особенно богато представленную в нижнем карбоне. Это были довольно крупные древовидные растения. Формы этой группы иногда встречаются и в более молодых отложениях каменноугольной системы. На поверхности стебля видны низкие, плоские ребра, отделенные друг от друга неглубокими бороздками. Ребра соседних междоузлий не чередуются друг с другом, а противопоставляются друг другу, т. е. каждое ребро одного междоузлия как бы продолжает одно из ребер соседнего междоузлия. Соответственно этому и листья двух ближайших друг к другу узлов не чередуются, а противопоставляются друг другу. Листья свободные, не срастающиеся, располагающиеся

мутовками, узкие или неоднократно дихотомически ветвящиеся. Обычно ископаемые представляют ядра центральной полости, располагавшейся кнутри от проводящих пучков.

Спороносные шишки изучены пока довольно слабо, но представляют, повидимому, значительное разнообразие. У одних представителей этой группы шишка состояла из оси и мутовчато расположенных спорангиофоров, несших на своей дистальной щитковидной части по четыре спорангия (рис. 722[1]). Такие шишки напоминают соответствующие органы нынешних хвощей. У других между мутовками спорангиофоров располагались мутовки листьев, на которых не было спорангиев и которые здесь называются обычно «прицветниками». Такие шишки похожи на соответствующие органы представителей семейства каламитов. Вообще говоря, вполне возможно, что среди форм, близких к *Asterocalamites*, были как предки нынешних хвощей, так и предки каламитов.

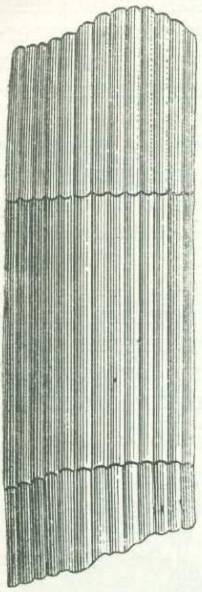


Рис. 721. *Asterocalamites*. Верхний девон — нижний карбон. Из Г. Шмидта.

Семейство *Calamariaceae*, или каламитов, — одна из важнейших групп растений карбона; представители этого семейства известны от нижнего карбона до верхней перми. Относящиеся сюда формы чаще всего описываются под родовым названием *Calamites* (главным образом карбон). Это были деревья, иногда достигавшие в высоту 30 *м*. От *Asterocalamites* и его родичей представители рода *Calamites* и близкие к нему формы отличаются тем, что у них ребра соседних междоузлий чередуются друг с другом, и такое же расположение имеют листья следующих одна за другой мутовок. Листья в большинстве случаев узкие, заостренные к своей верхушке, однонервные, т. е. содержат один нерв, или жилку (жилка — проводящий пучок, заходящий в лист); листья одной мутовки не сливаются друг с другом у своих оснований (рис. 723[1]). В других случаях листья несколько шире, причем листья одной и той же мутовки заметно варьируют по своей длине; мутовки листьев ориентированы косо по отношению к оси ветки, к которой они прикреплены; листья, повидимому, несколько сливаются своими

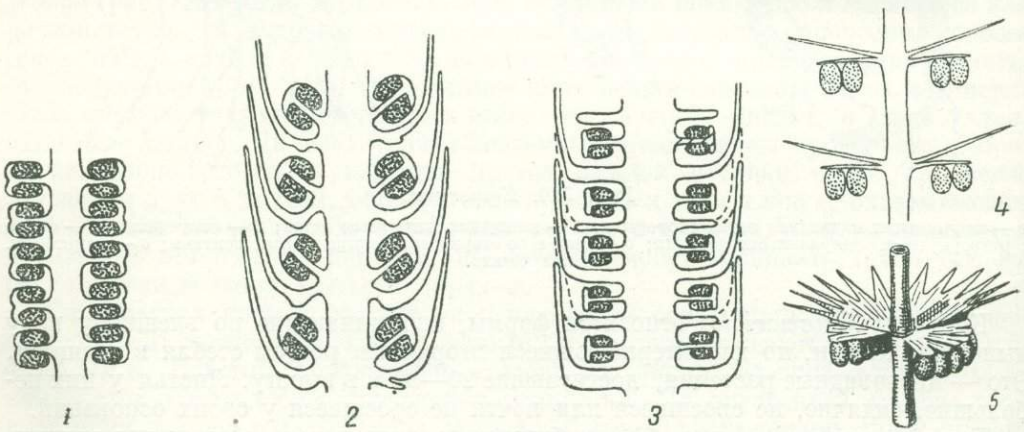
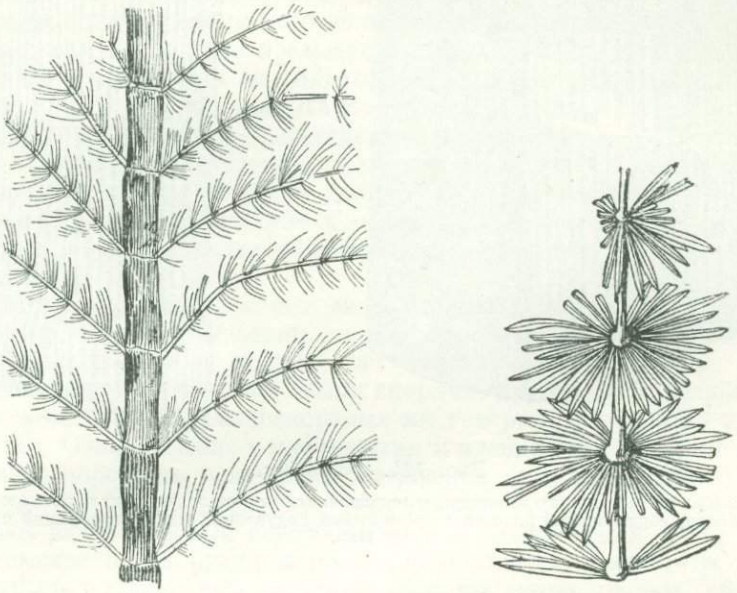



Рис. 722. Спороносные шишки ископаемых членистостебельных. Сильно схематизированные продольные срединные разрезы.

*1 — Asterocalamites scrobiculatus; 2* и *3* — шишки *Calamariaceae* (*2 — Palaeostachya gracilis; 3 — Calamostachys Binneyana*); *4* и *5 — Cingularia typica*. По Пиа.

основаниями и обычно распростерты в одной плоскости (рис. 723[2]). Листья каждого из этих двух типов описывались как самостоятельные виды растений под особыми родовыми названиями. Здесь следует сделать одно замечание, касающееся названий многих палеоботанических объектов. Наземные растения — весьма сложные организмы, состоящие из многих частей. В ископаемом состоянии

они обычно встречаются расчлененными, например в виде кусков стебля, отпечатков листьев или спороносных шишек. Сплошь да рядом приходится иметь дело с обособленными спорами. При таких условиях восстановление того или иного растения в целом обычно оказывается делом весьма трудным. Поскольку, однако, необходимо вести работу по систематизации данных об ископаемых растениях, палеонтологи часто описывают те или иные части или органы растений, обозначая эти объекты особыми родовыми и видовыми названиями. Таким образом, существуют особые родовые и видовые названия для листьев, обладающих определенными признаками, совершенно независимо от того, каковы были стебли, корни и органы размножения растений, несших эти листья. Ясно, что такие «роды» и «виды» носят искусственный и совершенно условный характер. Иногда оказывается, что листья такого искусственного «рода» принадлежат совершенно различным родам растений.



*1* *2*

Рис. 723. Листья каламитов.

*1* — листья, описанные под названием *Asterophyllites equisetiformis*, карбон; *2* — листья, описанные под названием *Annularia stellata*. Ест. вел. По Берри (*1*) и Готану (*2*).

Кусок древесины каламита изображен на рис. 724[1], а схема анатомического строения стебля дана на рис. 725. В центральной части располагалась полость, которая у молодых стеблей была занята нежной сердцевинной тканью, впоследствии разрушавшейся. В местах, соответствующих узлам, были перегородки, делившие центральную полость на отделы, соответствующие междоузлиям. Вокруг центральной полости располагалось кольцо проводящих пучков. Первичная древесина каждого пучка находилась в части, ближайшей к сердцевине. За счет разрушения некоторого количества первичной древесины в пучках возникали особые каналы. Эти каналы мы назовем р е б е р н ы м и; они находятся в тех частях проводящих пучков, которые вклиниваются в сердцевину или в полость, образовавшуюся на месте этой последней. Кнаружи от первичной древесины в каждом пучке начинала нарастать, в центробежном направлении, вторичная древесина. В результате получались клинья древесины, расширяющиеся кнаружи и разделенные с е р д ц е в и н н ы м и л у ч а м и, — полосами тонкостенной нежной ткани, которые являются продолжениями сердцевины в сторону коры. Эти сердцевинные лучи развиты в различной степени у разных форм. У одних каламитов они узки и кнаружи приобретают характер древесины, у других они широки и имеют довольно сложное строение.

Надо, однако, заметить, что от стеблей каламитов обычно сохраняются лишь внутренние ядра, представляющие собою слепки центральной полости. На таких ядрах (рис. 724[2]) имеются борозды, соответствующие клиновидным выступам

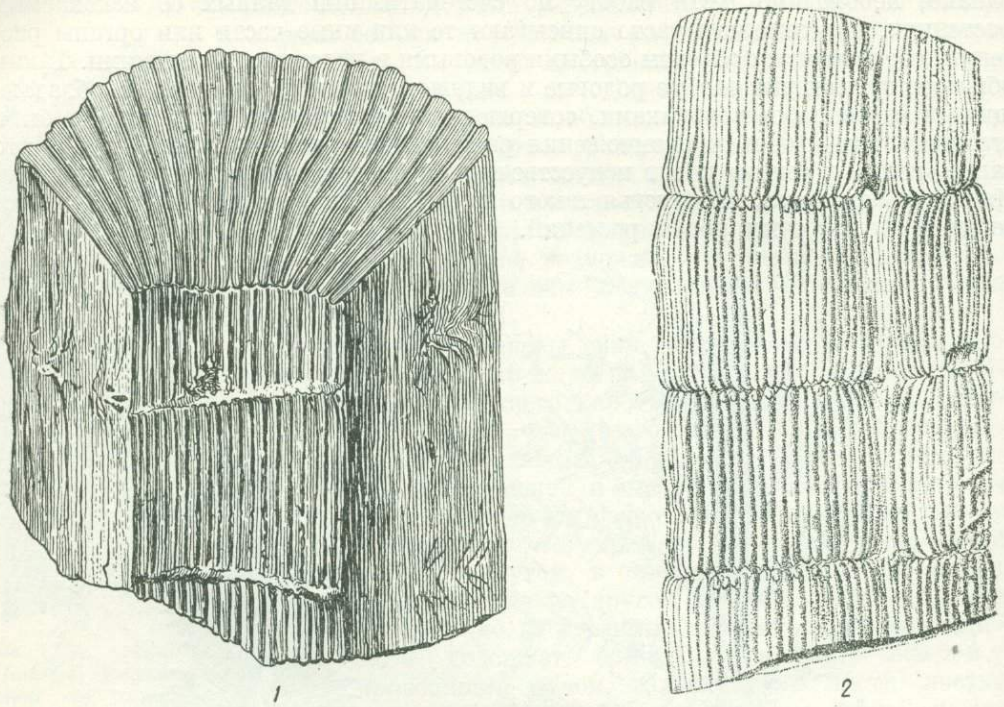



Рис. 724. *Calamites.*

*1* — окаменелый кусок древесинного цилиндра, с сердцевинной полостью; нижняя пермь (× 1⅓); *2*—внутреннее ядро (слепок) сердцевинной полости с отпечатками подузловых каналов; верхний карбон (×1⅓). Из Пиа.

древесины, и «ребра», соответствующие сердцевинным лучам. «Ребра» эти чередуются от междоузлия к междоузлию. У своего верхнего конца, под узлом, «ребро» имеет бугорок, который является слепком подузлового канала, проходившего в сердцевинном луче в радиальном направлении. В общем же по строению стебля каламиты очень близки к обыкновенным хвощам, от которых рассматриваемые здесь палеозойские растения отличались наличием вторичной древесины. Впрочем, по мнению некоторых исследователей, среди близких родичей каламитов были формы травянистые, лишенные вторичной древесины.

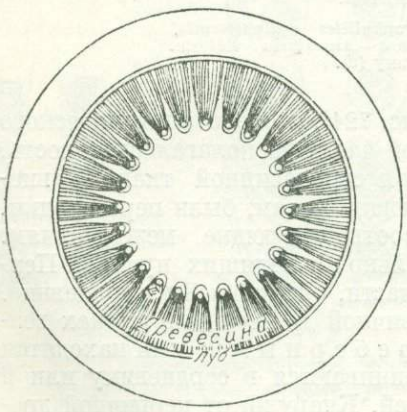



Рис. 725. Схематический поперечный разрез ствола каламита. Кнаружи от кольца луба—кора; центральная незаштрихованная часть — сердцевина. Из Криштофовича.

Книзу стебель переходит в подземное ползучее корневище, несущее многочисленные корни.

Споровые шишки каламитов описываются учеными как самостоятельные формы под особыми родовыми и видовыми названиями. Так как спороносные шишки редко встречаются в соединении с другими важнейшими частями каламита, до сих пор обычно трудно бывает решить, к какому именно «роду» и «виду», установленному по признакам стебля или листьев, принадлежит тот или иной «вид» споровых шишек.

Здесь мы ограничимся лишь самой общей характеристикой органов бесполого размножения каламитов. В шишке имеются спорангиофоры со спорангиями, а также неплодущие листья, которые мы будем называть «прицветниками». В морфологии этих частей наблюдается большое разнообразие. Так, один довольно широко распространенный тип шишки (рис. 722[3]) характеризуется правильным чередованием мутовок щитковидных спорангиофоров с мутовками обычно вдвое более многочисленных «прицветников» (неплодущих листьев). Каждый спорангиофор состоит из щитка с черешком; на своей внутренней, обращенной к оси шишки стороне, щиток несет четыре продолговатых спорангия. Загнутые кверху части «прицветников» защищают эти спорангии. Некоторые из видов, имеющих такие шишки, являются разноспоровыми, а у других видов все споры одинаковы. Другой тип шишки (рис. 722[2]) отличается от только что описанного положением спорангиофоров, которые в этом случае помещаются в пазухах «прицветников», т. е. в углах между «прицветниками» и осью шишки; при этом черешки этих спорангиофоров ориентированы косо по отношению к оси шишки. Щиток спорангиофора несет, как и у шишки предыдущего типа, по четыре спорангия. «Прицветников» вдвое больше, чем спорангиофоров. Одни из таких шишек содержат одинаковые споры, а другие оказываются разноспоровыми. Приведем еще один тип спороносных шишек, встречающийся у каламитов (рис. 722[4]). Это длинные шишки, где широко расставленные мутовки сросшихся «прицветников» распростерты под прямым углом к оси шишки, а спорангиофоры расположены непосредственно под «прицветниками». Спорангиофор к своему дистальному концу делится на две лопасти, каждая из которых несет на своей нижней поверхности по два спорангия.

Рассмотренные нами типы шишек далеко не исчерпывают всего разнообразия этих органов каламитов. Мы видим, что наряду со спорангиофорами здесь видную роль играют также и неплодущие листья — «прицветники». Некоторые каламиты были растения с одинаковыми спорами, другие были разноспоровыми. О биологическом значении разноспоровых мы говорили в одной из предыдущих глав (стр. 465). Ознакомление с плауновыми и членистостебельными показывает нам, что разноспоровость возникала совершенно самостоятельно в различных группах растений. Это объясняется, несомненно, действием естественного отбора, так как разноспоровый способ бесполого размножения имеет определенные преимущества перед размножением одинаковыми спорами (стр. 492). Изучение других групп споровых растений, как мы скоро увидим, подтверждает этот вывод.

Другой отряд класса *Calamariae* составляют *Equisetales*, хвощевые, к которым принадлежит и нынешний хвощ *Equisetum*, рассмотренный нами в начале этой главы. В конце палеозоя и в мезозое этот отряд был представлен довольно большим количеством форм, принадлежащих к нескольким родам. Среди них были и разноспоровые растения. Некоторые достигали значительных размеров. К концу мезозоя постепенно вымирают все формы, за исключением рода *Equisetum*, который продолжал существовать в кайнозое и сохранился, как мы уже знаем, до настоящего времени.

Важной группой ископаемых членистостебельных является класс *Sphenophyllales*, или клинолистниковых, во многих отношениях значительно отличающийся от только что описанного класса. Формы, принадлежащие к этому классу, обычно относятся к одному роду *Sphenophyllum* (верхний девон — нижний триас), что объясняется довольно однообразным у различных форм строением всех частей, за исключением органов размножения. Зато строение спороносных шишек представляет большое разнообразие, и нет сомнения в том, что род *Sphenophyllum* в общепринятом его понимании по существу объединяет целый ряд самостоятельных родов.

Класс клинолистниковых охватывает, главным образом, некрупные формы, характеризующиеся членистым, ребристым стеблем, на узлах которого располагаются мутовки обычно клиновидных листьев, расширяющиеся в дистальном направлении. Ребра соседних междоузлий не чередуются, а являются супротивными друг другу (как у *Asterocalamites*). Поэтому и листья последовательных мутовок не чередуются, а лежат друг над другом. Обычно в каждой мутовке

шесть листьев. В некоторых случаях клиновидные листья (рис. 726) бывают цельными, в других они рассечены в большей или меньшей степени, иногда до самого основания листа. Жилки многократно дихотомически ветвятся.

Стебель клинолистников был тонкий, толщина его достигает не более чем 1 *см*. От стебля в некоторых междоузлиях отходят ветви. Внутреннее строение стебля довольно своеобразно. Он содержит лишь один проводящий пучок без сердцевины внутри; древесина этого пучка имеет в поперечном разрезе более или менее трехугольную форму, причем элементы первичной древесины закладывались первоначально в области вершин треугольника.

По строению органов бесполого размножения клинолистники представляют, как мы уже отметили, большое разнообразие. В некоторых случаях спороносные шишки имеют весьма сложное строение. Спороносные шишки клинолистников напоминают шишки каламитов. В настоящее время известен целый ряд типов спороносных шишек клинолистников. Рассмотрим один из этих типов, довольно хорошо изученный (рис. 727[1]). Шишка достигает длины в 12 *см* при диаметре поперечного сечения в 1 *см* или более. Ось шишки имеет в диаметре 2—3 *мм*; она несет многочисленные мутовки неплодущих листьев («прицветников»),

Рис. 726. Жилкование листа *Sphenophyllum Schlotheimi*. ×2. Из Криштофовича.

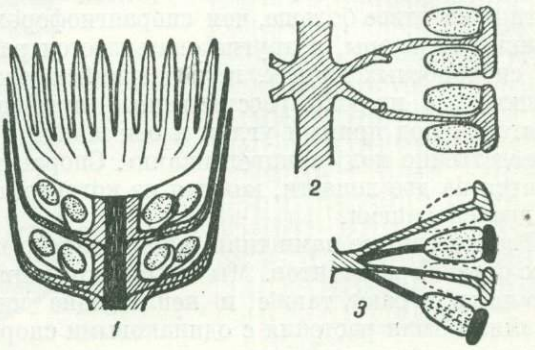



Рис. 727. Спороносные шишки клинолистников.

*1* — *Sphenophyllum Dawsoni*: внизу — срединный продольный разрез двух мутовок, наверху — мутовка неплодущих листьев («прицветников») снаружи; *2* — *Sphenophyllum fertile*, часть срединного продольного разреза шишки (видны два спорангиофора: верхний и нижний, каждый разветвляется надвое); *3* — спорангиофор в поперечном разрезе. По Берри.

которых бывает от 14 до 20 в каждой мутовке. «Прицветники» эти сливаются друг с другом своими нижними, проксимальными частями в одно сплошное чашевидное образование. Дистальные же части «прицветников» представляют собою свободные длинные полоски (не сливаются) и поворачиваются кверху. Эти свободные концы «прицветников» последовательных мутовок черепицеобразно налегают друг на друга. В той области, где «прицветники» сливаются друг с другом, близ оси шишки, каждый прицветник несет два тонких черешковидных спорангиофора — один подлиннее и другой покороче. Таким образом, спорангиофоров вдвое больше, чем «прицветников». Каждый спорангиофор несет по одному спорангию. Ось шишки содержит, как любая часть стебля клинолистника, треугольный тяж древесины, которая и здесь является сплошной, без сердцевины. В каждом спорангии находится большое количество спор. Споры заметно варьируют по своим размерам, и возможно, что это обстоятельство указывает на начальную стадию развития разноспоровости. Во многих случаях строение спороносных органов сильно отличалось от только что описанного. Так, у одной формы (рис. 727[2]) нет «прицветника», но зато, кроме верхнего спорангиофора (занимающего такое же положение, как и спорангиофоры только что рассмотренного типа), имеется еще нижний спорангиофор (занимающий такое положение, какое в предыдущем случае имеет «прицветник»). Каждый из этих спорангиофоров — и верхний, и нижний — дихотомически делится на две части, из которых каждая оканчивается щитком, несущим два спорангия.

Мы не будем рассматривать других типов спороносных шишек клинолистников. Приведенные примеры достаточно ярко показывают, насколько сильно от-

личаются отдельные формы по своим спороносным органам. Заметим, что некоторые клинолистники были, несомненно, разноспоровыми.

Многие клинолистники были, повидимому, лазящими растениями. В пользу этого говорит характер стебля, всегда довольно тонкого, а также находимые иногда на нем шипы.

Мы уже знаем, что геологическая летопись свидетельствует о существовании клинолистников от верхнего девона до нижнего триаса. Впрочем, верхнедевонские находки чрезвычайно редки, а триасовые представляются некоторым исследователям сомнительными. Пора расцвета и наибольшего разнообразия клинолистников охватывает верхний карбон и нижнюю пермь. Уже в нижней перми область их распространения стала заметно сокращаться за счет частичного вымирания, главным образом, на обширном южном континенте, известном под названием земли Гондваны.

Мы рассмотрели основные группы широко распространенных ископаемых членистостебельных растений. Нам остается коснуться вопроса о происхождении членистостебельных. С этой точки зрения большой интерес представляют некоторые древнейшие формы, найденные в девонских отложениях. Одна из таких форм, *Calamophyton* (средний девон), имела членистый стебель, характеризующийся дихотомическим ветвлением, приближаясь в этом отношении к древнейшим наземным растениям — псилофитовым и отличаясь от рассмотренных нами групп членистостебельных (рис. 728). Листья каламофитона были мелкие, двураздельные. Спорофиллы несли по два спорангия. Возможно, что эта форма, напоминающая псилофитовые, указывает на связь членистостебельных с этими последними.

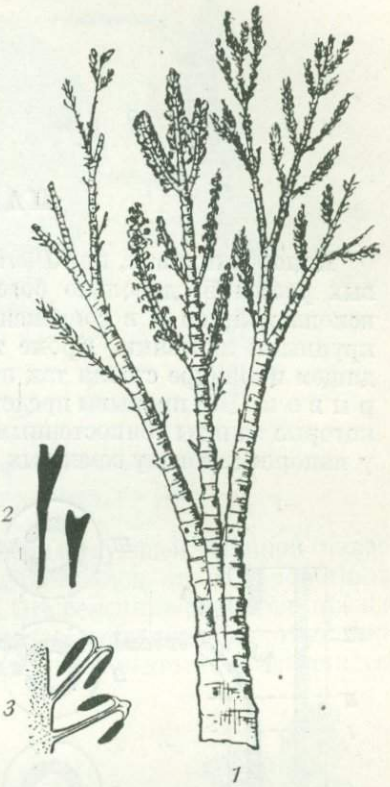



Рис. 728. *Calamophyton primaevum*.

*1* — реставрация стебля с листьями и спорангиями, слегка уменьшено; *2* — листья, увеличено; *3* — спорангии, увеличено. Из Криштофовича.

Другая древняя форма (*Pseudobornia*), из верхнего девона, имеет членистый, ветвистый стебель. Листья, располагавшиеся мутовками, были сложные, один-два раза дихотомически разделенные. Это растение уже имело спороносные шишки. Некоторые ученые считают эту древнюю форму родственной клинолистникам, с одной стороны, и древнейшим представителям *Calamariae* — с другой (у *Asterocalamites*, как мы отметили на стр. 479, известны дихотомически разделенные листья).

То обстоятельство, что некоторые примитивные древнейшие формы членистостебельных (*Pseudobornia*, *Calamophyton* и еще одна форма, довольно близкая к этой последней) имели дихотомически разделенные листья, иногда довольно сложные, побуждает некоторых исследователей предполагать, что более простые листья каламитов и хвощей представляют собой результат эволюционного процесса редукции этих органов. Однако скудость фактического материала по древнейшим членистостебельным сильно затрудняет решение вопроса о том, является ли «мелколистность» хвощей примитивным признаком, сохранившимся от древнейших предков типа, или признаком более позднего происхождения.

ГЛАВА XXV

# ПАПОРОТНИКОВЫЕ

Папоротниковые, или *Pteridophyta*, представляют собой обширный тип споровых растений, довольно богато и разнообразно представленный не только в ископаемой, но и в современной флоре. Растения этого типа характеризуются крупными листьями. Кроме того, для них характерно существование в проводящем цилиндре стебля так называемых листовых и веточных прорывов. Эти прорывы представляют собою как бы окна в проводящем цилиндре которые заняты тонкостенными клетками. Такие прорывы (рис. 729) образуются у папоротников и у семенных растений над местом выхода в лист листового следа, т. е. проводящего пучка (см. стр. 467). Наличие листовых прорывов связано с мощным развитием листьев у папоротниковых растений. Совершенно так же над местом выхода в ветку веточного следа, т. е. проводящих элементов, направляющихся от стебля в ветку, образуется веточный прорыв.

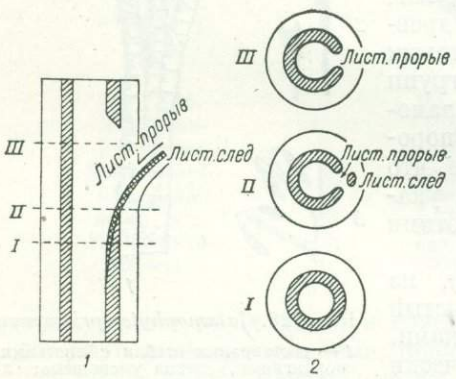



Рис. 729. Схема листовых прорывов в проводящем цилиндре.

*1* — продольный срединный разрез оси в области листового следа и листового прорыва; *2* — три поперечных разреза той же оси на уровнях *I*, *II* и *III*. Проводящая ткань показана косой штриховкой. Частично по Имсу и Мак-Даниэльсу.

Спорангии лежат обычно на нижней стороне листьев. У большинства папоротников спорангии бывают собраны в группы, называемые кучками (сорусами).

Как и у ранее рассмотренных плауновых и членистотебельных, бесполое поколение представлено крупным спорофитом, в то время как гаметофит всегда мал и просто устроен.

Папоротниковые живут в самых разнообразных местообитаниях, но большинство селится в сырых и затененных местах. Крупнейшие представители этой группы живут в тропическом поясе, где древовидные папоротники имеют вертикально растущие стебли высотой до 12 *м* и более. В областях с умеренным климатом папоротники в большинстве случаев имеют подземные стебли, а над почвой возвышаются лишь крупные листья (вайи), высота которых может значительно превышать человеческий рост.

Смена поколений происходит в основном так же, как и у других споровых сосудистых растений. Почти все нынешние папоротники производят споры лишь одного типа. Лишь у так называемых водяных папоротников отмечается несомненная разноспоровость: в микроспорангиях развиваются микроспоры, а в мегаспорангиях — мегаспоры, причем в каждом мегаспорангии достигает зрелости лишь одна мегаспора, заполняющая его целиком.

Гаметофит, или заросток (рис .730), имеет часто вид небольшой зеленой чешуйки; у одних папоротников он несет как архегонии, так и антеридии, а у других женские и мужские половые органы развиваются на различных гаметофитах.

Однако, если даже органы обоих полов находятся на одном и том же заростке, все же обычно сперматозоиды и яйца созревают несколько разновременно, вследствие чего в большинстве случаев происходит слияние половых продуктов разных заростков. Это оказывается осуществимым вследствие того, что папоротники живут во влажных местах: для оплодотворения нужна вода, в которой плавают сперматозоиды. Архегонии выделяют яблочную кислоту, которая привлекает сперматозоиды.

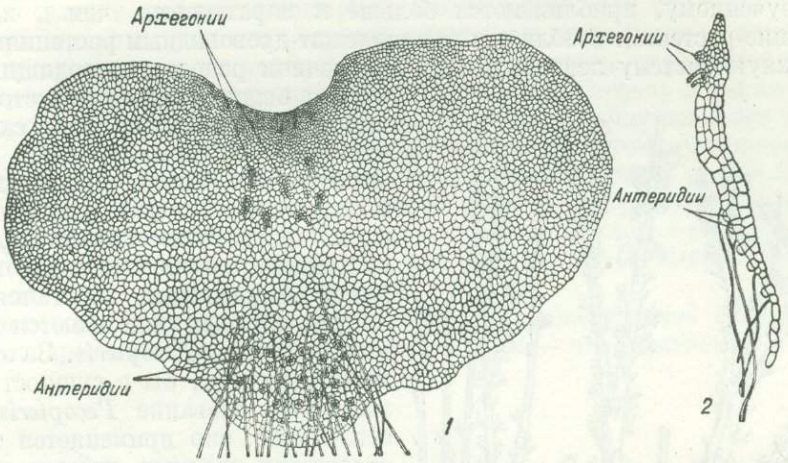



Рис. 730. Взрослый заросток (гаметофит) папоротника.
*1* — вид снизу; *2* — вертикальный продольный разрез. Из Смита.

Было время, когда папоротники считались господствующей группой палеозойских наземных растений. Однако впоследствии оказалось, что за папоротники сплошь да рядом принимались семенные растения. Эти семенные растения, прежде причислявшиеся к папоротникам, обычно называются «семенными папоротниками». Правильнее было бы называть их папоротникообразными семенными. Большинство каменноугольных и пермских «папоротников» оказалось семенными растениями. Выяснилось, что классификация палеозойских «папоротников», введенная еще в двадцатых годах прошлого века, весьма искусственна и поэтому совершенно неудовлетворительна. Надо заметить, что палеоботаники и теперь пользуются этой классификацией, роды которой могут охватывать и виды настоящих папоротников, и виды папоротникообразных семенных. Таким образом, эта отрасль палеоботаники оказывается в исключительно запутанном состоянии. Это, конечно, значительно затрудняет обзор ископаемых папоротников и изучение их эволюционной истории.

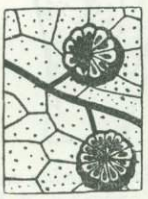


Рис. 731. Синангии одного из мараттиевых папоротников. Из Скотта.

Рис. 732. Листочки типа «*Pecopteris*». Средний карбон. × 1/2. По Залесскому и Чирковой.

Нам следует изучить одну из важнейших групп ископаемых папоротниковых, после чего мы можем рассмотреть вопрос о происхождении всего типа.

Здесь мы познакомимся с так называемыми мараттиевыми, *Marattiales*, которые в настоящее время представлены исключительно тропическими формами. Некоторые из нынешних мараттиевых — древовидные формы. При основании листьев имеются своеобразные крупные прилистники — особые листовидные придатки. Спорангии в большинстве случаев срастаются друг с другом. Такие группы сросшихся спорангиев называются синангиями. Синангии могут быть продолговатыми или круглыми. У одного из нынешних родов они расположены на нижней стороне листа и имеют вид изящных розеток со впадин-

кой посредине (рис. 731). К этим образованиям очень близки по общему виду и по своему строению синангии некоторых палеозойских папоротников, листья которых описывались под родовым названием *Neuropteris*. Однако другие формы, фигурирующие под этим названием, имеют синангии иных типов, хотя все-таки сходные с соответствующими органами тех или иных из нынешних мараттиевых. К этому следует прибавить, что ископаемые листья, относимые к роду «*Neuropteris*», были находимы на стеблях, которые по анатомическому строению, довольно полно изученному, приближаются больше к мараттиевым, чем к какой-либо иной группе растений. Стебли эти принадлежат древовидным растениям и содержат сложную систему лентовидных в поперечном разрезе проводящих пучков. Стебли были окружены толстой оболочкой из сросшихся корней, сходных по строению с корнями ныне живущих мараттиевых. Таким образом, мы вправе полагать, что в каменноугольном и пермском периоде существовали мараттиевые, настоящие папоротники. Из них наилучше изученными являются формы, листья которых описываются под родовым названием *Pecopteris*. За этими формами мы могли, бы в сущности говоря, закрепить название *Pecopteris*, хотя, к сожалению, оно применяется также и в отношении сходных листьев некоторых семенных растений, и поэтому словом «*Pecopteris*» мы будем обозначать не тот или иной род растений, а определенный тип листвы папоротников и папоротникообразных семенных. Это большие перистые листья: центральная ось, или стержень листа, несет перья, или боковые ответвления. От оси пера отходят в том же порядке либо перья второго порядка, либо небольшие листочки, иногда называемые сегментами, или п е р ы ш к а м и (рис. 732). Перышки прикреплены к стержню пера всем своим основанием. Боковые края перышка — параллельные или слегка сходящиеся к его вершине, которая более или менее закругляется. Иногда перышки срастаются между собой и постепенно уменьшаются к верхушке перьев. В каждом перышке есть средняя жилка, которая доходит до его верхушки и от которой отходят перистые боковые жилки, обычно дихотомически ветвящиеся один или два раза. При основании разветвлений сложного листа сидят особые прилистники, которые можно сравнить с упомянутыми нами прилистниками нынешних мараттиевых.

Рис. 733. Реставрация *Cladoxylodon scoparium*. Уменьшено. По Крайзелю и Вейланду.

Кроме только что рассмотренной группы, известно большое количество ископаемых папоротников различных других групп. Многие из них имеют довольно большое стратиграфическое значение.

Ознакомление с основными чертами строения папоротниковых показывает, что эти растения во многих отношениях отличаются от групп, рассмотренных нами в предыдущих главах.

От каких растений произошли папоротники? Найти ответ на этот вопрос нелегко. Предков этих растений естественно искать среди древнейших и примитивнейших из всех наземных растений, о которых повествует нам геологическая летопись. Такими являются, как мы знаем, псилофитовые. Но псилофитовые

сильно отличаются от папоротниковых, и было бы крайне трудно подойти к изучению филогенетической связи между теми и другими, если бы палеонтологам не была известна одна группа древних ископаемых растений, которая в известной степени связывает оба упомянутых типа. Эта группа — так называемые п р а-п а п о р о т н и к и, которые известны от среднего девона до нижней перми. Они имеют не большие сложные листья с перистыми пластинками, характерные для папоротников, а мелкие листья, делящиеся дихотомически. Наблюдается дихотомическое ветвление стебля, характерное, как известно, для псилофитовых. Спорангии терминальные, чем эти растения опять-таки отличаются от папоротниковых и приближаются к псилофитовым. Однако строение спорангиев сближает эту группу с некоторыми настоящими папоротниками. Стебель в некоторых случаях построен по типу протостелы, подобно стеблю примитивнейших наземных растений. Однако в других случаях он уже содержит много проводящих пучков, как у типичных папоротниковых. Такое строение имеет стебель у рода *Cladoxylon* (средний девон — нижний карбон). У этого последнего (рис. 733) веточки, которые несут листья, несколько напоминают сложные листья папоротниковых, но значительно отличаются от них тем, что листоносные веточки *Cladoxylon* не образуют широких перистых пластинок.

Все это говорит в пользу предположения о филогенетической связи папоротниковых с древнейшими наземными растениями — псилофитовыми.

ГЛАВА XXVI

# ГОЛОСЕМЕННЫЕ

В предыдущих главах мы рассмотрели основные группы ископаемых споровых растений. Теперь нам следует приступить к изучению палеонтологически важнейших групп семенных растений, т. е. растений, размножающихся посредством с е м я н. Этот последний способ размножения является, как мы скоро увидим, более совершенным, чем уже знакомый нам способ размножения посредством спор, который является более древним и более примитивным, исходным для всех растений суши. У семенных растений гаметофит совершенно утратил значение самостоятельного организма, имеет ничтожные размеры и составляет просто часть спорофита, своеобразный отдел спорового поколения, гомологичный гаметофиту других растений и отличающийся от всех прочих отделов спорофита вдвое меньшим числом хромосом (n вместо 2n). Обычно говорят, что гаметофит у семенных является крошечным растеньицем, паразитирующим на спорофите. Однако это утверждение явно неправильно, так как связь гаметофита со спорофитом не соответствует понятию паразитизма даже в самом широком смысле этого слова.

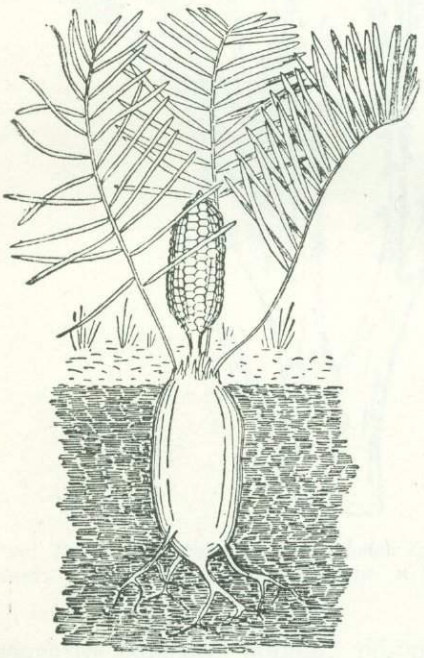


Рис. 734. Зрелый спорофит *Zamia*, с женской шишкой. Из Смита.

Существует два типа семенных растений: *Gymnospermae*, или голосеменные, и *Angiospermae*, или покрытосеменные. Мы рассмотрим сначала первый из этих типов, как более примитивный, более близкий к споровым предкам всех семенных. В этой главе нам придется коснуться также весьма сложного вопроса о происхождении семенных растений от споровых.

Прежде всего, однако, нам надо познакомиться, в основных чертах, с примитивными представителями современных семенных растений, наиболее приближающимися по морфологии и способу размножения к споровым. В качестве примера таких примитивных семенных возьмем род *Zamia*, принадлежащий к отряду так называемых саговиков, *Cycadales*, в настоящее время живущих лишь в тропических и субтропических областях. Род *Zamia* распространен в южной части Северной Америки и в Южной Америке. Спорофит достигает в высоту немногим более 1 *м*. Короткий, толстый и прямостоящий стебель нередко почти весь углублен в почву. Рис. 734 дает представление об общем виде этого растения. Большие перистые листья напоминают листья многих папоротников. Особые короткие ветви, отходящие от верхушечной части стебля, несут спорофиллы, которые вместе с осью, на которой они расположены, образуют шишку. Виды рассматри-

ваемого рода д в у д о м н ы; это значит, что одни растения несут женские шишки с мегаспорофиллами, а другие — мужские шишки с микроспорофиллами. Мегаспорофиллы несут мегаспорангии, которые содержат мегаспоры, а микроспорофиллы — микроспорангии, которые содержат микроспоры.

Микроспорофиллы мужской шишки имеют плоскую форму. Каждый из них несет на своей нижней поверхности до 40 микроспорангиев, содержащих микроспоры (рис. 735). Женские шишки крупнее мужских, а мегаспорофиллы крупнее микроспорофиллов. Каждый мегаспорофилл имеет расширенный дистальный отдел, который на своей внутренней стороне, обращенной к оси шишки, несет два мегаспорангия. Каждый из этих мегаспорангиев (рис. 736) окутывается особым покровом — о б е р т к о й, которая вырастает на основания мегаспорангия кверху, оставляя лишь узкое трубковидное отверстие, ведущее к наружному концу мегаспорангия и называемое п ы л ь ц е в х о д о м. Мегаспорангий вместе со своей оберткой составляет так называемую с е м я п о ч к у; самый же мегаспорангий, представляющий здесь, как и у всех других семенных, часть семяпочки, может быть назван ц е н т р а л ь н ы м т е л о м. У верхушки центрального тела, у нижнего конца пыльцевхода, появляется небольшая полость, называемая п ы л ь ц е в о й к а м е р о й, так как она служит для принятия п ы л ь ц е в ы х з е р е н, которые, как мы скоро увидим, развиваются из микроспор.

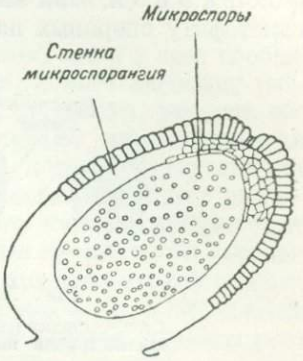


Рис. 735. Разрез зрелого микроспорангия *Zamia*. Из Смита.

В центральном теле (мегаспорангии) образуются четыре мегаспоры, но из них обычно три разрушаются, а сохраняется лишь одна, наиболее отдаленная от пыльцевхода (на рис. 736[1] — самая крупная мегаспора). Эта мегаспора, не выходя из мегаспорангия, развивается в многоклеточный мегагаметофит (рис. 736[2]), который растет и созревает, находясь внутри оболочки мегаспоры. Семяпочка

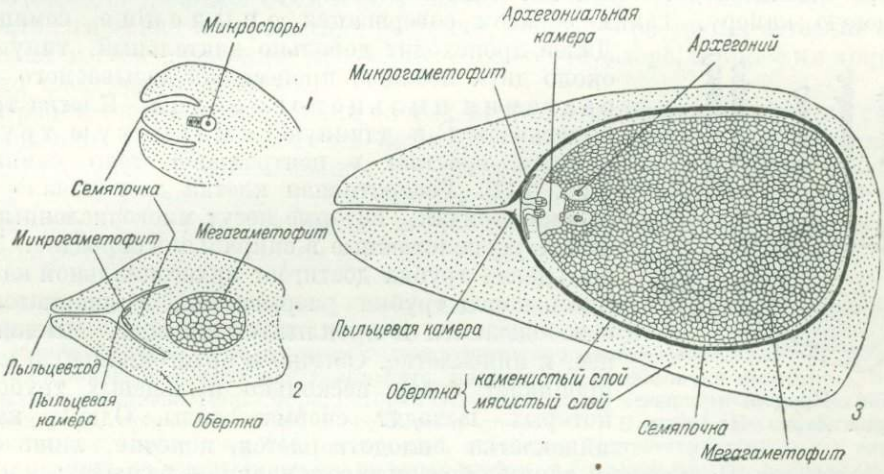


Рис. 736. Развитие мегаспорангия и мегагаметофита у *Zamia*.

*1* — образование мегаспор; *2* — прорастание одной мегаспоры и образование мегагаметофита; *3* — дальнейшее развитие мегагаметофита. Из Смита.

растет, но гаметофит развивается за счет прилегающих к нему клеток центрального тела. На стадии, которая иллюстрируется рис. 736[3], от центрального тела сохранилась лишь периферическая его полоса, примыкающая к обертке. Далее, на конце мегагаметофита, обращенном к пыльцевходу, образуется маленькая впадинка, называемая а р х е г о н и а л ь н о й к а м е р о й. У этого конца мегагаметофита формируются два или несколько архегониев, открывающихся в архегониальную камеру. Каждый архегоний состоит из маленькой шейки, об-

разованной двумя клетками и выдающейся в архегониальную полость, и крупной яйцеклетки (мегагаметы). Оплодотворение каждой яйцеклетки происходит здесь же, путем слияния с нею сперматозоида, который проходит к яйцу через шейку архегония.

Чтобы представить себе, как проникает сюда сперматозоид, нам надо познакомиться с развитием микрогаметофита. Еще в микроспорангии микроспора (рис. 737) делится на две клетки, из которых меньшая может быть названа з а р о с т к о в о й, так как ее считают гомологичной всему заростку, или микрогаметофиту споровых наземных растений, за исключением его половых клеток.

Рис. 737. Микрогаметофит и сперматозоид *Zamia*.

*1* и *2* — стадии развития микрогаметофита, проходимые в микроспорангии; *3* — клетка трубки вытягивается в пыльцевую трубку; *4* — зрелый сперматозоид. Из Смита.

Более крупная клетка вскоре делится на маленькую г е н е р а т и в н у ю к л е т к у и большую к л е т к у т р у б к и (рис. 737[2]). На этом развитие микрогаметофита на время приостанавливается, а полученное в результате этих двух делений образование есть п ы л ь ц е в о е з е р н о. После сформирования этих пыльцевых зерен (в данном случае — трехклеточных) микроспорангий разрывается, и п ы л ь ц а, т. е. вся совокупность пыльцевых зерен, высыпается наружу. Эти зерна могут быть доставлены ветром к женской шишке. Далее, те пыльцевые зерна, которые упадут близ пыльцевходов семяпочек (мегаспорангиев), захватываются капелькой вязкой жидкости, которая выделяется у наружного конца каждого пыльцевхода. Затем эта жидкость втягивается сквозь пыльцевход в пыльцевую камеру. Таким образом совершается о п ы л е н и е семяпочки.

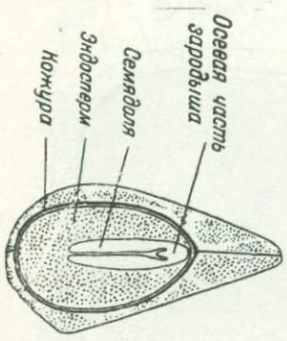



Рис. 738. Продольный разрез зерна *Zamia*. Из Смита.

Далее происходит довольно длительный, тянущийся около двух месяцев, процесс так называемого п р о р а с т а н и я п ы л ь ц е в о г о з е р н а. Клетка трубки вытягивается в длинную п ы л ь ц е в у ю т р у б к у, которая врастает в центральное тело семяпочки (рис. 737[3]). Генеративная клетка дает начало двум сперматозоидам, которые несут многочисленные ресничек, расположенные в спиральной бороздке. Затем пыльцевая трубка достигает архегониальной камеры. Здесь конец трубки разрывается, а сперматозоиды освобождаются и проплывают по воде, вытекшей из нее, к яйцеклетке. Обычно в архегониальную камеру проникает сразу несколько пыльцевых трубок, из которых выходят сперматозоиды. Однако каждая яйцеклетка оплодотворяется, конечно, лишь одним сперматозоидом. Полученная таким образом зигота начинает развиваться и образует многоклеточный зародыш нового спорофита. Этот зародыш состоит из двух больших первичных листьев, называемых с е м я д о л я м и, и осевого отдела (из которого в будущем разовьются, с одной стороны, корень, а с другой — стебель и листья). На этом развитие зародыша на некоторое время приостанавливается. В этот момент зародыш входит в состав особого образования, которое называется семенем. С е м я (рис. 738) состоит из зародыша, мегагаметофита, заполненного запасами питательных веществ и называемого в данной стадии э н д о с п е р м о м, остатка центрального тела, теперь тонким слоем облекающего эндосперм, и к о ж у р ы, которая развилась из обертки семяпочки и которая делится на твердый, каменистый внутренний слой и мясистый наружный слой. Сохранившаяся часть

центрального тела представляет собой остаток семяпочки, т. е. мегаспорангия, который, как и обертка, его облекающая, является частью спорофита старого поколения. Эндосперм принадлежит, по своему происхождению, мегагаметофиту, а зародыш — спорофиту нового, нарождающегося поколения. Все эти части образуют единое целое, семя, которое выпадает из шишки и, попав на почву, при некоторых благоприятных условиях, прорастает. Молодой спорофит некоторое время питается теми запасами, которые были накоплены в эндосперме, но затем из осевого отдела зародыша развиваются хлорофиллоносные листья, которые начинают вырабатывать органическое вещество.

Таким образом, у рассматриваемого нами саговика *Zamia*, как и у всех вообще семенных растений, мегаспора остается в мегаспорангии, а мегагаметофит развивается и созревает на месте, где возникла и проросла мегаспора, утратив все признаки самостоятельного растения. Микроспоры покидают микроспорангий лишь после того, как они разовьются в пыльцевые зерна, которые представляют собой начальную стадию развития микрогаметофита. Дальнейшее развитие микрогаметофита происходит уже после опыления, после того как микрогаметофит войдет в соприкосновение с мегагаметофитом. В результате прорастания пыльцевого зерна сперматозоиды выходят из микрогаметофита в архегониальной камере, близ яйцеклеток. Получающаяся после слияния ядер сперматозоида и яйцеклетки зигота тут же начинает развиваться в зародыш нового спорофита. Однако рост зародыша более или менее скоро приостанавливается. Все образование, возникшее из семяпочки, состоящее из кожуры, эндосперма, остатка центрального тела и зародыша, представляет собой семя.

Нетрудно видеть, что выработка размножения семенами отмечает важный этап в эволюции наземных растений. Семя покрыто более или менее прочной кожурой, защищающей внутренние части семени; оно содержит значительное количество питательных веществ, обеспечивая пищей молодое растеньице в начальной стадии его самостоятельного существования. В условиях, не благоприятных для прорастания, семя довольно долго может сохраняться жизнеспособным. Таким образом, развитие семян значительно улучшает условия существования растения в юной стадии его жизни и дает семенным растениям важное преимущество перед споровыми. Этим и объясняется тот факт, что, как показывает нам палеонтологическая история мира растений, семенные растения, оттеснив споровые, заняли господствующее положение в наземной флоре, которое им принадлежит до настоящего времени.

Затронем теперь в нескольких словах вопрос о происхождении этого способа размножения. Нетрудно заметить некоторое сходство между размножением семенных растений и размножением тех споровых растений, которые характеризуются разноспоровостью. Возникновение разноспоровости есть важный шаг к размножению семенами. Это можно видеть на примере современного плаунового растения *Selaginella*, о котором мы уже говорили в гл. XXIII (стр. 465).

Познакомимся несколько ближе с процессом размножения *Selaginella*. Мегаспора начинает развиваться в мегагаметофит, находясь еще в мегаспорангии. При этом оболочка мегаспоры лопается в одном месте, и здесь мегагаметофит немного высовывается наружу (рис. 739[2]). В этой обнажившейся части мегагаметофита, выдвинутой из оболочки мегаспоры, имеется несколько архегониев. Микроспора, которая очень похожа на мегаспору, но сильно уступает ей по величине, прорастает, будучи еще в микроспорангии. В результате первого деления образуются две клетки (рис. 740): маленькая, считаемая соответствующей всему заростку других растений, за исключением его половых клеток, и большая клетка, деление которой приводит к образованию многочисленных спирально свернутых сперматозоидов, несущих по две реснички. Когда микроспорангий разрывается, развивающиеся микрогаметофиты, заключенные в оболочку микроспоры, выбрасываются наружу. Некоторые из них попадают на частично открытые мегаспорангии, где они довершают свое развитие. Оболочка микроспоры, окружающая микроспорангий, лопается, и созревшие сперматозоиды выходят из нее.

Заслуживает внимания возможность созревания и микрогаметофитов и мегагаметофита в пределах одного и того же мегаспорангия. Сперматозоидам остается проплыть в пленке воды, покрывающей гаметофиты, лишь сравнительно небольшое расстояние до яйца, заключенного в архегонии. Через некоторое время после слияния гамет мегагаметофит с зиготой, или с развившимся из последней зародышем, выпадает из мегаспорангия. На рис. 741 изображен мегагаметофит, который остается в значительной степени окруженным оболочкой мегаспоры, вместе с зародышем, развившимся из зиготы. Зародыш углублен в мегагаметофит своей ножкой, через которую зародыш получает от мегагаметофита питательные вещества.

Итак, микрогаметофит созревает внутри оболочки микроспоры. Мегагаметофит по созревании также не покидает оболочки мегаспоры, лишь высовываясь из нее. Замечательно при этом, что сидящий в оболочке мегаспоры мегагаметофит может оставаться в мегаспорангии во время слияния гамет и даже после того, как зигота начнет развиваться в зародыш. Таким образом, мы видим здесь заметное приближение к развитию семян. В только что описанном образовании, как и в семени семенных растений, мы видим мегагаметофит, находящийся в оболочке мегаспоры и соответствующий эндосперму семенных, и зародыш, развившийся из зиготы. Однако у селагинеллы мегагаметофит с зиготой (или с зародышем) выпадает из мегаспорангия, в то время как у семенных мегаспора остается в мегаспорангии.

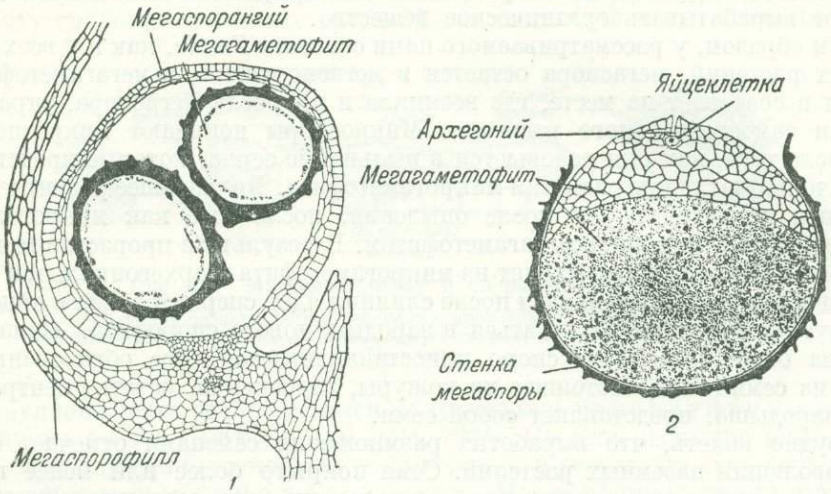



Рис. 739. Развитие мегагаметофита *Selaginella*.

*1* — разрез мегаспорангия; *2* — мегагаметофит к моменту слияния гамет. Из Смита.

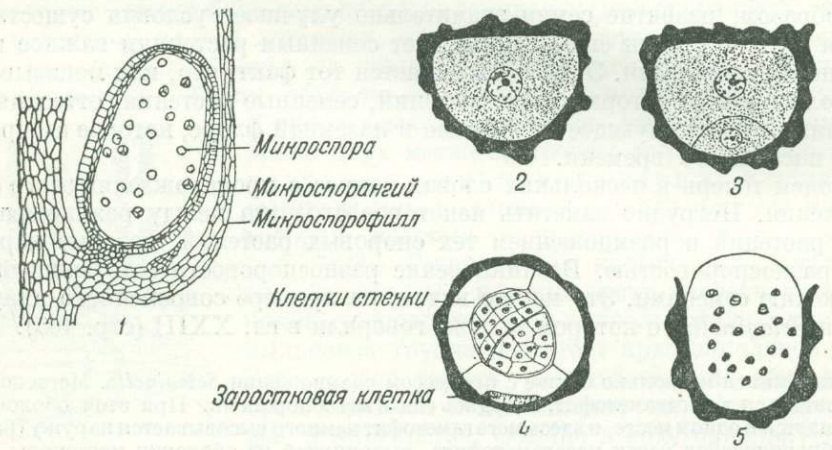



Рис. 740. Развитие микрогаметофита *Selaginella*.

*1* — разрез микроспорангия; *2* — микроспора; *3* — микрогаметофит после образования зарастковой клетки; *4* — почти зрелый микрогаметофит; *5* — зрелый микрогаметофит со сперматозоидами. Из Смита.

Диференцировка двух типов спор представляет определенную выгоду. Мужские споры весьма малы; развивающийся из них микрогаметофит имеет чрезвычайно простое строение, как мы это видели на примере селагинеллы (рис. 740). Этим достигается значительная экономия материала. Мегагаметофит, наоборот, представляет собою многоклеточное образование. Однако переход к разноспоровому типу размножения имеет и невыгодную сторону—он сопряжен с некоторыми трудностями и является полезным лишь при осуществлении некоторых определенных условий. Размеры микроспор часто бывают совершенно ничтожными в сравнении с размерами мегаспор. Для оплодотворения необходимо, чтобы микроспора — или развившийся из нее крошечный, сильно упрощенный микрогаметофит — вошла в соприкосновение с мегаспорой или развившимся из нее мегагаметофитом. Такое соприкосновение крошечных микроспор с гораздо более крупными и соответственно сравнительно малочисленными мегаспорами может совершаться лишь очень редко, если те и другие споры разносятся

ветром. Когда споры, производимые спорофитами, были одинаковы, вероятность подобной встречи была неизмеримо значительнее. В связи с этим у разноспоровых мегаспоры стали оставаться в мегаспорангии, но развились различные приспособления для уловления микроспор и удержания их до выхода сперматозоидов. Таким образом, развитие разноспоровости является стадией эволюционного процесса, который может вести к образованию семян.

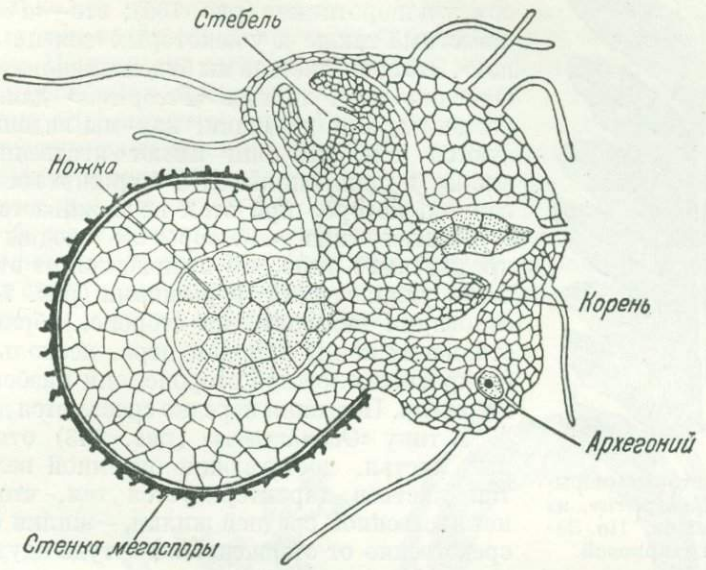



Рис. 741. Мегагаметофит *Selaginella* с молодым спорофитом. Из Смита.

Мы уже отмечали (стр. 472), что среди древних плауновых были уже растения, размножавшиеся семенами. Но такие растения представляли в этой группе все же редкое исключение.

## Класс Pteridospermophyta (папоротникообразные семенные)

Перейдем теперь к рассмотрению древнейшего и примитивнейшего из классов семенных растений, класса *Pteridospermophyta* — папоротникообразных семенных, или, как их чаще называют, «семенных папоротников». Эта группа уже упоминалась нами при рассмотрении папоротниковых (стр. 485). Там же мы отметили, что зачастую оказывается трудным отличить ископаемые папоротникообразные семенные от настоящих папоротников, если не сохранились органы размножения. И действительно, *Pteridospermophyta* имеют нередко папоротниковидный облик. Большие листья имеют такой же общий вид, как и листья многих папоротников. Значительное сходство обнаруживают также и стебли растений этих двух групп. Сходство это настолько велико, что его нельзя признать случайным. Возможно, что это указывает на существование филогенетической связи между обеими группами.

*Pteridospermophyta* можно охарактеризовать как группу растений, которым свойственно вторичное утолщение стеблей и корней и которые имеют облик и, в некоторой мере, анатомическое строение папоротников, но отличаются от этих последних наличием семян, обычно находящихся на слегка видоизмененных папоротникообразных листьях, а не в шишках, как у многих других семенных растений. Существовали они, главным образом, в верхнем палеозое, но некоторые формы продолжали жить в триасе и, может быть, даже в юре, но во всяком случае в нижнемезозойской флоре «семенные папоротники» играли уже совершенно незначительную роль.

Здесь мы рассмотрим прежде всего некоторые из наиболее обычных морфологических типов листьев. Надо сказать, что все эти типы наблюдаются, повидимому, как среди папоротникообразных семенных, так и среди папоротников карбона и перми. Несмотря на это, до сих пор принято давать таким типам листьев родовые названия; этот обычай идет с тех времен, когда каждый из этих типов

считался характерным для определенного рода. Для обозначения типов листьев мы можем воспользоваться такими «родовыми» названиями, но будем брать эти названия в кавычки, чтобы подчеркнуть невозможность принимать их за таксономические единицы.

Рис. 742. Листочки (перышки) типа «*Alethopteris*», из среднего карбона. По Залесскому и Чирковой.

Один из таких типов наблюдается, главным образом, у папоротников (рис. 732); это—«*Pecopteris*», тип, известный также и у некоторых «семенных папоротников». Этот тип листьев мы будем именовать «*Pecopteris*». Описание типа листьев «*Pecopteris*» дано на стр. 486. Сегменты, или перышки, как мы видели, характеризуются тем, что они имеют явственную среднюю жилку и прикрепляются к стержню всем своим основанием, которое при этом не суживается.

Листья типа «*Alethopteris*» сходны с листьями предыдущего типа, но отличаются от этих последних более удлиненными перышками (рис. 742). У своего основания перышки, на стороне, обращенной к дистальному концу стержня пера, несколько сужены, а на противоположной стороне они низбегают на этот стержень. Перышки нередко срастаются друг с другом.

К типу «*Odontopteris*» (рис. 743) относятся сложные листья, достигающие огромной величины. Этот тип листьев характеризуется тем, что в листочках нет явственной средней жилки,—жилки отходят непосредственно от стерженька и оттуда идут параллельно или несколько веерообразно, дихотомически разделяясь на вторичные жилки, отделенные одна от другой очень острыми углами. Кроме того, на стержне часто сидят большие перышки иной формы.

К типу «*Neuropteris*» (рис. 744) относятся крупные сложные листья с более или менее языковидными перышками, которые прикрепляются к стерженьку в одной точке или небольшой частью своего основания. Перышки в основании сердцевидные; боковые их края — параллельные или несколько сходящиеся, верхушка округлая или заостренная. Средняя жилка ясно выступает в своей

Рис. 743. Листочки (перышки) типа «*Odontopteris*». Из Вуля и Пивето.

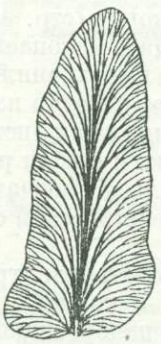


Рис. 744. Листочек (перышко) типа «*Neuropterius*». Из Буля и Пивето.

Рис. 745. Листочек (перышко) типа «*Linopteris obliqua*, из верхнего карбона. По Залесскому и Чирковой.

Рис. 746. Листочки (перышки) типа «*Sphenopteris striata*», из среднего карбона. По Залесскому и Чирковой.

проксимальной части, далее она часто становится слабее выраженной, а к верхушке перышка разделяется на многочисленные жилки, несколько раз дихотомически ветвящиеся. Вторичные жилки отходят от средней под острым углом, а затем, приближаясь к краям перышка, значительно отклоняются от оси этого последнего.

Листья типа «*Linopteris*» (рис. 745) близки к предыдущему типу. Перышки примыкают к стерженьку в одной точке или небольшой частью своего основания. Средняя жилка не доходит до верхушки листа. Вторичные жилки связываются друг с другом перемычками, образуя, таким образом, сетку из удлиненных многоугольных петель, из которых более крупные находятся близ средней жилки.

Листья только что рассмотренных типов «*Alethopteris*», «*Odontopteris*», «*Neuropteris*» и «*Linopteris*» свойственны преимущественно, если не исключительно, птеридоспермофитам. Поэтому мы описываем эти типы в этой главе, а не в предыдущей, которая была посвящена папоротникам.

Листья типа «*Sphenopteris*» (рис. 746) характеризуются перышками, клиновидно суживающимися к своему основанию, обычно маленькими, разделенными на дольки. Обычно от средней жилки перисто отходят в обе стороны жилки второго порядка (такое жилкование называется перистым). Иногда, однако, жилки более или менее веерообразно расходятся от основания перышка, а средняя жилка выражена слабо. Этот тип листьев широко распространен, по-видимому, как среди папоротникообразных семенных, так и среди папоротниковых верхнего палеозоя и части мезозоя.

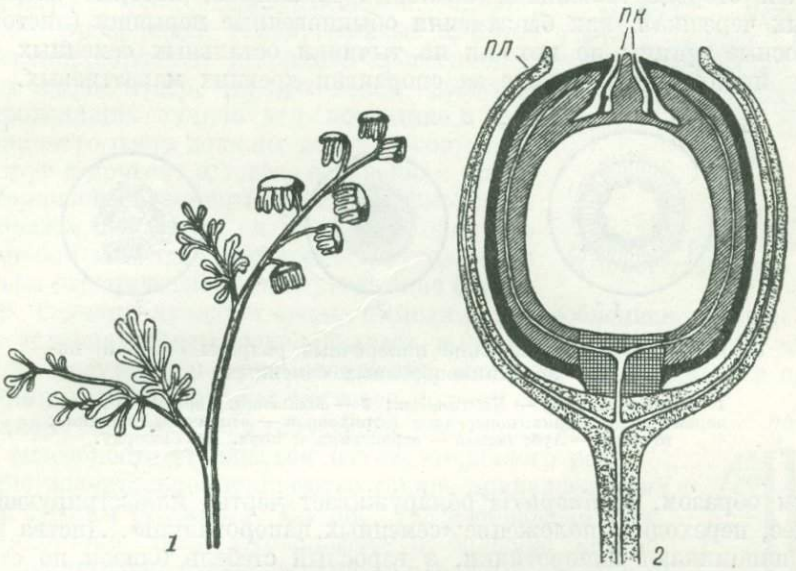



Рис. 747. *Lyginopteris oldhamia*.

*1* — мужской спорофилл, с микроспорангиями в верхней части; *2* — срединный продольный разрез семени той же формы, известного под названием «*Lagenostoma Lomaxi*», *пн* — пыльцевая камера; *пл* — плюска. Из Криштофовича (*1*) и Скотта (*2*).

Таковы некоторые из типов листвы, обычных у птеридоспермофитов. Однако читатель должен иметь в виду, что если не все, то по крайней мере некоторые из этих типов встречаются также и у папоротников.

Здесь мы рассмотрим некоторые характернейшие формы этого замечательного класса, весьма важного с точки зрения эволюционной истории мира растений.

Прежде всего познакомимся с хорошо изученным родом *Lyginopteris* (рис. 747), который встречается в каменноугольных отложениях. Сюда относятся виды с тонкими, в большинстве случаев неветвящимися стеблями, которые несут большие сложные листья типа «*Sphenopteris*», длиной свыше 1 *м*. К этому роду принадлежит *Lyginopteris oldhamia*, первый из «семенных папоротников», у которых были обнаружены семена. Эти листья располагаются на стебле по спирали. И листья и стебель несут колючки, похожие на колючки вьющихся растений. Стебель построен по типу сифоностелы. Первичная древесина сосредоточена в нескольких пучках (на нашем рис. 748 их восемь). Кнаружи от них располагается широкое кольцо вторичной древесины. Таким строением стебля описываемая форма напоминает саговики. Впрочем, молодой стебель не имеет этой зоны вторичной

древесины и походит на стебель некоторых папоротников. В листовой черешок (стержень) проходит один раздвоенный проводящий пучок.

Наибольший интерес представляют органы размножения. В 1903 г. один английский ученый установил, что *Lyginopteris oldhamia* размножается семенами. Таким образом, растение, принимавшееся всеми палеонтологами за папоротник, оказалось семенным. Семя — довольно маленькое, длиной около 5 *мм* (рис. 747). Оно окружено чашечковидным образованием, которое мы можем назвать п л ю с к о й (по грубой аналогии со сходным образованием некоторых нынешних покрытосеменных, которое окружает плод и состоит из плотно сросшихся прицветников). Семя — радиально-симметричное. Оно состоит из центрального тела и одной обертки, которая облекает центральное тело, сливается с ним и лишь в верхней, дистальной части отстает от него. В этой верхней части семени имеется пыльцевая камера, какую мы видели у ныне живущих саговиков (рис. 736[2]). Однако в данном случае посредине пыльцевой камеры возвышается столбик, и камера сводится к конической щели. Обертка содержит девять сосудистых тяжей. Пыльца, как полагают, содержится в веретенообразных двукамерных пыльцевых мешках или микроспорангиях (рис. 747[1]), сидящих на нижней стороне маленьких овальных пластинок, которые располагаются на особых черешках, как бы заменяя обыкновенные перышки (листочки). Эти пыльценосные органы не похожи на тычинки остальных семенных растений, а потому принимались прежде за спорангии древних мараттиевых.

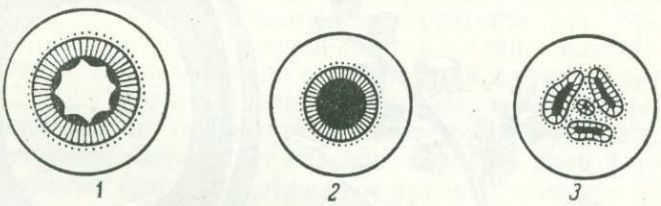



Рис. 748. Схематические поперечные разрезы стеблей папоротникообразных семенных.

*1* — *Lyginopteris*; *2* — *Heterangium*; *3* — *Medullosa*. Черным показана первичная древесина; поперечной штриховкой — вторичная древесина; точками — луб; белым — сердцевина и кора. По Сьюорду.

Таким образом, *Lyginopteris* обнаруживает черты, иллюстрирующие, более или менее, переходное положение «семенных папоротников». Листва и молодой стебель напоминают папоротники, а взрослый стебель близок по строению к стеблю саговиков. Органы, производящие пыльцу, очень близки к спороносным органам настоящих папоротников. Зато развитие семяпочек и образование семян делают необходимым отнесение этого рода к семенным растениям. Семя построено более примитивно, чем у представителей других групп семенных растений, и, в частности, не содержит зародыша. Примитивным признаком является также и то обстоятельство, что мегаспорангии и микроспорангии располагались на мало измененных разветвлениях обыкновенных листьев.

Другой представитель каменноугольных птеридоспермофитов, *Heterangium* (нижний карбон — пермь), с листвой опять-таки типа «*Sphenopteris*», быть может, примитивнее только что рассмотренного, так как стебель его характеризуется протостелой, в которой кольцо вторичной древесины было тонкое (рис. 748[2]).

Другую довольно хорошо изученную группу составляют род *Medullosa* (карбон и пермь) и близкие к нему формы. Эти формы характеризуются громадным развитием листьев типов «*Neuropteris*», «*Alethopteris*» и «*Linopteris*» со стержнями (черешками), диаметром в несколько сантиметров. С этой колоссально разросшейся листвой коррелятивно связаны некоторые особенности анатомического строения стебля. Если *Heterangium*, действительно, представляет примитивный тип строения стебля, то эволюция группы, объединяющей *Medullosa* и близкие ей роды, показывает развитие в сторону усложнения строения оси со многими стелами. Наиболее примитивные представители этой ветви имеют еще большой центральный проводящий цилиндр без сердцевины, а вторичная древесина у

них слабо развита. В каждый стержень, или черешок листа входит, в отличие от *Heterangium*, не один, а много проводящих пучков, (или листовых следов. (см. стр. 467). Следующую стадию эволюции представляют формы с несколькими стелами, а именно, обычно, с тремя стелами, в каждой из которых происходит вторичный рост древесины (рис. 748[3]). Дальнейшая эволюция приводит к пермским формам с весьма многочисленными стелами, из которых одни, внутренние, имеют в поперечном разрезе стебля звездообразную форму, а другие, внешние, представляют полосы, располагающиеся в почти сплошное периферическое кольцо. У некоторых представителей рода *Medullosa* вторичная древесина прирастала к первичной как в центробежном направлении, так и в центростремительном. Расположение проводящих пучков у *Medullosa* заслуживает внимания с точки зрения теории Дарвина. В самом деле, здесь стебель содержит несколько отдельных пучков проводящей ткани, каждый из которых постепенно обрастает вторичной древесиной и вторичным лубом. Ясно, что при таком расположении проводящих пучков эти последние в процессе вторичного роста должны войти в соприкосновение друг с другом, и тогда дальнейшее нарастание вторичной древесины станет невозможным. Таким образом, несмотря на наличие вторичного роста в стебле медуллоз, возможности утолщения у них весьма ограничены. Однако утолщение стебля во многих случаях является очень ценным приспособлением, которое в определенных условиях среды обусловливает выживание форм. Ясно, что строение стебля медуллоз в этом отношении является невыгодным в сравнении с растениями, стебель которых построен по типу сифоностелы или по какому-нибудь иному типу, более благоприятному для развития способности утолщаться путем вторичного роста.

Рис. 749. *Neuropteris heterophylla*. Карбон. Реставрация. По Скотту. Из Буля и Пивето.

Найдено значительное количество семян, принадлежащих растениям группы *Medullosa*. На рис. 749 изображено перо, несущее листочки типа «*Neuropteris*» и большие семена. Рис. 750 представляет схематический продольный срединный разрез семени особого типа, свойственного, по всей вероятности, растениям, имевшим листья «*Alethopteris*». Такие семена достигали размеров семени фасоли. Они имеют мясистую внешнюю оболочку и жесткую внутреннюю оболочку, или скорлупу. Эта последняя имеет три продольных ребра, между которыми располагаются менее выделяющиеся ребрышки. Длинный пыльцевход ведет в маленькую пыльцевую камеру, находящуюся на верхушке центрального тела, которое не прирастает к обертке.

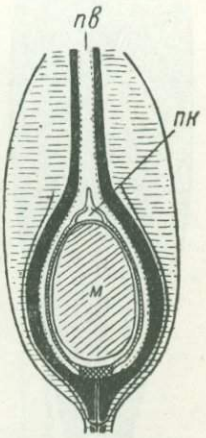



Рис. 750. Схематический срединный продольный разрез семени, известного под названием «*Trigonocarpus Parkinsoni*».

*м* — мегаспора и зародыш; *пв* — пыльцевход; *пк* — пыльцевая камера. Из Берри.

Семена растений этой группы снабжены системой проводящих пучков. Следует отметить, что пыльцевое зерно состоит из нескольких клеточек. Это можно ясно видеть на зернах, находимых в пыльцевой камере.

Древнейшие представители «семенных папоротников» указываются из верхнедевонских и даже среднедевонских отложений. Однако до настоящего времени палеонтологи имеют очень ограниченное количество остатков, дающих указания в пользу отнесения этих древних растений к птеридоспермофитам.

Кроме рассмотренных нами групп, имеются и другие папоротникообразные растения, которые, несомненно, являются семенными. Но, кроме таких несомнен-

ных птеридоспермофитов, существуют также и формы, которые могут быть отнесены к этому классу лишь условно, так как наличие у них семян никоим образом не может считаться доказанным. Из таких форм упомянем прежде всего преимущественно верхнедевонские растения, описываемые под родовым названием *Archaeopteris* (рис. 751). Едва ли, однако, этот так называемый род представляет собою группу, однородную по своему происхождению. Сложные листья — перистые. Перышки характеризуются веерным жилкованием, т. е. веерообразным расхождением жилок от узкого основания перышка. Жилки дихотомически ветвятся. Перышки имеют ромбическую или округлую форму, а иногда являются рассеченными. Формы этого рода занимают видное место в верхнедевонской флоре Евразии и Северной Америки, но кое-где встречаются иногда и в нижнем карбоне. Из нижнекаменноугольных отложений, в которых встречаются остатки листвы этого типа, известно довольно большое количество окаменелых стеблей, близких, по анатомическому строению, к птеридоспермофитам. На это обстоятельство указывают некоторые исследователи, склонные отнести археоптерис к «семенным папоротникам».

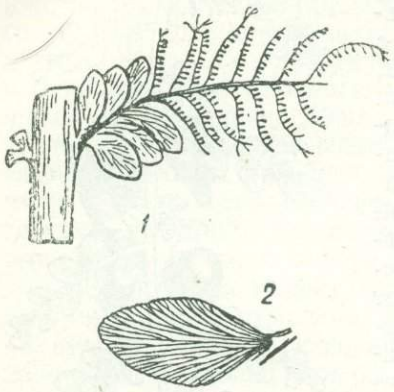



Рис. 751. *Archaeopteris hibernica*.
*1* — часть ложного перистого листа с неплодущими и плодущими перышками; *2* — неплодущее перышко. Из Криштофовича.

Следует упомянуть также своеобразные роды *Glossopteris* и *Gangamopteris*, условно относимые к рассматриваемому здесь классу. Эти роды были широко распространены в карбоне и перми южного полушария и Индии, на древнем южном материке Гондваны.

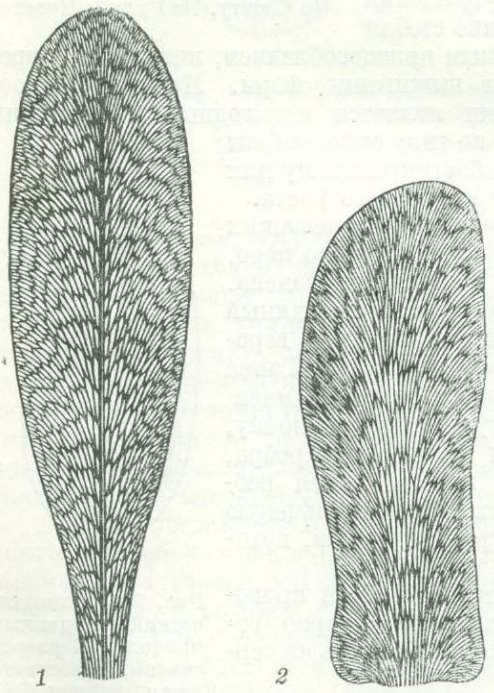



Рис. 752. Листья *Glossopteris* (*1*) и *Gangamopteris* (*2*). По Зейллеру.

Род *Glossopteris* (рис. 752[1]) характеризуется большими языковидными или ланцетовидными листочками. От срединной жилки отходят боковые нервы, которые образуют изящную сетку с удлиненными петлями. Надо заметить, что этот в основном верхнепалеозойский род встречается кое-где и в более молодых отложениях.

Род *Gangamopteris* (рис. 752[2]), близкий к только что рассмотренному, отличается от этого последнего недоразвитостью средней жилки, а также формой проксимальной части листа, который доходит до своего основания без резкого сужения.

Это краткое описание птеридоспермофитов позволяет нам сделать следующие общие выводы.

Папоротникообразные семенные представляют собою наиболее примитивный класс семенных растений, происшедший от весьма древних папоротниковых. Сходство между папоротниками и птеридоспермофитами объясняется родством между этими группами.

Органы размножения свидетельствуют о том, что птеридоспермофиты — семенные растения, но семя и, в особенности, пыльценосные органы носят весьма примитивный характер и расположены на почти неизмененных листьях. Пыль-

цевые мешки при современном уровне наших знаний нередко весьма трудно или даже невозможно отличить от микроспорангиев споровых предков этих растений. Что же касается семени, то оно, несмотря на сложное строение, обнаруживает ряд примитивных признаков, указывающих на то, что эта группа стоит ближе других семенных к споровым сосудистым растениям. К таким признакам следует отнести отсутствие зародыша и наличие пыльцевой камеры. Едва ли можно сомневаться в том, что у этих растений были активно плавающие сперматозоиды.

«Семенные папоротники» были той группой, которая содержала предков класса саговиков. Вопроса о филогенетических отношениях между этими двумя классами мы коснемся в разделе, посвященном саговикам.

### Класс Cordaitales (кордаитовые)

К классу *Cordaitalis*, или кордаитовых, относятся семенные растения, по многим существенным чертам близкие к птеридоспермофитам. Известная нам в настоящее время палеонтологическая история этой группы охватывает карбон, пермь и часть мезозоя, а именно, повидимому, триас. Имеются также указания на находки кордаитовых уже в девоне, но нельзя считать доказанным, что эти девонские ископаемые принадлежат к кордаитовым.

Группа эта изучена довольно хорошо. Во всяком случае удовлетворительно воссозданы общий облик этих растений и строение их важнейших частей. Будучи в состоянии дать достаточно полную общую характеристику всей группы кордаитовых в целом, палеонтологи, однако, в большинстве случаев лишены пока возможности столь же полно охарактеризовать все части каждой отдельной формы этой группы. Обычно бывает очень трудно установить принадлежность одному виду найденных порознь остатков листвы, семян и стеблей, — выяснить, например, какие именно листья или какие остатки семени принадлежали тому или иному виду, определенному по строению стебля.

Кордаитовые представляли собою деревья высотою до 30 *м* и более при диаметре ствола до 60—90 *см*. Ветвление нередко начинается очень высоко от основания ствола, примерно на высоте 20 *м*. Ветви образуют облиственную крону. Большие, простые обычно длинные листья располагаются на ветвях по спирали. У кордаитовых были однополые шишки, мужские и женские, резко отличавшиеся от обычных ветвей.

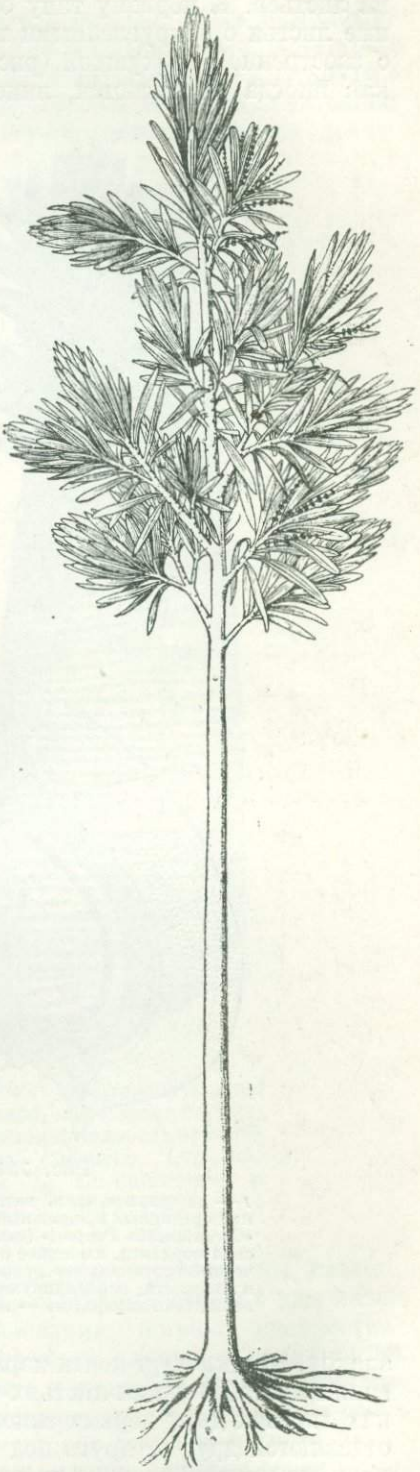


Рис. 753 *Cordailes*.. Реставрация. Из Залесского.

Типичным является род *Cordaites* (нижний карбон—нижняя пермь). Однако этот род принимается в слишком широком смысле и охватывает несколько родов, довольно, впрочем, близких друг к другу (рис. 753 и 575).

Листья у кордаитов имели длину до 1 *м*. Они были кожисты. Их кожица состояла из довольно толстостенных клеток. Можно различать три главных типа листьев. К первому типу отнесем более или менее овальные или лопатовидные листья с закругленными верхушками, ко второму — ланцетовидные листья с заостренной верхушкой (рис. 755); к третьему — очень узкие, длинные или, как иногда выражаются, линейные листья, напоминающие листья нынешних

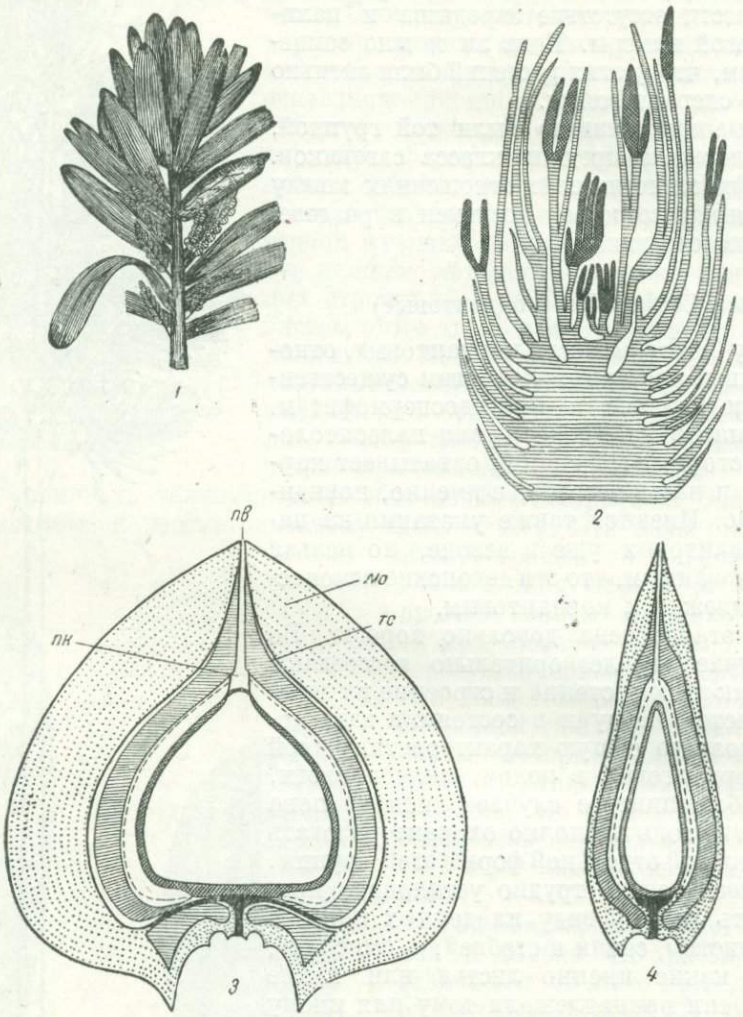



Рис. 754. Шишки и семена *Cordaites*.

*1* — дистальная часть ветви с шишками, сильно увеличено; *2* — схематический срединный продольный разрез мужской шишки, известной под названием «*Cordaianthus Penjoni*» (пыльцевые мешки показаны клеточками), × 6½; *3* — семя кордаита, известное под названием «*Mitrospermum compressum*», схематический вертикальный разрез; *4* — то же, схематический вертикальный разрез в плоскости, перпендикулярной предыдущему. × 6. *пв* — пыльцевход; *пк* — пыльцевая камера; *мо* — мясистая оболочка; *тс* — твердая скорлупа. По Пиа.

злаков. Жилки идут почти параллельно друг другу и слегка расходятся от основания листа. В узких листьях третьего типа жилки не ветвятся, а в более широких листьях двух первых типов жилки дихотомически ветвятся, причем веточки отделяются друг от друга под чрезвычайно острыми углами. Устьица находятся лишь на нижней стороне листа.

Ствол кордаитов имеет строение типа сифоностелы.

По анатомическому строению ствол (рис. 756 и 758) довольно близок к ныне живущим хвойным, но имеет гораздо более объемистую сердцевину, которая иногда достигает 10 *см* в диаметре. Эта сердцевина была разделена на многочисленные

диски, отделенные друг от друга поперечными щелями. В ископаемом состоянии нередко встречаются внутренние ядра (рис. 756), представляющие собой слепки сердцевинной полости. Ядра эти несут на своей поверхности поперечные желобки, или пережимы, которые соответствуют дискам сердцевины. Здесь нам следует немного остановиться на строении древесины, так как она имеет некоторые характерные особенности, позволяющие отличать ее от древесины многих других семенных растений. Древесина нарастает главным образом или исключительно в центробежном направлении, причем толстая периферическая полоса древе-

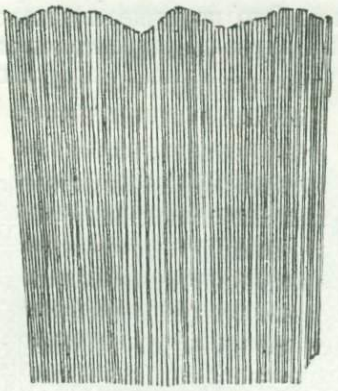


Рис. 755. Часть листа *Cordaites principalis*. Средний карбон. Ест. вел. По Залесскому и Чирковой.

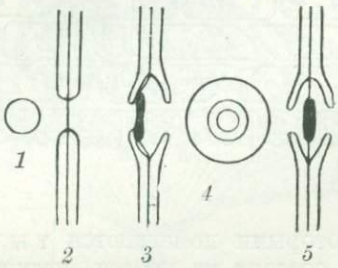


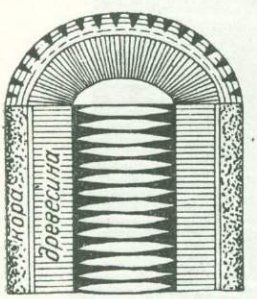

Рис. 757. Схема простой (*1*, *2*) и окаймленной (*3*, *4*, *5*) ямочки в стенке трахеиды или сосуда: спереди (*1*, *4*) и в поперечном разрезе (*2*, *3*, *5*). По Джеффри из Криштофовича.

Рис. 756. Внутреннее ядро, или слепок сердцевинной полости кордаита из среднего карбона. × $^{7}/_{8}$. По Залесскому и Чирковой.

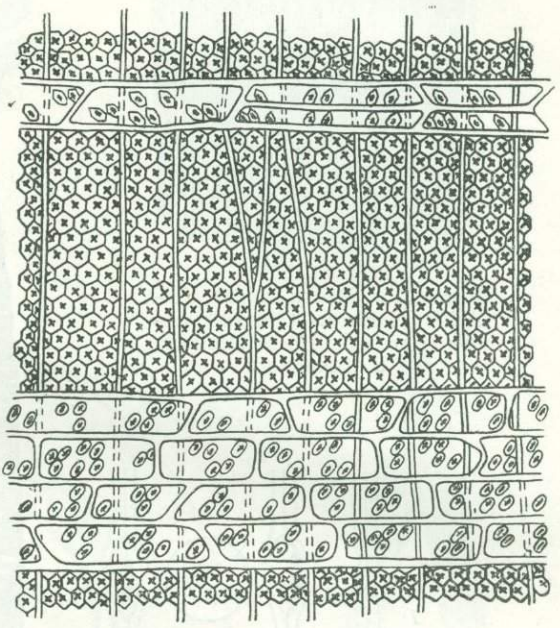
сины состоит из трахеид, т. е. удлиненных, лишенных протоплазмы, клеток, проводящих воду. Эти трахеиды несут на своих радиальных стенках так называемые окаймленные ямочки — образования, широко распространенные у сосудистых растений. Строение окаймленной ямочки поясняется на схематическом рис. 757, представляющем ее в плане и в разрезе. Здесь мы видим утоненный кружок в стенке, разделяющей две соседние трахеиды или два сосуда, причем над периферической зоной кружка по обе стороны от него нависает толстая кольцевая кайма. Кружок этот утонен, однако, лишь в своей периферической зоне, а в центре его имеется линзовидное утолщение. Периферическая зона пропускает воду, а сквозь центральное утолщение вода не проходит. Если давление в одной из смежных трахеид увеличивается, то центральное утолщение прижимается к отверстию, и поступление воды в смежную трахеиду пре-

кращается. У кордаитов окаймленные ямочки имеются обычно только на радиальных стенках трахеид, где они располагаются в два или три ряда и притом так тесно, что иногда они принимают шестиугольный контур (рис. 758[2]). Такой тип строения древесины из нынешних растений сохраняется у араукарии из хвойных и может быть назван а р а у к а р и е в ы м. По строению луба кордаиты напоминают наши хвойные растения. Корневая система была сравнительно слабо развита.

Органы размножения, в отличие от «семенных папоротников», сосредоточены в шишках, женских и мужских. В женских шишках немногочисленные семяпочки сидят среди прицветников на коротких ножках. Хорошо развита пыльцевая камера (рис. 754). Семя сплющенное. Оно по существу мало отличается от семян птеридоспермофитов. В некоторых случаях палеонтологам до сих пор не удается отличить семена кордаитов от семян «семенных папоротников». Мужские шишки (рис. 754) состоят из толстой осевой части и спирально расположен-




*1*



*2*

Рис. 758. Строение ствола кордаита.

*1* — ствол кордаита в продольном и поперечном разрезе (схема); в центральной части видны диски сердцевинного цилиндра; *2* — радиальный разрез древесины кордаита («*Dadoxylon*») из нижней перми. Из Яковлева (*1*) и Криштофовича (*2*).

ных на ней прицветников, между которыми помещаются т ы ч и н к и, т. е. микроспорофиллы. Микроспорофиллы состоят из ножки, несущей 3—4 вертикально вытянутых пыльцевых мешка. В этих последних содержатся крупные многоклеточные пыльцевые зерна (диаметром от 0,5 *мм*). Не было замечено никаких признаков пыльцевой трубки. Таким образом, органы размножения обнаруживают ряд примитивных признаков и родство с птеридоспермофитами. Можно думать, что у кордаитов оплодотворение происходило посредством подвижных сперматозоидов, а пыльцевых трубок не было.

Таким образом, кордаиты по целому ряду существенных признаков близки к «семенным папоротникам» и, повидимому, происходят от этих последних. В то же время рассматриваемый класс обнаруживает сходство с хвойными, особенно в анатомическом строении древесины. Он имеет, наконец, много общего с классом гинкговых, который будет рассмотрен в следующем разделе.

## Класс Ginkgophyta (гинкговые)

В настоящее время существует лишь один вид, принадлежащий этому классу, который имеет длинную историю и некогда был представлен довольно многочисленными и разнообразными формами. Вполне понятно, что единственный нынешний вид, *Ginkgo biloba*, сохранившийся в Восточной Азии и притом пре-

имущественно в искусственных насаждениях, имеет огромное значение с палеонтологической точки зрения.

К этому классу относятся деревья с листьями, имеющими веерное жилкование без перемычек между жилками. Растения эти двудомны, т. е. одни особи несут лишь женские органы, а другие — лишь мужские. Размножение происходит с участием подвижных сперматозоидов.

Ныне живущий вид *Ginkgo biloba* представляет собой дерево высотой до 30 *м*. при диаметре ствола до 2—4 *м*. Листья, опадающие зимой, весьма своеобразны (рис. 759). Каждый лист состоит из тонкого и длинного черешка и широкой веерообразной пластинки, имеющей нередко вырез посредине и в таком случае разделенной на две лопасти (отсюда и видовое название — *biloba*, что значит двухлопастный). Для гинкго, как и для большинства примитивных семенных, характерен двойной листовой след, т. е. листовой след, состоящий

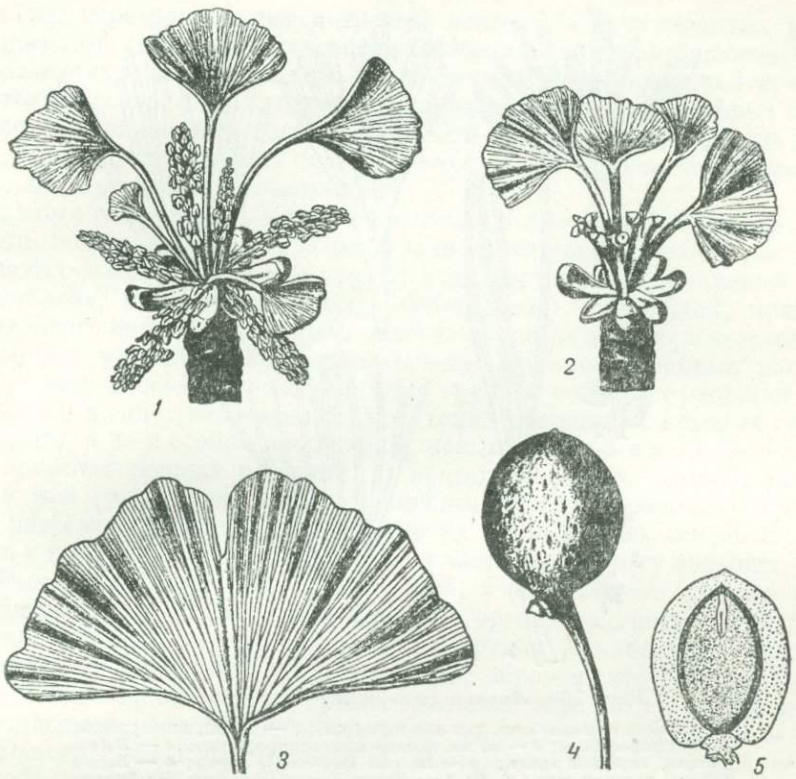



Рис. 759. *Ginkgo biloba*, современная.

*1* — веточка с пыльниковыми колосками (мужскими шишками); *2* — ветка с семяпочками; *3* — лист; *4*—семя; *5* — продольный разрез семени. Слегка уменьшено. По Пиа.

из двух проводящих тяжей. У основания листовой пластинки каждый тяж делится надвое, и получающиеся таким путем четыре тяжа многократно дихотомически делятся. Таким образом, получается веерное жилкование и притом без каких бы то ни было признаков сетчатости. Ствол имеет сравнительно узкую полосу коры, толстый и компактный слой вторичной древесины и тонкий цилиндр сердцевины. Мужская шишка, если только так можно еще называть это образование, содержит многочисленные микроспорофиллы, или тычинки, каждая из которых несет по два пыльцевых мешка (рис. 759[1]). Мегаспорофилл (рис. 759[2]) имеет длинную ножку, которая на своей верхушке несет две семяпочки. Иногда, впрочем, семяпочек бывает более двух. Это обстоятельство, так же как и тот факт, что близкий к гинкго ископаемый род *Baiera* имеет более двух семяпочек на одной ножке, указывает, вероятно, на то, что мегаспорофилл гинкго представ-

ляет собой орган, испытавший в процессе эволюции упрощение строения и редукцию числа семяпочек. Пыльцевые зерна переносятся с мужских органов размножения на семяпочки ветром. Следовательно, гинкго можно назвать в е т р о о п ы л я е м ы м растением. Попав на семяпочку, пыльцевое зерно образует разветвленную пыльцевую трубку. Однако пыльцевая трубка не дотягивается до яйцеклетки, как это наблюдается у высших семенных. В ней образуются, как у описанной нами *Zamia* (см. стр. 490), два подвижных, свободно плавающих с помощью ресничек, сперматозоида. Зрелое семя (рис. 759[4]) имеет наружную мясистую обертку и внутреннюю твердую.

Род *Ginkgo* в настоящее время живет в Китае и Японии и притом, как мы уже отметили, главным образом в качестве культурного растения. Отдельные экземпляры имеются в садах в южной части СССР и в Западной Европе. Первые представители рода известны из пермских отложений. Кроме юрских и мело-

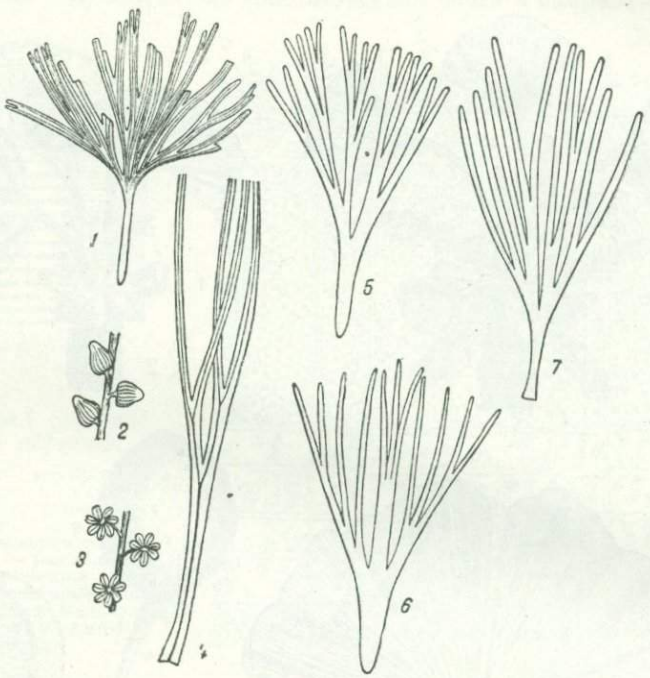



Рис. 760. Листья различных видов *Baiera*.

*1* — *Baiera muensteriana*, нижняя юра (рэт); *2* — то же, несозревшие микроспорофиллы; *3* — то же, зрелые микроспорофиллы; *4* — *Baiera furcata*, верхний триас; *5* — *Baiera Raymondi*, пермь; *6* — *Baiera foliosa*, нижний мел (× *4*); *7* — *Baiera angustiloba*, юра. Из Берри.

вых видов, хорошо известны также и третичные представители, которые найдены в Азии, Европейской части СССР, Западной Европе, Гренландии, Северной и Южной Америке. Еще в плиоцене формы этого рода, несомненно, существовали в Европе. Таким образом, история рода свидетельствует о постепенном вымирании и постепенном сокращении области его распространения.

К только что рассмотренному роду близок род *Baiera* (пермь — верхний мел), который отличается от него неоднократным, дихотомическим делением листовых пластинок на узкие лопасти (рис. 760). В конечных лопастях, узких и длинных, жилки уже не дихотомируют. Черешок у *Baiera* менее явственно обособлен от листовой пластинки, чем у *Ginkgo*. Кроме того, число семяпочек на мегаспорофилле и пыльцевых мешков на тычинках у *Baiera* больше, чем у *Ginkgo* (рис. 760). *Baiera* имеет широкое распространение в триасе и юре. В течение верхнего мела область ее распространения заметно сокращается, и к концу этого периода она совсем исчезает из геологической летописи.

Кроме этих двух родов, к рассматриваемому классу относятся многие другие, из которых мы упомянем лишь *Czekanowskia* (юра, включая низы), клиновидные

листья которой дихотомируют на чрезвычайно узкие, нитевидные лопасти, содержащие одну жилку, и *Phoenicopsis* (преимущественно юра), имеющий длинные лентовидные листья, расходящиеся пучком из укороченного побега, что создает ложное впечатление о выходе пучка листьев из одной точки стебля.

Вполне возможно, что некоторые формы, относимые к гинкгофитам, окажутся ошибочно причисленными к этим последним, но нет сомнения в том, что этот некогда обширный класс растений, многие из которых имели широкое, даже космополитическое распространение, дает яркие и обильные факты в пользу дарвиновской концепции вымирания, согласно которой «виды и группы видов исчезают постепенно, одни за другими, сначала в одном месте, затем в другом и, наконец, повсюду на земле».

## Класс Cycadophyta (саговикообразные)

Теперь мы переходим к рассмотрению класса саговикообразных растений, или цикадофитов, которые привлекали особенное внимание палеонтологов в течение последних трех десятилетий. В современной флоре этот класс представлен приблизительно сотней видов, принадлежащих девяти родам, которые относятся к подклассу *Cycadales*, или саговиковых. Эти ныне живущие формы довольно близки друг к другу и потому причисляются к одному семейству, известному под названием *Cycadaceae* (саговиков).

Формы этого подкласса известны и в ископаемом состоянии с триаса до кайнозоя, но они, повидимому, никогда не играли значительной роли в растительном мире прошлых времен. Наоборот, другой подкласс, обычно именуемый подклассом *Bennettitales*, или беннеттитовых (беннеттитов), вымерший, повидимому, к концу мелового периода, принимал заметное участие во флоре мезозоя а, в течение юры был местами даже господствующей группой наземных растений.

Подобно всем рассмотренным уже нами группам семенных растений, цикадофиты относятся к типу голосеменных, т. е. таких растений, у которых семяпочки лежат открыто, а не в особом вместилище, называемом з а в я з ь ю и характерном для покрытосеменных растений. О покрытосеменных, однако, речь будет впереди, и при ознакомлении с этим высшим классом семенных растений мы подробно разберем признаки, отличающие их от остальных семенных.

Стебель у цикадофитов обычно толстый и часто несет крону больших сложных листьев. Вымершие формы известны, однако, в большинстве случаев лишь по остаткам листьев. Ископаемые стволы, ветви и органы размножения встречаются сравнительно редко, а потому палеонтологу трудно устанавливать филогенетические отношения изучаемых форм. Известно, впрочем, что беннеттиты сильно отличаются от саговиков по своим органам размножения, хотя и в этом отношении имеются признаки, свойственные обоим отрядам, в частности — наличие двусемядольного зародыша. Некоторые авторы считают *Cycadophyta* искусственным объединением двух групп, между которыми, по мнению этих ученых, нет непосредственной филогенетической связи, и на этом основании рассматривают эти группы как самостоятельные классы, вполне равноценные остальным классам семенных. Другие ученые настаивают на том, что цикадофиты представляют собою естественную группу, и даже строят предположения относительно основных морфологических черт общих предков беннеттитов и саговиков. Этот вопрос мы сможем рассмотреть лишь после того, как познакомимся с обоими этими подклассами. Пока же мы можем отметить, что в пользу предположения о непосредственной связи между ними говорит во всяком случае характер листьев, по которым очень часто оказывается невозможным отличить беннеттиты от саговиков. Чтобы познакомиться с характером листвы цикадофитов, разберем некоторые из обычных для них типов листьев. Заметим при этом, что палеонтологи обычно рассматривают эти типы как таксономические единицы, как настоящие роды и виды, нарушая этим основной принцип естественной классификации.

Один из древнейших типов листвы цикадофитов носит название «*Pterophyllum*» (рис. 761). Перистые листья имеют длинные перышки, сидящие с двух сторон толстого стержня. Перышки имеют несколько параллельных жилок. Листья

этого типа встречаются от среднего карбона до нижнего мела, а наиболее часто в нижней юре.

Под названием «*Taeniopteris*» (рис. 762) фигурируют длинные лентовидные листья, пластинки которых не делятся на отдельные перышки и прикрепляются к бокам, а не к верхней поверхности своего осевого стержня. Жилки часто вет-

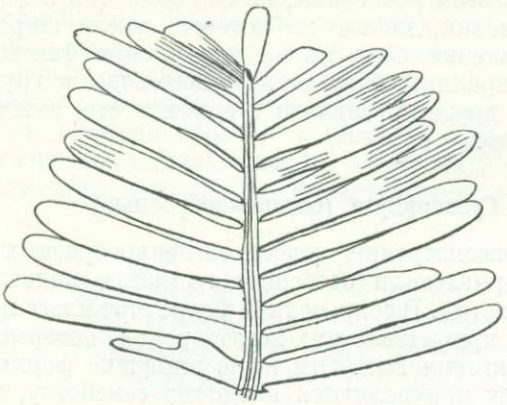


Рис. 761. Листья типа «*Pterophyllum Jaegeri*». Верхний триас. × 4/5. Из Буля и Пивето.

Рис. 762. Лист типа «*Taeniopteris*». Из Буля и Пивето.

вятся на небольшом расстоянии от стержня. Этот тип встречается от верхнего карбона до верхнего мела и, повидимому, характерен, главным образом, для некоторых беннеттитов мезозоя, а также и для некоторых «семенных папоротников».

Тип «*Zamites*» (называемый так по сходству с ныне живущим саговиком *Zamia*, см. стр. 448) характеризуется крупными сложными перистыми листьями (рис. 763). Перышки отходят от верхней поверхности стержня, иногда от боковых ее частей, но не от боков стержня. Каждое перышко сидит на особом мозолевидном утолщении стержня и имеет кинжаловидную форму, утоняясь к своей верхушке. Жилки идут параллельно друг другу вдоль перышка, и при этом некоторые из них, не доходя до верхушки перышек, выходят к его боковым краям. Листья этого типа известны от юры до нижнего мела.

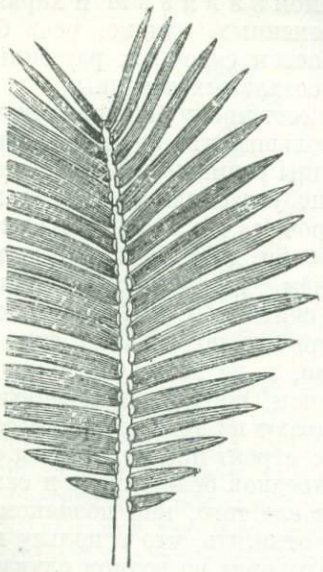
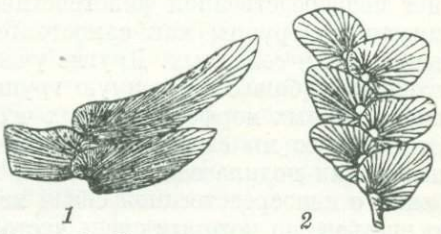


Рис. 763. Лист типа «*Zamites Feneonis*». Верхняя юра. × 1/2. Из Буля и Пивето.

К типу «*Otozamites*» (рис. 764) относят перистые листья, перышки которых имеют более или менее сердцевидное основание, при-



1 2

Рис. 764. Листья типа «*Otozamites brevifolius*» (*1*), нижняя юра, и «*Otozamites Trevisianii*» (*2*), нижняя юра. Из Криштофовича.

чем это последнее частично обхватывает стержень. Если перо обращено к нам своей верхней стороной, а основание пера направлено книзу, то мы заметим, что верхняя часть основания каждого перышка правого ряда образует заметный выступ — ушко. Жилкование веерное. Отпечатки листьев такого типа

встречаются от низов нижней юры до нижнего мела и принадлежат, вероятно, беннеттитам.

Вообще говоря, листья цикадофитов, подобно только что рассмотренным типам, носят более или менее папоротникообразный характер и обычно являются перистыми, достигая нередко больших размеров (в исключительных случаях — до 3 *м* в длину). Пластинки листьев толстые, кожистые.

Рассмотрим теперь каждый из этих двух подклассов цикадофитов в отдельности.

**Подкласс Bennettitales (беннеттитовые).** Растения этого подкласса имеют обычно весьма своеобразный толстый приземистый стебель, покрытый панцырем из остатков листовых черешков, но у некоторых стебель более или менее тонкий и разветвляющийся. Общий характер листьев нам уже знаком; это были крупные, часто сложные листья, в основном сходные с листьями саговиков. Органы раз-

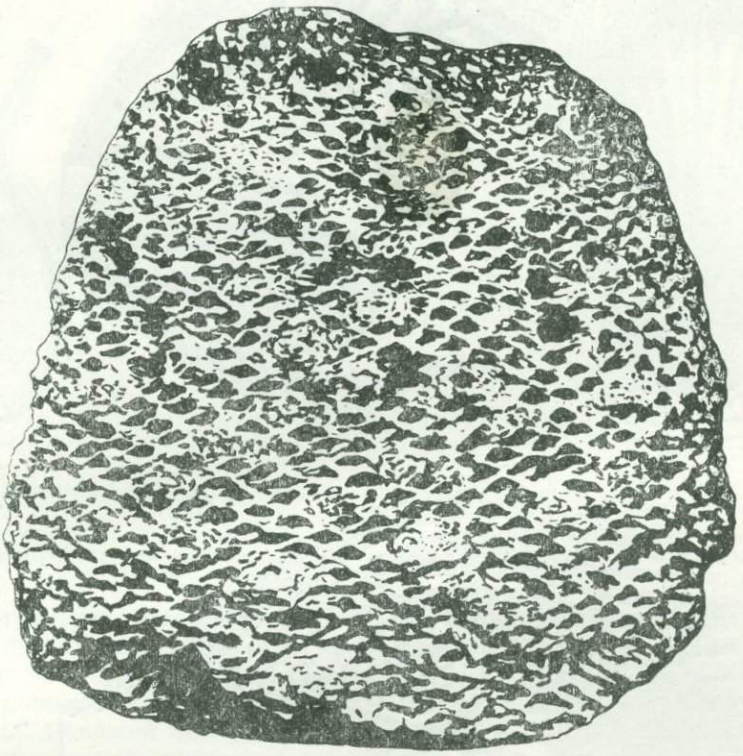


Рис. 765. Ствол *Cycadeoidea marylandica*. × $^1/_3$. По Берри.

множения, как мы скоро увидим, имеют сходство с цветками покрытосеменных растений и потому часто, за отсутствием более удобного термина, именуются просто цветками. Эти органы располагаются в пазухах листьев, по сторонам стебля, а не на верхушке стебля, как у знакомого уже нам саговика *Zamia* и у других нынешних *Cycadales*. Семяпочки занимают терминальное, конечное, положение на несущих их споролистиках. Ограничившись пока этим общим замечанием, перейдем к рассмотрению некоторых представителей, что даст нам возможность уяснить основные черты, характеризующие подкласс беннеттитовых.

Прежде всего познакомимся с одним из самых характерных и наилучше изученных родов, который одними учеными называется *Cycadeoidea*, а другими *Bennettites*. Поскольку речь идет об одном и том же роде — таково мнение большинства палеонтологов, изучавших эту группу, — следует принять название *Cycadeoidea*, как предложенное раньше названия *Bennettites*. Этот род, представители которого известны из юрских и нижнемеловых отложений, достиг максимума своего развития в нижнемеловую эпоху. Ствол (рис. 765) представляет овальное, округлое, бочковидное или клубневидное образование или короткий толстый столб. Иногда,

впрочем, он подразделяется на группу клубневидных образований. Снаружи ствол покрыт прочным панцырем из оснований листьев.

При таком панцыре, очевидно, не были необходимости в значительном утолщении кольца механической древесинной ткани. Среди остатков черешков листьев рассеяны веточки, которые помещаются в пазухах многих листьев и которые несут по одному «цветку» (так мы будем называть сложные органы размножения

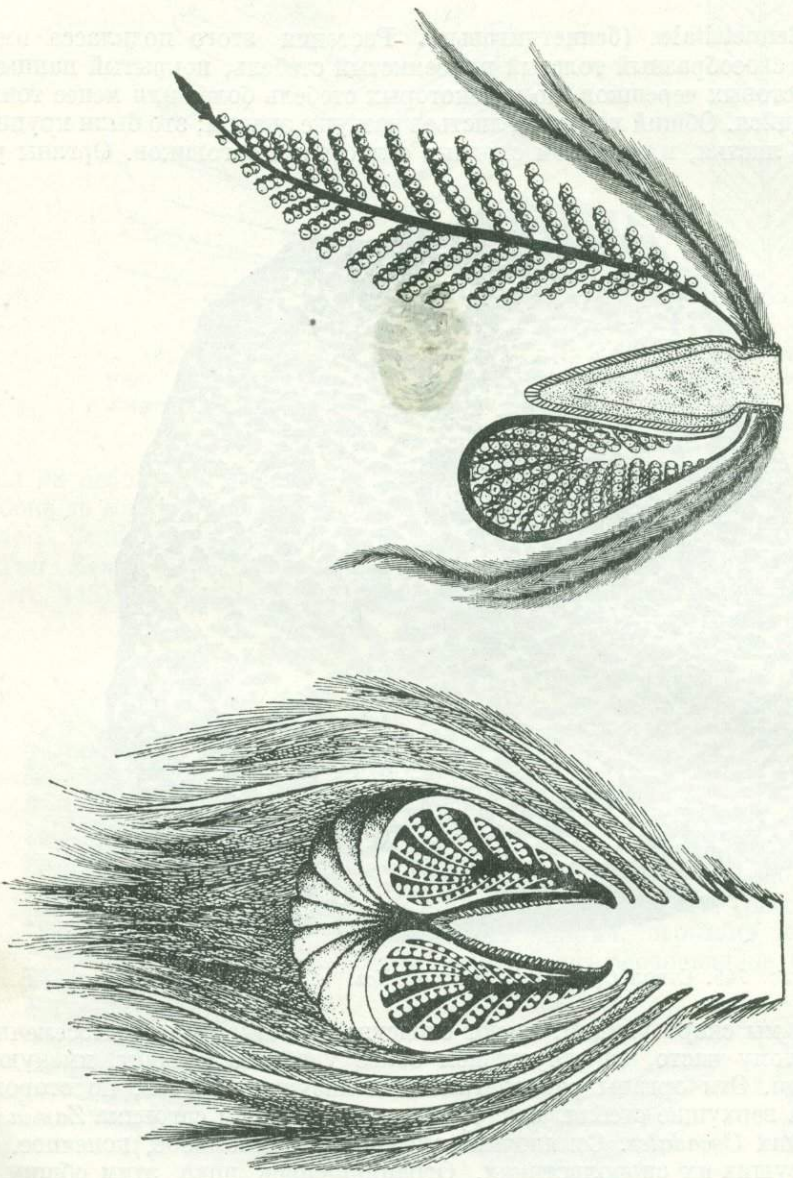


Рис. 766. *Cycadeoidea dacotensis*. Верхняя юра.

*1* — реставрация нераспустившегося цветка; снаружи — покрытые волосками прицветники, ближе к оси — свернутые, весьма сложно построенные микроспорофиллы (тычинки), в центре — коническое цветоложе с семяпочками (слегка уменьшено); *2* — схема распускающегося цветка с одним распустившимся и одним еще свернутым микроспорофиллом. По Виланду.

беннеттитов). По анатомическому строению стебля *Cycadeoidea* напоминает саговики. Имеется толстая кора, сравнительно нетолстое кольцо проводящей ткани и очень широкая сердцевина. В древесине трахеиды почти никогда не имеют окаймленных ямочек. Листовые следы простые, в стволе не делятся, и лишь непосредственно перед вступлением в черешок листа распадаются на много пучков. Листья близки к типу «*Zamites*».

«Цветок» (рис. 766) лишь немного выдается своей верхней частью над окружающими его основаниями листьев. На каждой из веточек, несущих «цветки», имеются

спирально расположенные прицветники. Эти прицветники иногда густо покрыты волосками и прикрывают органы размножения. Кверху веточка расширяется в полушаровидное или коническое образование — ц в е т о л о ж е. У основания этого последнего, внутрь от прицветников, располагается кольцо микроспорофиллов, или тычинок, очень сложно построенных и напоминающих перистый лист папоротника. Каждая такая перистая тычинка имеет два ряда перышек, несущих по два ряда пыльцевых мешков. Каждый пыльцевой мешок состоит из нескольких отделений и напоминает синангий мараттиевых папоротников (см. стр. 485). Внутри от кольца тычинок вся поверхность цветоложа усажена тонкими ножками, каждая из которых несет одну семяпочку, и бесплодными межсеменными чешуйками. Эти бесплодные чешуйки, располагаю-

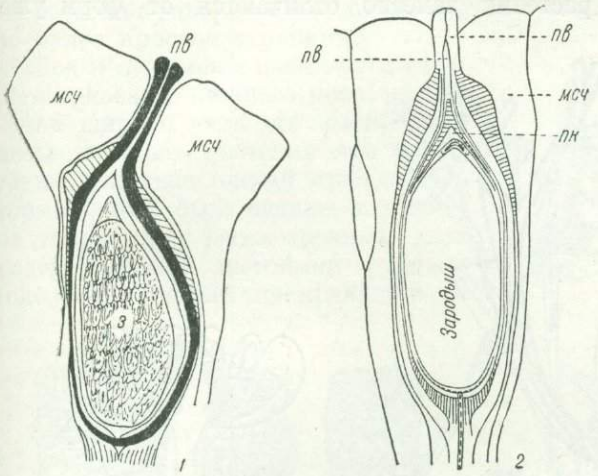



Рис. 767. Продольные срединные разрезы семян беннеттитов.

*1 — Cycadeoidea turrita; 2 — Cycadeoidea Morierei. з* — зародыш; *мсч* — межсеменные чешуи; *пв* —пыльцевход; *пк* — пыльцевая камера. По Берри.

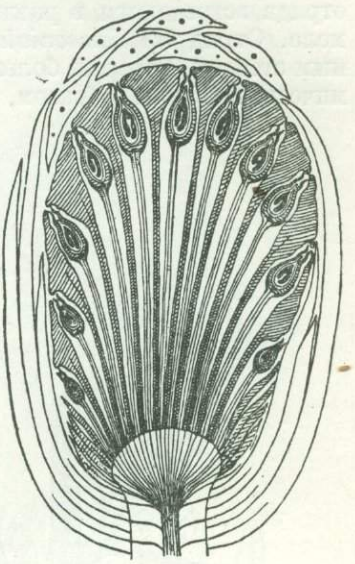


Рис. 768. Плодущий цветок *Cycadeoidea gibsoniana*. Семена — на длинных стебельках; в промежутках видны неплодущие чешуйки, расширенные на своих дистальных концах. Снаружи — листья околоцветника. Из Криштофовича.

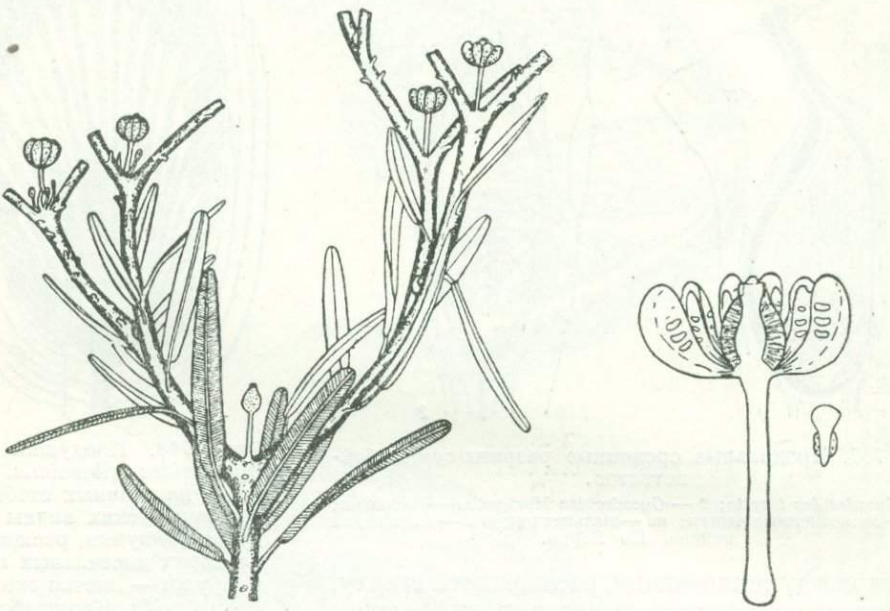
щиеся между семяпочками, расширяются кверху, так что на поверхность выходят лишь верхние части семяпочек с пыльцевходами. Можно думать, что ножка, несущая семяпочку, есть изменившийся и упрощенный мегаспорофилл. Женский аппарат содержит, как и у семенных растений ранее рассмотренных групп, явственно развитую пыльцевую камеру.

На рис. 767 дана реконструкция семян двух видов *Cycadeoidea*. Здесь мы видим, что расширенные дистальные концы межсеменных чешуй закрывают семя, и лишь трубки пыльцевходов выходят на наружную поверхность. Таким образом, все семена, развившиеся в «цветке», защищены особыми покровами, которые вместе с семенами представляют некоторое подобие плода покрытосеменных растений (рис. 768). В этом, похожем на плод, образовании нет тычинок (микроспорофиллов). Все они опадали до созревания семян, и даже, по всей вероятности, — до созревания семяпочек, что является приспособлением, предотвращающим опыление яйцеклеток пыльцой того же самого «цветка». Семя, заключенное в двухслойную или трехслойную обертку, содержит крупный двусемядольный зародыш, который, в отличие от нынешних голосеменных, заполняет все внутреннее пространство в семени: в зрелом семени эндосперма нет или его остается очень мало. Заслуживает внимания то обстоятельство, что на некоторых стволах большее количество шишек оказывается в одной и той же стадии развития. На одном стволе оказалась шестьдесят одна шишка, и все они были почти в одной стадии. Исходя из этого и принимая во внимание своеобразное внутреннее положение «цветков», рассеянных в панцыре из остатков листовых черешков, некоторые ученые приходят к выводу, что эти растения «цвели» раз в жизни,

подобно некоторым нынешним пальмам. Возможно, впрочем, что «цветение» имело место несколько раз в течение жизни растения, но все же не каждый год.

*Cycadeoidea* и ее родичи составляют естественную группу, характеризуемую толстыми приземистыми стволами, с панцырем из сохраняющихся остатков листовых черешков, и своеобразными, обоеполыми «цветками». Эта группа, которую можно назвать отрядом *Cycadeoidales*, фигурирует в геологической летописи от юры до нижнего мела, достигая максимума развития в нижнем мелу, от неокома до апта.

Кроме этого отряда, существует другая крупная группа беннеттитовых, гораздо более долговечная — отряд *Williamsoniales*. Представители этого второго отряда встречаются в различных горизонтах от верхнего палеозоя до верхнего мела. Отряд *Williamsoniales* характеризуется сравительно тонким и удлиненным стеблем, который более или менее обильно ветвится и притом часто дихотомически. Таким образом, эти растения заметно отличаются от форм уже



*1* *2*

Рис. 769. *Williamsoniella coronata*.

*1* — реставрация растения с листьями типа «*Taeniopteris*» (приблизительно 1/4 ест. вел.); *2* — реставрация цветка в ест. вел. Из Криштофовича.

рассмотренного нами отряда, которые имели весьма своеобразно специализированный стебель, резко отличающийся от стеблей всех других классов наземных растений. Уже это обстоятельство наводит нас на мысль, что родоначальников всех мезозойских и более новых цикадофитов надо искать среди форм *Williamsoniales*. Однако до рассмотрения этого вопроса нам следует несколько познакомиться с отдельными формами только что упомянутого отряда.

Род *Wielandiella* (из рэта, т. е. самой нижней части нижней юры) имел тонкий, гладкий (лишенный панцыря из оснований черешков) стебель с многократным дихотомическим ветвлением. В области развилков были спирально расположенные листья, и в каждом развилке находился почти сидячий, т. е. лишенный ножки, обоеполый «цветок», окруженный прицветниками. «Цветок», или шишка, в основном напоминает соответствующее образование *Cycadeoidea*, но с той существенной разницей, что микроспорофиллы, расположенные и здесь в кольцо ниже той части цветоложа, которая несет семяпочки и межсеменные чешуйки, у *Wielandiella* значительно проще, чем у только что упомянутого рода. По мнению некоторых палеонтологов, такое состояние микроспорофиллов указывает на их редукцию, упрощение.

К этому роду близок род *Williamsoniella* из среднеюрских отложений (рис. 769). Здесь перед нами опять-таки тонкий, многократно дихотомически ветвящийся стебель. По стеблю и ветвям рассеяны листовые рубцы, указывающие на то, что листья располагались спирально. По имеющимся данным, это растение имело листья типа «*Taeniopteris*». В пазухах листьев помещались, на высоких ножках, обоеполые «цветки». В «цветке» имеются расположенные кольцом, или мутовкой, микроспорофиллы. На внутренней, обращенной к оси «цветка», стороне микроспорофилла имеется продольный гребень, несущий на своих боках по ряду сидячих пыльцевых мешочков (рис. 769²). Таких мешочков бывает три в каждом ряду, а всего на микроспорофилле, следовательно, — шесть. Внутри кольца микроспорофиллов восходящая грушевидная ось цветоложа усажена семяпочками и межсеменными чешуями. Таким образом, и у этих растений внутренняя, женская часть «цветка» в основном построена так, как у *Cycadeoidea*, но характер микроспорофиллов говорит о их значительно более простом строении.

Род *Williamsonia* известен от верхнего триаса до нижнего мела, но особенно широко виды его распространены в юре. Растения эти имели также довольно тонкий стебель, который у них был, однако, в отличие от только что рассмотренных двух родов, покрыт листовыми рубцами (рис. 770). Листья, по крайней мере

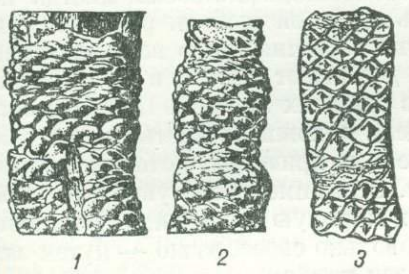



Рис. 770. Поверхность стебля юрских представителей *Williamsonia* (*1*, *2*, *3*). Из Берри.

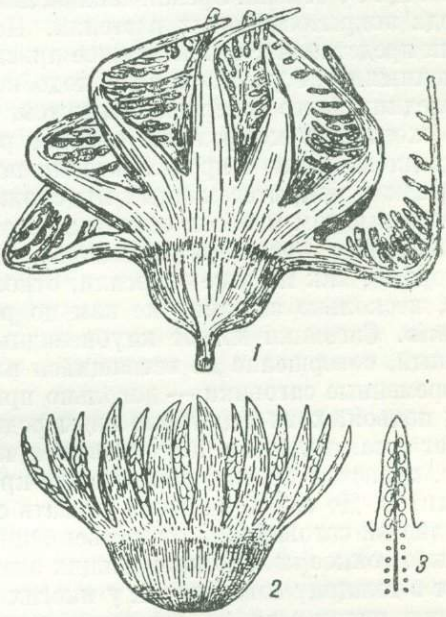



Рис. 771. Реставрация цветков уильямсоний.

*1* — *Williamsonia spectabilis*, юра; *2* — *Williamsonia whitbiensis*, лейас; *3* — то же, микроспорофилл. По Берри

у некоторых представителей рода, принадлежат к типу «*Zamites*». Некоторые ученые полагают, что «цветки» у этих растений были обоеполые, но это не может считаться доказанным. В общем же представители рода обнаруживают большое разнообразие в отношении морфологии органов размножения. Однако достоверно известно, что по крайней мере в некоторых случаях женская часть цветка построена в основном так же, как у *Cycadeoidea*, а в других случаях микроспорофиллы (рис. 771), сросшиеся внизу в колоколовидную трубку, имеют, подобно соответствующим органам *Cycadeoidea*, перышки, которые несут пыльцевые мешки.

Таким образом, довольно близкое родство между *Williamsoniales* и *Cycadeoidales* едва ли может быть подвергнуто сомнению, и мы вправе считать беннеттиты естественной группой семенных растений. Однако вопрос о филогенетических отношениях между *Cycadeoidales* и *Bennettitales* изучен еще довольно слабо. Более раннее появление *Williamsoniales* в геологической летописи говорит за то, что они стоят ближе, чем *Cycadeoidales*, к исходной, родоначальной группе беннеттитов. В пользу такого предположения свидетельствует и характер стеблей, — чрезвычайно своеобразно и узко специализированных у *Cycadeoidales* и гораздо более примитивных у *Williamsoniales*. Однако очень сложные микроспорофиллы цикадеоидей, весьма сходные со сложными перистыми листьями папоротников и птеридоспермофитов, обычно рассматриваются как примитивные

образования. С этой точки зрения микроспорофиллы таких форм, как *Wielandiella* и *Williamsoniella*, несмотря на значительную древность этих беннеттитовых, должны считаться сильно отклонившимися от первоначального типа, резко упростившимися в результате длительного эволюционного процесса. В пользу этого предположения говорит, между прочим, тот факт, что различные представители *Williamsonia* иллюстрируют эволюционный процесс упрощения микроспорофиллов от типа, близкого к *Cycadeoidea* (рис. 766), к более простому типу микроспорофиллов, у которых спороносные перышки редуцировались и пыльцевые мешки сидят прямо на микроспорофилле. Этот факт показывает нам, что подобное упрощение мужских органов размножения не представляет ничего необычайного в отряде *Williamsoniales*.

Беннеттиты представляют важную для нас группу еще и в том отношении, что здесь мы встречаемся с образованием п о к р о в а, облекающего семена, з а щ и щ а ю щ е г о семена. Зрелая шишка, как мы уже знаем, представляет собою подобие плода покрытосеменных растений. Нетрудно видеть, что эта защищенность семени представляет собою важное приспособление. При ознакомлении с покрытосеменными мы убедимся, что подобное приспособление осуществляется у этих последних более совершенным путем, чем у беннеттитов. Заметим, наконец, что это сходство в морфологии органов размножения приводит некоторых ученых к предположению о происхождении покрытосеменных от беннеттитов. Но вопрос о предках покрытосеменных мы сможем рассмотреть лишь после ознакомления с этим высшим классом семенных растений.

**Подкласс Cycadales (саговики).** Подкласс *Cycadales*, или саговиковых, к которому, как мы уже отметили, относятся все ныне живущие формы цикадофитов, несколько знаком уже нам по рассмотренному в начале этой главы роду *Zamia*. Саговики имеют клубневидный или столбовидный стебель, иногда подземный, совершенно не ветвящийся или лишь в слабой степени разветвленный. Современные саговики — довольно приземистые растения, мало возвышающиеся над почвой, хотя некоторые виды рода *Cycas* достигают высоты в 20 *м*. Стебель несет остающиеся на нем основания черешков опавших листьев. Большие сложные, перистые листья, образующие крону, очень похожи на листья многих беннеттитов. До сих пор нельзя указать существенные признаки, которые отличали бы листья саговиковых от листьев беннеттитов. Ствол имеет толстую кору, относительно тонкое кольцо проводящих элементов и широкую сердцевину. Вторичный рост в толщину совершается у многих форм довольно своеобразно — путем заложения, рядом с лубом, все новых и новых колец камбия.

Саговики, как мы знаем, двудомные, или раздельнополые, растения,—мужские и женские органы размножения развиваются на разных особях, в противоположность беннеттитам, у которых цветки чаще всего содержат и женские и мужские органы размножения. Микроспорофиллы и мегаспорофиллы всегда собраны в шишки (см. рис. 734), которые располагаются на верхушке стебля. Очень важным признаком является наличие подвижных ресничатых сперматозоидов, о которых мы говорили уже в начале главы (стр. 490).

В настоящее время саговики — тропические и субтропические растения, живущие в Америке, Африке, Азии и Австралии.

Мы знаем, что саговиковые никогда не составляли значительной и обильной группы растений, но в настоящее время едва ли возможно более точно определить их долю участия в наземной флоре минувших периодов. Дело в том, что органы размножения саговиков встречаются довольно редко, а по листьям отнести ископаемые остатки к тому или иному подклассу цикадофитов нередко оказывается невозможным.

Повидимому, некоторые палеозойские цикадофиты были ближе к *Cycadales*, чем к *Bennettitales*, но первые несомненные саговики встречаются в верхнем триасе. Находки саговиков в отложениях кайнозоя показывают, что тогда область их распространения была гораздо обширнее, чем в настоящее время. В частности, в третичном периоде они жили в Европе, где теперь нет ни одного вида саговиков.

Таким образом, по признакам стебля и, в особенности, листьев саговики близки к беннеттитам. От этих последних они отличаются, как мы видели, главным образом, по положению, характеру и составу шишек, или «цветков». Одно из главных

отличий заключается в том, что у саговиков семяпочки занимают на мегаспорофилле боковое положение, а у беннеттитов терминальное, т. е. конечное. Для того, чтобы объяснить происхождение тех и других от общих предков, было сделано предположение, что у этих последних мегаспорофиллы несли семяпочки как на боках, так и на верхушке. Согласно этой гипотезе, у одних из потомков этой родоначальной группы редуцировались боковые семяпочки (у беннеттитов), а у других — конечные (у саговиков).

Во всяком случае обе группы тесно связаны одна с другой, и класс цикадофитов, охватывающий беннеттиты и саговики, может считаться естественной группой растений, происходящих от общих предков.

### Класс Conifera (хвойные)

До сих пор мы знакомились с такими группами голосеменных, которые либо совершенно вымерли, либо представлены в современной флоре более или менее малочисленными формами. Теперь нам предстоит рассмотреть хвойные растения— класс, который имеет около четырех сотен современных видов; распределяющихся между четырьмя десятками родов и составляющих до 80% всех ныне живущих форм голосеменных. Сюда относятся общеизвестные древесные растения: сосна, ель, пихта, лиственница, можжевельник, тис, кипарис и многие другие. Изучение этих современных форм, естественно, помогает подойти к пониманию строения и филогении ископаемых хвойных.

Хвойные — деревья, или в некоторых случаях кустарники, с простыми, неразделенными маленькими листьями (хвоями), которые имеют обычно игольчатую или ланцетовидную форму или представляют собой небольшие чешуйки. Лист обычно имеет лишь одну жилку. Общее представление о таких листьях дает хвоя наших хвойных деревьев. Ствол характеризуется вторичным ростом в толщину.

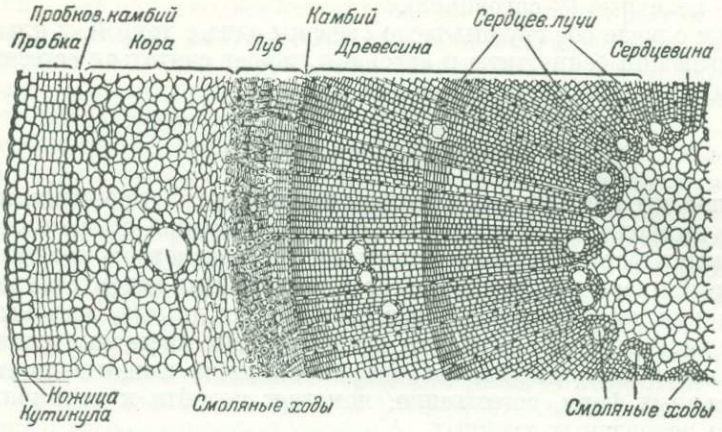
Для ознакомления с анатомическим строением ствола рассмотрим рис. 772, где даются поперечный и радиальный разрезы ствола сосны. В центре мы видим сердцевину, которая окружена толстым слоем проводящих пучков. Между проводящими пучками помещаются тонкие сердцевинные лучи. Таким образом, проводящий цилиндр представляет собой сифоностелу, состоящую из пучков, разделенных сердцевинными лучами. Между древесиной и лубом располагается тонкий слой камбия. Древесина каждого проводящего пучка состоит из трахеид. Стенки трахеид в первичной древесине имеют спиральные утолщения, а во вторичной, т. е. образованной за счет деления клеток камбия, — окаймленные ямочки, или поры (см. рис. 757).

Трахеиды, образующиеся весной, несколько крупнее трахеид, развивающихся позже; в связи с этим возникают г о д о в ы е к о л ь ц а, которые, следовательно, зависят от смены сезонов. Луб состоит преимущественно из так называемых с и т о в и д н ы х трубок, т. е. удлиненных клеток, сообщающихся между собой через ситовидно сгруппированные дырочки в перегородках, разделяющих клетки. Кнаружи от луба находится п е р в и ч н а я к о р а.

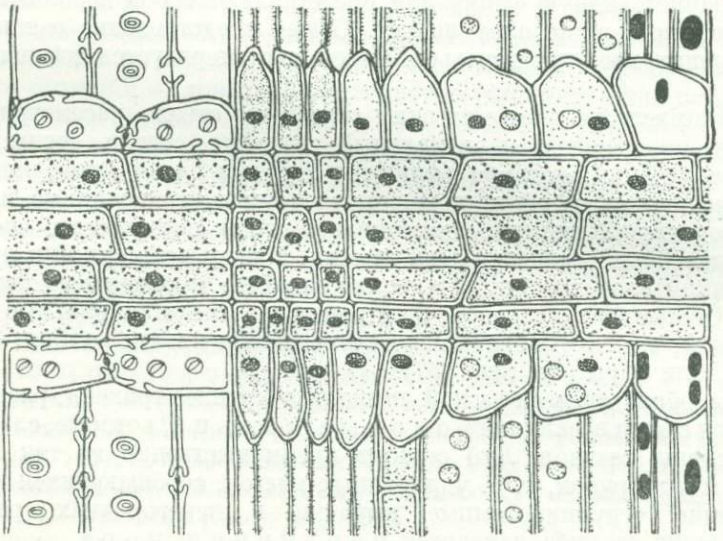
В то время, когда в проводящем цилиндре юного растения закладывается камбий, в коре, непосредственно под кожицей, возникает, так называемый, п р о б к о в ы й к а м б и й. Вследствие деления клеток этого пробкового камбия, кнаружи от него образуется слой п р о б к и. В дальнейшем весь слой, лежащий кнаружи от древесины и камбия, представляет собою толстую кору. Эта последняя, в отличие от первоначальной коры, которую юное растение имело до вторичного роста стебля в толщину, состоит из целого ряда образований, возникших, главным образом, в результате деятельности камбия и пробкового камбия.

Шишки хвойных однополые,—мужские (рис. 773[1]) и женские (рис. 773[4]). Мужская шишка у сосны значительно проще и меньше женской и состоит из центральной оси и многочисленных горизонтально расположенных микроспорофиллов. Каждый микроспорофилл на своей нижней стороне несет два продолговатых микроспорангия. Женская шишка в молодом состоянии имеет ось, несущую многочисленные прицветники. После в пазухе каждого прицветника развивается листовидная плодущая чешуя, которая несет на своей верхней стороне две семя-

почки. Сосна, как и другие хвойные, — ветроопыляемое растение. Следует отметить, что у хвойных нет подвижных сперматозоидов. Этим они отличаются от рассмотренных нами групп голосеменных. При прорастании пыльцевой трубки верхушка ее проходит сквозь шейку архегония, и содержимое этой части пыльцевой трубки, вместе с двумя ядрами мужских гамет, непосредственно перемещается




*1*



*2*

Рис. 772. Поперечный (*1*) и радиальный (*2*) разрезы ствола сосны. На поперечном разрезе видны годичные кольца древесины. На радиальном разрезе видны (слева направо): древесина камбий, луб и, кроме того, — сердцевинный луч с пильчатыми верхним и нижним краями. Из Смита (*1*) и Криштофовича (*2*).

в яйцеклетку. После этого одно из мужских ядер сливается с ядром яйцеклетки, и образуется зигота. Схематический продольный разрез семени дан на рис. 774. Здесь мы видим, что зародыш имеет почти такую же длину, как эндосперм. Этот последний окружен тонким слоем, представляющим остаток центрального тела семяпочки.

Согласно господствующему среди ученых воззрению, класс хвойных представляет собою группу форм, объединяемых происхождением от общих предков,

и, следовательно, удовлетворяет требованиям естественной классификации в дарвиновском понимании. Однако систематика хвойных разработана пока еще неудовлетворительно. Особенно слабо изучены филогенетические отношения древних ископаемых форм.

На основании изучения обильного материала один палеонтолог совсем недавно высказал мнение, что родоначальной, исходной для очень многих, если не всех хвойных, является та группа, к которой могут быть отнесены два широко распространенных ископаемых рода — *Walchia* и *Voltzia*.

Род *Walchia* (рис. 775) очень часто упоминается в палеонтологических и геологических работах, и, тем не менее, он изучен далеко не полно. Представители его начинают встречаться в верхнем карбоне, но особенно часто находят их в нижней перми. Ветви у представителей этого рода разветвляются перисто, неся два ряда маленьких веточек. На этих последних, как и на более толстых ветвях, спирально располагаются маленькие короткие шиловидные листья, четырехугольные в поперечном разрезе. Древесина ствола имеет араукариевое строение (см. стр. 502).

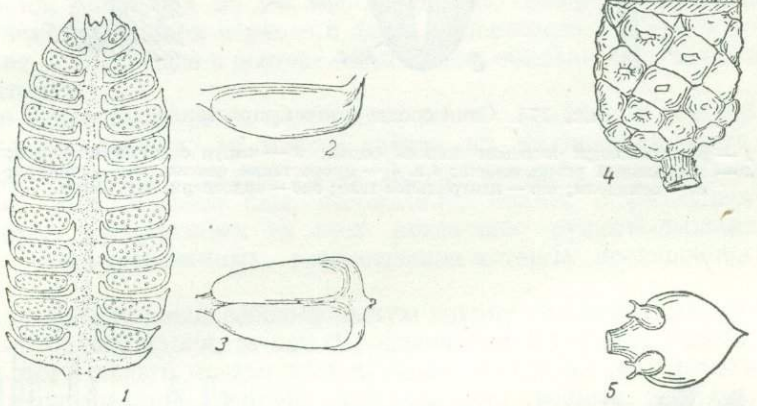



Рис. 773. Шишки сосны.

*1* — продольный разрез мужской шишки; *2* и *3* — микроспорофилл сбоку и снизу; *4* — женская шишка; *5* — чешуя с двумя семяпочками. Из Смита.

Род *Voltzia* известен от перми до триаса, но, главным образом, из нижнетриасовых отложений (рис. 776). Листья располагаются на веточках двурядно. Одна и та же веточка несет и короткие и относительно длинные листья. Древесина, повидимому, — араукариевого типа. Женские шишки маленькие, конечные (терминальные), состоящие из черепичато налегающих друг на друга чешуй. Эти последние разделены на 3—5 долей. Каждая чешуя несет два-три семени.

У растений группы *Walchia* и *Voltzia* в женских шишках прицветники не срастаются с плодущими чешуями, как это наблюдается у многих других хвойных. Число семяпочек на каждой плодущей чешуе колеблется от 1 до 3.

Мы не имеем возможности дать здесь обзор всех групп хвойных мезозоя и кайнозоя, но считаем не лишним проследить развитие некоторых из этих групп, так как история их проливает свет на некоторые важнейшие вопросы эволюции органического мира. Заметим прежде всего, что класс хвойных в целом постепенно уступает свое место, почти везде, высшей группе семенных растений,— покрытосеменным. Мы уже отмечали биологические преимущества покрытосеменности (стр. 512), а в следующей главе нам придется подробнее рассмотреть этот вопрос. Так или иначе, хотя многие хвойные имеют в настоящее время весьма широкое распространение, все-таки в этом классе мы встречаем целый ряд форм, иллюстрирующих явления постепенного вымирания.

Так, род *Araucaria*, появляющийся в геологической летописи, повидимому, уже в нижней перми, имел широкое распространение в нижнетретичную эпоху, когда

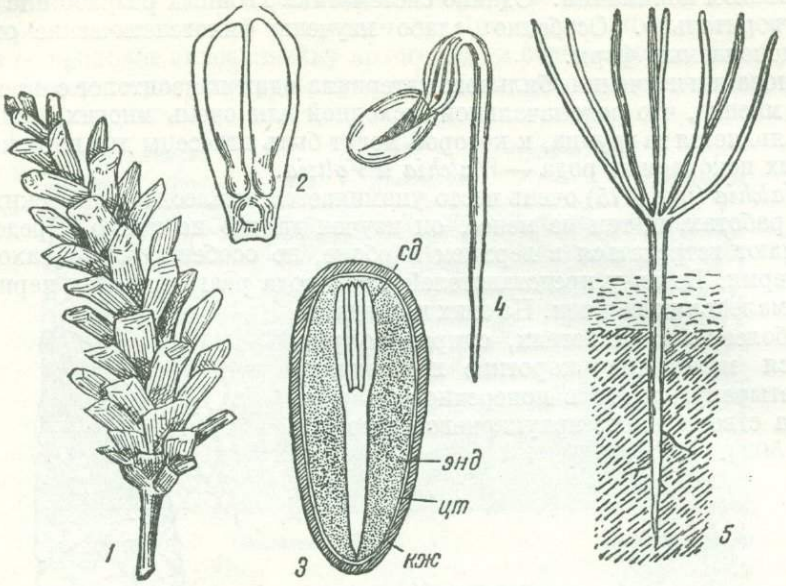



Рис. 774. Семя сосны и его прорастание.

*1* — раскрывшаяся женская шишка сосны; *2* — чешуя с двумя семенами; *3* — продольный разрез семени; *4* и *5* — прорастание семени. *кж* — кожура; *сд* — семядоли; *цт* — центральное тело; *энд* — эндосперм. Из Смита.

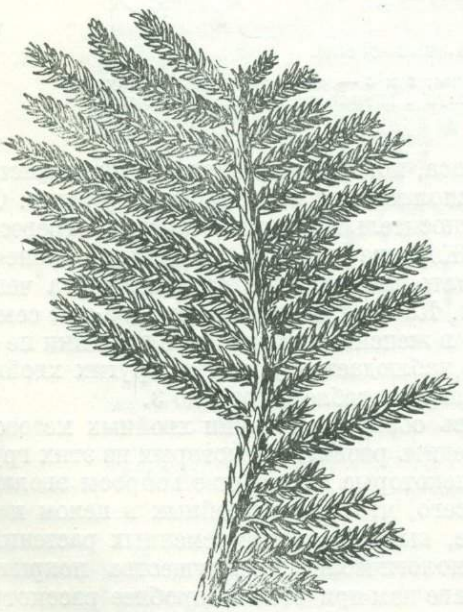


Рис. 775. Ветка *Walchia piniformis*, нижняя пермь. По Пиа.

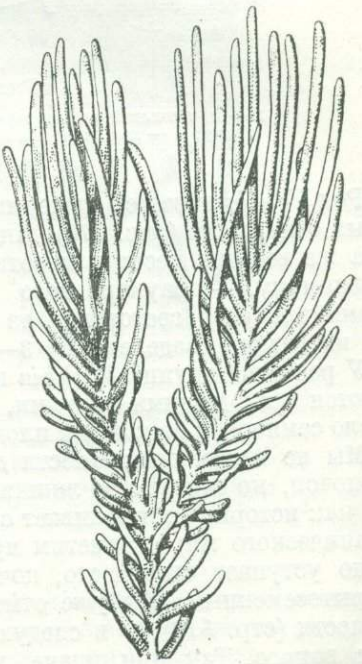


Рис. 776. *Voltzia heterophylla*, ветка с длинными и короткими листьями. Увеличено. Из Криштофовича.

он существовал, между прочим, и в Европе. Ныне же распространение этого рода ограничивается Южной Америкой и Австралией.

Поучительна история двух родов,—*Sequoia* и *Taxodium*. Оба эти рода сохранились лишь в Америке. Первый из них представлен двумя видами, ныне живущими на Тихоокеанском побережье Соединенных Штатов Северной Америки (Орегон, Калифорния), а второй — «болотным кипарисом», распространенным в Северной Америке и Мексике на очень ограниченной территории, главным образом, вокруг Мексиканского залива. Однако *Sequoia* еще в неогене была космополитическим родом, а формы рода *Taxodium* в третичном периоде были широко распространены на материках северного полушария.

Это вполне подтверждает дарвиновское понимание явлений вымирания организмов.

По Дарвину, виды той или иной естественной группы вымирают обычно не все одновременно, а один за другим. В применении к родам это значит, что окончательному вымиранию данного рода предшествует последовательное уменьшение числа его видов. История хвойных дает ряд поучительных иллюстраций этого положения. В настоящее время многие роды хвойных с сильно уменьшившимися ареалами обитания содержат очень небольшое число видов. Так, 13 родов имеют ныне лишь по одному виду, а 9 родов — по два вида. Некоторые роды, в которых насчитывается более чем по два вида, занимают теперь значительно меньшую площадь, чем в третичном периоде и даже в плейстоцене. Среди подобных родов есть и такие, которые еще в неогене были весьма обильно представлены на огромной территории.

Все это свидетельствует о вытеснении многих хвойных в течение очень продолжительного времени, во всяком случае на протяжении всего неогена, — о процессе вымирания целого ряда прежде весьма широко распространенных форм. Этот процесс был, несомненно, связан с развитием обширной группы самых совершенных из всех когда-либо существовавших наземных растений, — покрытосеменных, рассмотрению которых посвящается следующая глава.

Хвойные представляют собою большую группу голосеменных, происшедших, очевидно, от одного корня, от одной родоначальной группы. Однако наука еще не нашла этого общего предка всех хвойных. Согласно результатам некоторых новейших исследований, группой, давшей начало хвойным, являются кордаиты. Некоторые знакомые уже нам факты как будто согласуются с этим выводом. Так, мы уже указывали на сходство в строении древесины у кордаитов и некоторых древнейших хвойных. Есть сходство также и в характере (но не в абсолютных размерах) листьев, а также в морфологии органов размножения. Но при всем этом предположение о филогенетической связи между примитивными кордаитами и примитивными хвойными требует еще тщательной проверки.

Хвойные, как мы видели, отличаются от всех других рассмотренных нами групп семенных растений отсутствием подвижных сперматозоидов. В этом отношении хвойные дальше ушли от споровых предков всех семенных, чем кордаиты, гинкговые и цикадофиты. В современной флоре есть еще одна очень небольшая группа голосеменных, которая, так же как и хвойные, не имеет подвижных сперматозоидов. Это — класс так называемых хвойниковых, в некоторых отношениях приближающихся к покрытосеменным. Однако, поскольку до настоящего времени нет вполне достоверных находок ископаемых этого класса, мы оставим его без рассмотрения.

ГЛАВА XXVII

# ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ

Тип *Angiospermae*, или покрытосеменных, есть в настоящее время безусловно господствующая группа наземных растений. Будучи группой сравнительно недавнего происхождения (древнейшие вполне достоверные остатки известны из нижнего мела), покрытосеменные успели развиться в колоссальное количество форм, приспособленных к самым разнообразным условиям существования на суше, а некоторые из них перешли к жизни в воде. Вся группа в целом находится теперь в состоянии расцвета. В настоящее время известно не менее 125 000 видов современных покрытосеменных. Вот почему мы можем сказать, что если изучение многих групп растений, рассмотренных в предыдущих главах, относится целиком или преимущественно к области палеонтологии, то изучение покрытосеменных принадлежит в значительной мере к области ботаники ныне живущих растений.

Покрытосеменные отличаются от голосеменных прежде всего тем, что семя у них развивается внутри особого вместилища, которое окружает семя со всех сторон.

По анатомии стебля и ветвей те покрытосеменные (двудольные, см. стр. 521), которые сохраняют первоначальное строение, свойственное древнейшим родоначальникам класса, в основном напоминают хвойные: сосудистая система стебля представляет цилиндрическую трубку, сифоностелу, составленную пучками, в которых древесина располагается ближе к центральной оси, а луб — ближе к периферии; в сифоностеле имеются листовые прорывы (см. рис. 729). Однако древесина у подавляющего большинства покрытосеменных характеризуется, в отличие от всех голосеменных, присутствием настоящих сосудов, представляющих собой длинные трубки, проводящие воду. Сосуды образуются путем срастания нескольких тянущихся одна за другой клеток и уничтожения поперечных перегородок между этими последними (трахеиды, несущие ту же функцию, как мы знаем, представляют собою удлиненные, более или менее веретеновидные, клетки — см.стр. 501).

Такое строение проводящих тканей представляет, очевидно, заметный прогресс в сравнении со строением, обычным для голосеменных. С существенным улучшением в сосудистых и механических тканях связано, повидимому, усиленное развитие листвы.

Нам следует познакомиться с некоторыми подробностями строения органов размножения. Это необходимо для уяснения существенных черт покрытосеменных и отношения этой группы к другим семенным растениям. Прежде всего рассмотрим то образование, которое носит название цветка (рис. 777). Цветок представляет собою группу спорофиллов, связанную с так называемым околоцветником, т. е. особыми неплодущими пластинчатыми образованиями. На схематическом рис. 777 мы можем видеть характерные части цветка. Снаружи располагается чашечка, состоящая из чашелистиков, обычно зеленого цвета. Кнутри от чашечки мы видим венчик, образованный лепестками. У очень многих растений лепестки ярко окрашены, и этим привлекают насекомых. Чашечка и венчик, вместе взятые, составляют околоцветник. Кнутри от венчика находятся тычинки, или микроспорофиллы. Каждая тычинка обычно состоит из тычиноч-

ной нити и пыльцевых мешков, или пыльников, которых чаще всего бывает на каждой тычинке две пары. В центральной части цветка помещается один мегаспорофилл или несколько мегаспорофиллов, или плодолистиков, образующих пестик или несколько пестиков. Каждый пестик состоит из нижней, обычно вздутой части, называемой завязью, содержащей полость, и верхней, более или менее вытянутой части, называемой столбиком. Расширенная верхушка столбика называется рыльцем. Цветоложем называется дистальный конец ветки, который несет чашечку, венчик, тычинки и пестик или пестики.

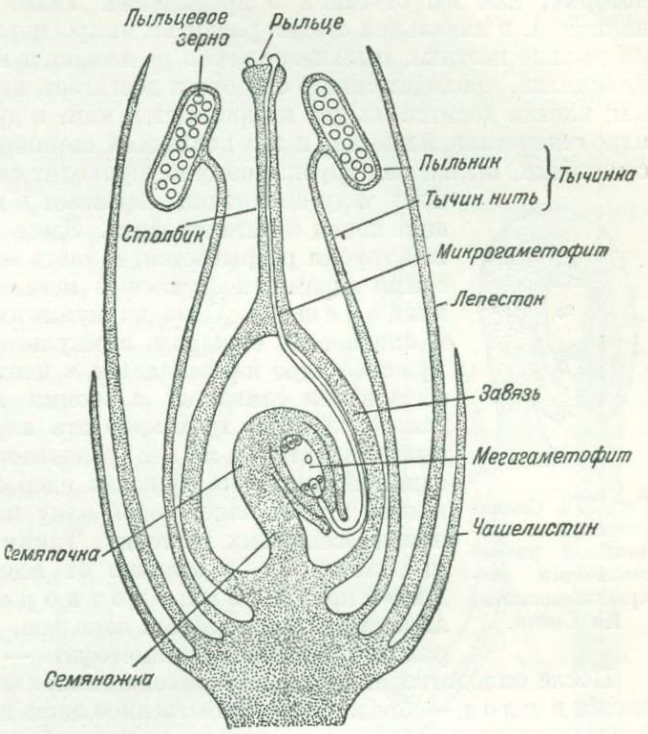



Рис. 777. Схема цветка покрытосеменного растения, в вертикальном разрезе. Из Смита.

В цветах некоторых покрытосеменных пестик образован одним мегаспорофиллом (плодолистиком), края которого срастаются таким путем, что нижняя часть пестика, или завязь, содержит полость (рис. 778[1]). В других случаях завязь образуется путем срастания нескольких мегаспорофиллов (рис. 778[3]). В завязи мы видим семяпочку, прикрепленную к особой ножке, или семяножке, или несколько семяпочек. Поскольку семяпочки (мегаспорангии) заключены в завязь, пыльцевые зерна не могут войти в прямое соприкосновение с ними. Этим покрытосеменные значительно отличаются от голосеменных (даже от таких голосеменных, как беннеттиты).

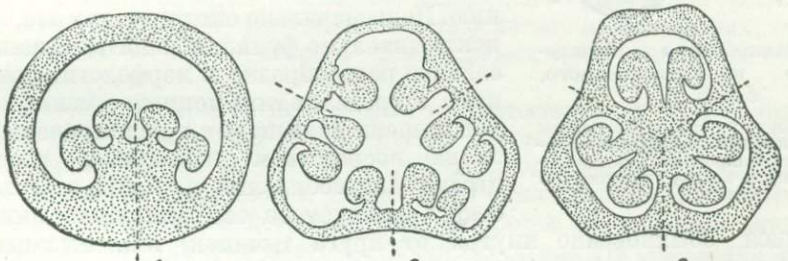



Рис. 778. Поперечные сечения завязи различных покрытосеменных. Сросшиеся края плодолистиков показаны пунктиром.

*1* — простая завязь; *2* и *3* — сложные завязи, каждая из которых образована тремя плодолистиками. Из Смита.

Одна из мегаспор, содержащихся в семяпочке, развивается в мегагаметофит (рис. 777). В стадии, изображенной на рис. 779, мегагаметофит состоит из одной большой центральной клетки с двумя ядрами, трех клеток у своего конца, ближайшего к пыльцевходу, и трех клеток у противоположного конца. Одна из клеток, находящихся близ пыльцевхода, есть яйцеклетка. Развитие микроспорофита начинается еще в споре, находящейся внутри микроспорангия. Микроспора

делится обычно на две клетки, из которых одна, бóльшая, называется клеткой трубки, а другая, маленькая, — генеративной (рис. 780). Такой двухклеточный микрогаметофит есть уже зрелое пыльцевое зерно. Таким образом, у покрытосеменных микрогаметофит еще более упрощен, чем у голосеменных, которые, как мы отметили в предыдущей главе (стр. 490), характеризуются наличием, в начальной стадии развития микроспоры, заростковой клетки. Попав на рыльце пестика, пыльцевое зерно развивается в пыльцевую трубку, которая, удлиняясь, проходит сквозь столбик и достигает, наконец, семяпочки. Генеративная клетка делится на две микрогаметы, или, в других случаях, делится лишь ядро генеративной клетки, и эта последняя становится двухъядерной. Достигнув семяпочки, пыльцевая трубка обычно проходит сквозь пыльцевход к центральному телу семяпочки, врастает в него и проникает в ближайший конец мегагаметофита. Здесь оболочка верхушки пыльцевой трубки разрывается, и часть ее содержимого, вместе с мужскими ядрами, поступает в мегагаметофит, или **зародышевый мешок**. Одно из мужских ядер входит в яйцеклетку и сливается с ее ядром, в результате получается зигота. Другое мужское ядро направляется в центральную клетку мегагаметофита и там сливается с обоими ядрами этой клетки. После такого слияния трех ядер эта клетка начинает необыкновенно быстро расти, и из нее развивается эндосперм. Этот процесс слияния одного из мужских ядер с двумя ядрами центральной клетки представляет собой одну из отличительных особенностей покрытосеменных растений. Таким образом, у покрытосеменных мы наблюдаем, в отличие от всех других семенных, явление **двойного оплодотворения**: из оплодотворенной яйцеклетки развивается зародыш, а из оплодотворенной центральной клетки мегагаметофита — эндосперм.

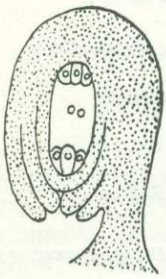


Рис. 779. Схематический продольный разрез семяпочки покрытосеменного. Из Смита.

После оплодотворения завязь с находящимися внутри нее семяпочками развивается в **плод**,—образование, свойственное лишь покрытосеменным растениям и представляющее собой весьма важное приспособление для защиты и распространения семян. Плоды покрытосеменных представляют необычайное разнообразие приспособлений к переносу их ветром и водой, а также различными животными, в частности — птицами и млекопитающими. Таким образом, возникновение плода было весьма важным моментом в эволюции этих растений и значительно способствовало их выживанию и распространению. Первоначально околоцветник нес, вероятно, исключительно функции защиты. Однако колоссальное разнообразие в морфологии околоцветника в пределах типа покрытосеменных в огромной степени зависит от приспособления к опылению посредством насекомых, посещающих цветки для собирания **нектара** (сахаристого сока, выделяемого особыми железками, располагающимися обыкновенно кнутри от круга тычинок) или пыльцы. Подавляющее большинство покрытосеменных составляют **насекомоопыляемые** растения. Таким образом, эти две группы организмов — покрытосеменные растения и насекомые — эволюировали в тесной зависимости одна от другой.

Рис. 780. Микроспора и пыльцевое зерно покрытосеменного, схема.

*1* — микроспора; *2*—зрелое пыльцевое зерно, получившееся в результате деления клетки микроспоры на генеративную клетку и клетку трубки. Из Смита.

Эволюция цветка происходила, в общем, в сторону укорочения оси (цветоложа), на которой находятся его члены. Это цветоложе из сравнительно высокого,—быть может, несколько напоминающего цветоложе *Cycadeoidea*,—становилось все более низким, уплощенным и широким. Параллельно с этим прикрепленные к нему члены цветка переходят от спирального расположения к круговому, или мутовчатому, а число их уменьшается и становится определенным.

Покрытосеменные делятся на два класса. Первый из этих классов составляют двудольные растения, второй — однодольные.

Класс *Dicotyledones*, или двудольных, называется так потому, что в семени у этих растений содержатся зародыши с двумя семядолями. Листья часто ясно дифференцированы на черешки и пластинки. Часто имеются прилистники, расположенные у основания каждого черешка. Листья в большинстве случаев перистонервные, они всегда имеют сетчатое жилкование, и контуры их представляют у двудольных огромное разнообразие. Стебель построен по типу сифоностелы (стр. 468). Цветки большею частью состоят из пяти пятичленных кругов, или мутовок. Иногда у более примитивных наблюдается спиральное расположение членов.

Класс *Monocotyledones*, или однодольных, охватывает растения с одной семядолей в зародыше. Стебель содержит большое количество отдельных, замкнутых (т. е. лишенных камбия) проводящих пучков, рассеянных в основной массе центрального цилиндра. Иногда пучки расположены кольцом, и такое их состояние, близкое к тому, что наблюдается у двудольных и у более древних типов, является, повидимому, примитивным. Листья дугонервные или параллельнонервные (рис. 781). Они у большинства однодольных слабо дифференцированы на черешок и пластинку и обычно имеют ровные края без выемок и зубцов. В цветках нередко пять трехчленных мутовок, но обычно число мутовок меньше пяти. Большинство однодольных — травянистые растения.

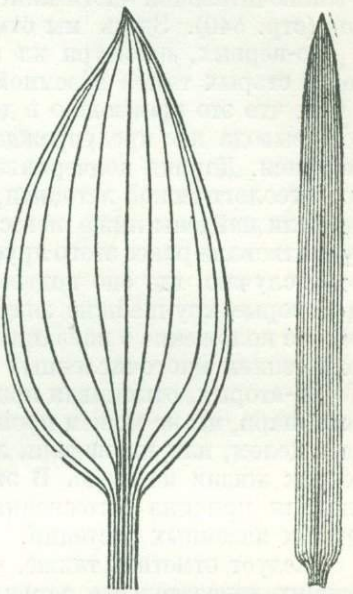


Рис. 781. Листья с дугонервным жилкованием. Из Криштофовича.

Покрытосеменные появляются в геологической летописи позже всех остальных больших групп наземных растений. Однако древнейшие из найденных остатков этих растений в большинстве случаев оказываются плохо сохранившимися, и часто даже нельзя удостовериться в том, что эти ископаемые являются остатками покрытосеменных.

До последнего времени не было никаких достоверных находок ископаемых покрытосеменных в юрских отложениях. Однако года три тому назад одним английским ученым было сделано сообщение о найденных им в юрском каменном угле из Шотландии пыльцевых зернах, которые могут быть определены как принадлежащие растениям из семейства кувшинковых, а также, вероятно, представителям семейства магнолиевых (оба семейства относятся к классу двудольных).

Хорошо известно открытие ископаемых покрытосеменных на островах Диско и Упернивик и на ближайшей к ним части побережья Гренландии, в 500 *км* к северу от полярного круга, в отложениях, которые определяются как нижнемеловые. Там встречены остатки многих двудольных — платановых, лавровых, магнолиевых. Повидимому, не менее древними являются ископаемые двудольные, найденные в СССР на Дальнем Востоке (Сучан, Колыма). На основании подобных находок некоторые исследователи делают вывод, что очаг, где возникли и начали дифференцироваться покрытосеменные, находился в Арктике и на крайнем востоке и северо-востоке Азии. Эта идея, безусловно заслуживающая внимания, требует, однако, тщательной проверки и подтверждения фактами из истории древнейших покрытосеменных. При этом надо иметь в виду то обстоятельство, что самые древние из найденных до сих пор форм являются уже значительно дифференцированными, принадлежат к различным семействам. Следовательно, эти нижнемеловые покрытосеменные свидетельствуют о длительном предшествующем периоде истории покрытосеменных, в течение которого происходила эволюция целого ряда филогенетических ветвей, исходящих из какой-то древнейшей примитивнейшей исходной группы. Эта родоначальная группа всех покрытосеменных появилась, надо полагать, до начала мелового периода. Находки юрских форм этого

типа, пока еще, правда, скудные и требующие проверки, подтверждают этот вывод.

В верхнемеловых отложениях, помимо листьев и древесины, было найдено также много семян и плодов покрытосеменных. Вообще эти растения становятся господствующей группой наземных растений. Эта решительная перемена во флоре всех материков, связанная с распространением покрытосеменных, произошла, повидимому, сравнительно быстро. Победоносное распространение покрытосеменных в верхнемеловую эпоху подтверждается находками ископаемой флоры в Гренландии, Западной и Восточной Европе, в Азии, в Северной и Южной Америке и даже в Антарктике. Здесь мы не будем рассматривать историю этой победы покрытосеменных, их расселения по земному шару и вытеснения ими более древних форм. Этот комплекс вопросов будет в некоторой степени затронут нами в заключительной части книги при рассмотрении проблемы вымирания организмов (стр. 540). Здесь мы отметим лишь два очень важных момента.

Во-первых, несмотря на кажущуюся внезапность смены покрытосеменными более старых типов наземной растительности, нет никаких оснований говорить о том, что это произошло в действительности внезапно. Против такого скороспелого вывода нас предупреждает дарвиновское учение о неполноте геологической летописи. Дарвин подчеркивал, что мы постоянно «преувеличиваем степень полноты геологической летописи, и из того факта, что некоторые роды или семейства не были найдены ниже известного яруса, неправильно заключаем, что они и не существовали ранее этого яруса». Это дарвиновское положение применимо и к данному случаю, где оно подтверждается результатами специальных исследований. Некоторые крупнейшие знатоки меловой флоры отвергают широко распространенное положение о внезапном преобразовании флоры в середине мела в связи с появлением многочисленных покрытосеменных.

Во-вторых, отыскивая причины завоевания покрытосеменными всей суши земного шара, мы не можем пройти мимо того основного факта, что эта высшая группа в целом, как мы видели, лучше всех других групп растений суши приспособлена к жизни на суше. В этом преимуществе покрытосеменных и заключается главная причина вытеснения ими, в изменяющихся экологических условиях, других наземных растений.

Следует отметить также, что история покрытосеменных дает множество блестящих доказательств дарвиновской концепции вымирания, о которой мы уже не раз говорили. Многие роды имели в верхнем мелу несравненно более широкое распространение, чем в последующие времена и теперь. Во многих случаях наблюдается процесс уменьшения числа видов, относящихся к тому или иному роду. Подобные явления сокращения ареалов обитания и уменьшения числа членов данной группы безусловно подтверждают дарвиновское понимание процесса вымирания.

Вопрос о происхождении покрытосеменных есть один из важнейших и в то же время один из труднейших вопросов истории растений. Относительно возможных предков этого типа высказываются самые разнообразные предположения. Можно считать установленным, что покрытосеменные произошли от каких-то голосеменных, но на вопрос, какая именно группа этих последних дала начало высшему типу наземных растений, даются разные ответы. Некоторые исследователи пытаются искать предков покрытосеменных среди упомянутых нами в предыдущей главе (стр. 517) хвойниковых. Эти последние имеют, между прочим, настоящие сосуды в своей древесине, что сближает хвойниковые с покрытосеменными. Существуют также черты сходства в морфологии «цветка», который у хвойниковых имеет слабо развитый околоцветник, в процессах спорообразования, оплодотворения, развития зародыша. Однако до сих пор геологическая летопись не дает никаких сведений об истории хвойниковых, и вопрос об их отношениях к покрытосеменным остается пока нерешенным.

Нельзя не заметить большого сходства между шишками или «цветками» беннеттитов и настоящими цветками покрытосеменных. Однако гомология отдельных частей этих образований, как мы видели, не может считаться доказанной. Впрочем, вполне возможно, что предками покрытосеменных являются какие-то, пока не найденные, примитивные растения отряда *Williamsoniales*.

По мнению многих исследователей, двудольные представляют собой более древнюю группу, чем однодольные. Это подтверждается палеонтологической историей обоих классов. Однодольные появляются позже двудольных, и уже это позволяет полагать, что первые произошли от вторых. Однодольные в большинстве случаев — травянистые растения. В геологической летописи травянистые получают значительное распространение гораздо позже, чем древесные. Одним из признаков, характеризующих травянистые растения, является короткий жизненный цикл, в связи с которым они могут переживать неблагоприятные для их жизнедеятельности периоды (прежде всего — зиму) под землей или в виде семени. Повидимому, именно по этой причине они распространены, главным образом, в умеренной зоне и слабее представлены в тропической флоре. Поэтому возможно, что развитие травянистости было одним из этапов завоевания покрытосеменными новых местообитаний.

ЧАСТЬ ЧЕТВЕРТАЯ

# ВАЖНЕЙШИЕ ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

## ГЛАВА XXVIII

## ВОПРОСЫ ДАРВИНИЗМА В ПАЛЕОНТОЛОГИИ

### Палеонтология и понятие о виде

Как в водной части этой книги, так и в главах, посвященных отдельным типам органического мира, мы знакомились с некоторыми закономерностями филогенетического развития организмов. Теперь, когда читатель знаком уже в общих чертах с важнейшими для палеонтологии группами животных и растений, мы можем более полно рассмотреть закономерности истории органического мира на основе изложенных уже данных. Но сначала мы попытаемся более глубоко и более точно понять термин «вид», чем это было для нас возможно сделать до рассмотрения основных групп животного мира и их представителей.

Понятие «вид» приковывало и приковывает внимание многих исследователей. О нем много спорят, различные исследователи посвящают ему многочисленные страницы, целые главы своих трудов, даже отдельные книги. Но при всем этом нужна еще большая работа на методологически правильной основе для того, чтобы вопрос о виде получил более или менее удовлетворительное разрешение.

Здесь мы не будем пытаться дать более правильное определение вида, чем те определения, которые были приведены нами раньше (стр. 24 и 249); мы только отметим один момент, важный для правильного понимания этого термина, а именно непосредственную связь каждого вида с другими видами. Дело в том, что в тех случаях, когда палеонтолог имеет перед собой достаточно обильный материал, происходящий из нескольких непосредственно следующих друг за другом слоев, часто бывает крайне затруднительно провести границу между родственными видами. В этом убеждался всякий, кому удавалось проследить ход филогенетического развития на протяжении сколько-нибудь значительного отрезка времени. Примером такого положения могут быть хотя бы вивипарусы плиоцена Славонии, о которых мы упоминали на стр. 200. Палеонтологам иногда удается устанавливать ряды форм, из которых некоторые крайние резко отличаются друг от друга, но связываются между собой «переходными» формами настолько, что бывает трудно провести границу между родственными видами. Если мы имели бы ряд предков, т. е. такой ряд, в котором каждая последующая форма является потомком каждой предыдущей и непосредственно связана с последующей, то, строго говоря, все эти формы нельзя было бы резко разделить на виды даже в случае, если начальная и конечная формы ряда сильно отличались бы друг от друга. Действительно, к чему бы привело проведение резких граней между членами определенного непрерывного ряда предков, если бы мы имели все без исключения звенья цепи, составленной особями, из которых каждая последующая является бесспорным потомком каждой предыдущей? — Это привело бы к тому, что мы отнесли бы в некоторых случаях к двум разным видам два смежных поколения: к одному виду материнскую особь, а к другому — дочернюю особь. Более того, если бы перед нами был достаточно длинный ряд предков, то при резком разделении родов (и более крупных таксономических единиц) граница между двумя родами прошла бы также между «родителями» и их «детьми» (читателю следует серьезно продумать этот момент, весьма важный для уяснения понятия «вид»). На это можно было бы возразить, что практически такие полные ряды предков установить трудно и что отдельные звенья родословной цепи почти всегда остаются неизвестными. При таких обстоятельствах разграничение таксономических единиц, казалось бы, не встречает больших затруднений. Но это «преимущество», вытекающее из несовершенства, скудости наших теперешних познаний, конечно, не может быть положено в основу определения границ вида. Число установленных «цепей», или рядов, предков все более и более увеличивается. Мы могли бы привести много таких рядов, например, из плеченогих девона, аммонитов юры или брюхоногих и пластинчатожаберных третичных отложений. Достаточно показательными примерами располагает и история позвоночных. К тем примерам, которые даны в начале этой книги (стр. 19), здесь мы прибавим еще лишь один. На рис. 665 изображены три вида мастодонтов из неогена Европы: *Mastodon angustidens* (средний и верхний миоцен), *Mastodon longirostris* (нижний плиоцен) и *Mastodon arvernensis* (средний плиоцен и нижняя часть верхнего плиоцена). Эти виды, достаточно заметно отличающиеся друг от друга, принадлежат, согласно новейшим исследованиям, к одному «родословному», или «предковому», ряду. У самого древнего из этих видов мы видим довольно длинную нижнюю челюсть,

которая в дальнейшем укорачивается. Параллельно с этим происходит удлинение верхних бивней, которые у самого юного вида достигают значительной длины. Эти виды отличаются друг от друга и многими другими признаками строения, которые мы здесь не будем рассматривать. Но замечательно, что все эти три вида самым тесным образом связываются с многочисленными формами, которые оказываются «промежуточными» по особенностям своего скелета, как это выяснено работами многих исследователей.

Подобные примеры заставляют признать несостоятельность прежнего понимания термина «вид», как резко очерченной таксономической единицы. Новое определение этого понятия должно, с одной стороны, включать, как необходимый элемент, представление о единстве процесса филогенетического развития организмов; с другой стороны, оно должно указывать на то, что этот процесс разделяется на определенные, более или менее важные, этапы, соответствующие отдельным видам. Этими соображениями о существе вида мы здесь и ограничимся.

## Факторы эволюционного развития. Нынешнее состояние теории естественного отбора

Важнейшим из всех факторов видообразования является, безусловно, естественный отбор. Однако теория естественного отбора сравнительно мало продвинулась, после того как она была впервые сформулирована величайшим биологом прошлого столетия.

В течение всего последарвиновского периода биологи (ботаники, зоологи, палеонтологи и т. д.) занимались больше накоплением фактов и, действительно, накопили целые «горы» всевозможных данных о строении животных и растений, о физиологии их и т. д., работы же в области теории вообще и теории естественного отбора, в частности, шли относительно медленно и притом, как мы увидим далее, — далеко не всегда правильными путями. Поэтому-то в теории естественного отбора оказываются до сих пор слабо освещенными многие важнейшие моменты.

Некоторые из этих моментов мы отметим здесь для пояснения этого отставания теории от процесса накопления фактического материала. Так, известно, что Дарвин разработал весьма важное для эволюционного учения и палеонтологии учение о неполноте геологической летописи, показав скудость наших палеонтологических сведений об истории филогенетического развития организмов. Но после выхода в свет гениального произведения Дарвина до наших дней история организмов обогатилась колоссальными запасами фактов. С одной стороны, несмотря на неполноту геологической летописи, удалось установить с изумительной точностью историю отдельных веточек органического мира (мы уже знакомы с подобными филогенетическими рядами). С другой стороны, выяснилось, что отсутствие «незаметных переходов» между сменявшими друг друга фаунами объясняется не только скудостью, неполнотой летописи, но и тем, что в определенные моменты многие группы животных быстро вымирали, и их место столь же быстро захватывалось другими группами. Вместо того, чтобы развить дело, которому положил начало великий основоположник теории эволюции, и изучить сущность этих внезапных революционных перемен, которые теперь признаются всеми серьезными исследователями, многие палеонтологи ограничивались описанием соответствующих фактов или давали этим фактам в корне неправильные, даже нелепые объяснения — вроде объяснения вымирания аммонитов в конце мезозоя общим «одряхлением» этой группы, «ослаблением жизненной силы» (стр. 239) и т. д.

Следует, далее, обратить внимание на то обстоятельство, что биоценоз никак нельзя считать резко очерченной в пространстве и во времени постоянной, неизменной единицей, так как он всегда, из года в год, подвергается более или менее значительным, иногда очень резким, изменениям; кроме того, соседние биоценозы непосредственно и неразрывно связаны друг с другом. Поэтому вопрос о приспособлениях животных и растений, входящих в данное «сообщество», гораздо более сложен, чем это может нам казаться, если мы будем иметь упрощенное представление о биоценозе как о некоторой замкнутой единице, неизменной или подверженной лишь небольшим, более или менее правильным колебаниям. Поясним эту мысль одним примером из жизни нынешних млекопитающих. Северный Лабрадор (Северная Америка) лишен древесной растительности; он населен такими животными, как лисы, медведи, мыши, северные олени и другие. Количество мышей подвергается огромным колебаниям, сильно увеличиваясь через промежутки от трех до пяти лет. Так, в 1905 г. мыши распространились в колоссальном числе. В следующем же году количество их довольно резко снизилось. От колебаний в количестве мышей зависят колебания в количестве хищников, которые питаются ими. Так, осенью 1926 г. в некоторых частях Лабрадора, в связи с сокращением числа мышей, совы были очень редки: они частью вымерли, частью переселились в другие области. С другой стороны, в годы обилия мышей северные олени иногда совершенно покидают некоторые районы, так как мыши уничтожают растительность, которой питаются олени. Любопытно, что в эти годы увеличивается и количество белых куропаток, так как сильно расплодившиеся мыши привлекают внимание хищников, и куропатки менее страдают от этих последних.

Можно было бы привести еще много таких примеров, иллюстрирующих то положение, что биоценозы не неподвижны: они подвергаются большим колебаниям, состав их заметно меняется из года в год; следовательно, заметно меняются и условия существования каждого вида. Как в такой обстановке действует естественный отбор, вследствие которого, по учению Дарвина, выживают и размножаются животные, наиболее приспособленные к данным условиям? Эта сторона до сих пор остается мало изученной.

Теория Дарвина требует значительной дальнейшей разработки, усовершенствования и дополнения на основе огромного материала, накопившегося за ряд десятилетий.

## Эволюция и прогресс

На примере истории позвоночных мы видели, что каждый этап их развития означает приобретение новых признаков, которые делают этих животных все более и более приспособленными к жизни на суше. Поэтому мы и можем говорить, например, о том, что пресмыкающиеся более высоко организованы, чем земноводные, которые являются самыми несовершенными из наземных позвоночных, наименее изменившимися после перехода к жизни на суше в направлении приспособления к этой жизни, а следовательно, наиболее примитивными. Знакомые уже нам последовательные этапы развития наземных позвоночных приводят к млекопитающим, у которых тело наилучше приспособлено к самым трудным климатическим и другим условиям существования. Кроме того, у них, в отличие, например, от пресмыкающихся мезозоя, весьма высокого развития достигают полушария головного мозга, что является особенно важным оружием в борьбе за существование в самых разнообразных условиях. Итак, эволюция в общем является прогрессивной в том смысле, что в процессе эволюции организмы все лучше вооружаются для борьбы за жизнь и становятся менее зависящими от окружающих условий, и строение этих организмов становится более сложным.

Человек, как наиболее совершенный продукт эволюции, достиг весьма высокой степени относительной независимости от окружающей его природы и успешно подчиняет ее себе.

Но эволюция является в общем прогрессивной и для других типов животных, а также и для растений. Это свойство эволюционного процесса мало заметно и слабо изучено в отношении организмов морей и океанов, где условия существования (температура, соленость воды, свет, рельеф дна, характер грунта и т. д.) менее разнообразны и менее изменчивы, чем на суше. В море эволюция происходит медленнее, но ни в коем случае нельзя думать, что она в каких бы то ни было случаях совершенно останавливается. Даже те формы, которые кажутся при первом ознакомлении с ними почти неизменными на протяжении чуть ли не всего геологического времени (так, например, род *Lingula* из плеченогих), в действительности заметно изменялись, хотя все же гораздо меньше подавляющего большинства изученных до сих пор ископаемых.

Прогрессивное развитие позвоночных животных, происходившее на протяжении трех геологических эр, было давно замечено учеными и изучалось как зоологами, так и палеонтологами. Подтип позвоночных представляет собою наглядный пример прогресса в органическом мире.

То же можно сказать также о наземных растениях. Несколько иначе обстоит дело с различными типами беспозвоночных животных и с низшими растениями. Нет оснований сомневаться в том, что и здесь эволюция шла преимущественно в сторону прогресса, но выяснение этого в отношении только что упомянутых групп обычно встречает значительные затруднения. Затруднения эти связаны, во-первых, с тем, что диференциация основных групп беспозвоночных животных и низших растений происходила в чрезвычайно отдаленные времена, главным образом, в докембрийские, а во-вторых, с тем, что морфология и филогения низших организмов изучены в общем гораздо слабее морфологии и филогении высших организмов.

По мнению некоторых ученых, палеонтологическая история низших организмов показывает, что эти организмы эволюировали чрезвычайно медленно. Такое крайне медленное эволюционное развитие, по мнению этих ученых, не было связано со сколько-нибудь заметным прогрессом и обычно не шло за пределы изменений приспособления к тем или иным экологическим условиям. Однако более тщательное изучение подобных низших групп обычно показывает, что и у них эволюция совершалась гораздо быстрее, чем это представлялось палеонтологам прежде. В этом отношении разительный пример представляют обыкновенные мелкие фораминиферы. Изучение этих корненожек показало, что их филогенетическое развитие происходило не более медленно, чем в группах высших беспозвоночных и даже во многих группах позвоночных животных. Среди низших растений аналогичный пример представляют водоросли сифонеи (стр. 450).

Подобные факты показывают, что прежнее представление о чрезвычайно медленной эволюции низших организмов требует решительного пересмотра. В то же время биологическое изучение различных групп беспозвоночных показывает, что древнейшие представители некоторых типов по своей организации стояли, несомненно, ниже, чем многие более новые группы тех же типов. Так, трилобиты представляют собою более низко организованную группу, чем другие, более новые группы водных членистоногих, ракообразные и ракоскорпионы.

Однако не следует думать, что в пределах одной и той же группы животных более высокоорганизованные формы появлялись всегда позже менее высокоорганизованных. У нас нет, например, данных, которые позволяли бы нам считать триасовых аммонитов рода *Pinacoceras* (стр. 221) менее высокоорганизованными, чем каких-либо аммонитов юрского или мелового периода.

Иногда более высокоорганизованные представители какой-либо определенной группы организмов вымирают по тем или иным причинам, а менее высокоорганизованные формы той же группы продолжают жить и давать начало новым филогенетическим ветвям. При этом вполне возможно, что некоторые ранние члены этих последних будут менее высоко организованы, чем упомянутые вымершие высокоорганизованные представители той же группы.

Здесь, однако, надо заметить, что общий прогрессивный характер эволюции отнюдь не исключает возможности в отдельных случаях регресса, который ведет от сложного к простому. Регресс совершается, например, у паразитов, для которых оказываются лишним бременем многие органы, имевшиеся у них до перехода к паразитическому образу жизни. У сидячих животных (у мшанок, у плеченогих, у усоногих раков) исчезают, например, некоторые органы чувств. У животных, приспособившихся к жизни в темноте, редуцируются глаза (например, у некоторых трилобитов,—стр. 226).

## Адаптивная радиация

Общий прогрессивный характер эволюции отнюдь не указывает на то, что она идет по какому-то предустановленному пути, что она направлена к какой бы то ни было цели. Она является непрерывным процессом приспособления к более или менее изменяющимся условиям среды. Замечательно, что при этом эволюция в пределах одной и той же таксономической единицы может итти по самым разнообразным направлениям. О таком расхождении путей эволюции в связи с приспособлением к различным условиям жизни сам Дарвин говорит так: «Изменившиеся потомки всех господствующих и распространяющихся форм стремятся приспособиться к многочисленным и весьма разнообразным местам в экономике природы». Позже одним из крупных современных палеонтологов, Г. Осборном, был сформулирован закон адаптивной радиации (по-латыни, adapto—значит «приспособляюсь»). «Согласно этому закону, — говорит Осборн, — каждая обособленная область, если она велика и представляет достаточное разнообразие в отношении топографии, почвы, климата и растительности, дает начало разнообразной фауне млекопитающих. От примитивных центральных типов отходят по всем направлениям ветви, у которых зубы и хватающие органы видоизменены таким образом, чтобы была использована всякая возможность добывания пищи и приспособления тела, членов и ног ко всевозможным условиям среды. Чем обширнее область и чем разнообразнее условия существования, тем большего разнообразия достигает в результате фауна млекопитающих». «Наиболее примитивные из млекопитающих были, вероятно, мелкими насекомоядными или всеядными формами и поэтому имели зубы с низкими коронками, двигались медленно и жили либо на поверхности земли, либо на деревьях; ноги у них были короткие, снабженные когтями». «В поисках пищи и скрываясь от врагов, животные селятся в разнообразных местах, и конечности их претерпевают изменения в четырех различных направлениях: они становятся либо р о ю щ и м и, либо п л а в а т е л ь н ы м и, т. е. приспособленными к «земноводному», а далее — к водному образу жизни, либо б е г а ю щ и м и, т. е. приспособленными к бегу, к быстрому передвижению по поверхности суши, либо л а з а ю щ и м и — приспособленными к жизни на деревьях. Жизнь на деревьях приводит, как к конечной стадии, к «парашютовому» типу летающей белки и некоторых летающих сумчатых или к настоящему летающему типу летучих мышей».

Мы видели, что адаптивная радиация наблюдается отнюдь не только у млекопитающих:— она происходит у всех решительно типов организмов. В частности, ее можно заметить и при изучении морских беспозвоночных животных. Мы можем привести примеры адаптивной радиации у морских лилий (эволюция типов строения, приспособленных к различным условиям грунта и глубины, развитие подвижных бентонных и плавающих форм,—стр. 110), у морских ежей (развитие форм, приспособленных к различным условиям субстрата и к различным видам пищи,—стр. 124), у плеченогих (эволюция различных способов прикрепления и развитие неприкрепленных форм,—стр. 151), у пластинчатожаберных (приспособления к самым разнообразным условиям грунта, движения воды, солености, температуры; выработка самых разнообразных способов защиты, прикрепления и движения,—стр. 187), у брюхоногих (эволюция многочисленных типов, приспособленных к жизни в воде и на суше, развитие разнообразных способов питания, стр. 206) и т. д. Читатель, познакомившийся с фактическим материалом, изложенным в предыдущих главах этой книги, может без труда найти примеры адаптивной радиации всех крупных групп животных.

## Корреляция

Великий основатель сравнительной анатомии и палеонтологии Кювье установил так называемый закон корреляции, или взаимозависимости, различных органов, в силу которого определенное морфологическое строение отдельных частей организма всегда связано с определенным морфологическим строением других частей. Однако Кювье и другие ученые, которые считали виды неизменными, эмпирически устанавливая явления корреляции, не могли вполне уяснить себе происхождение этих явлений. Эволюционистскую постановку этого вопроса впервые дал Дарвин. Под выражением «коррелятивная изменчивость» Дарвин разумеет тот факт, что все органы живого существа находятся в тесной взаимной связи, так что «когда маленькие изменения появляются в какой-нибудь одной части и накопляются естественным отбором, другие части также претерпевают изменения».

В предыдущих частях нашей книги читатель может найти немало примеров такой корреляции. Так, у грифей (стр. 168) с их рогообразно изогнутой макушкой левой створки коррелятивно связаны такие признаки, как малая поверхность прирастания, свободный, неприкрепленный образ жизни взрослых особей, несколько вогнутая форма правой створки и другие. У многих водных членистоногих, живущих на илистом дне, глаза находятся на верхней стороне головы и приближены к средней линии, а хвост при этом имеет форму шипа (примеры: оленеллус, эвриптерус, лимулус); у слонов, животных с массивной головой и тяжелым туло-

вищем, неразрывно связаны между собой такие признаки, как форма (и величина) головы, форма (и величина) бивней и коренных зубов, строение шеи, строение конечностей и т. д. и т. д. То же самое мы наблюдали и в отношении других групп млекопитающих (например, наиболее высокие коронки зубов наблюдаются у тех представителей семейства лошадей, которые имеют лишь по одному пальцу на каждой ноге).

Характер коррелятивной связи во многих случаях остается до настоящего времени неясным, непонятным; в этих случаях мы все еще не знаем, почему изменение одной части сопровождается изменением другой, — в чем причина этой сопряженности. В других случаях удается подойти к выяснению причин коррелятивной связи. Например, у кальцеолы (стр. 83) мы наблюдаем два необыкновенных для четырехлучевых кораллов признака: существование крышечки и уплощение одной стороны стенки коралла. Любопытно, что и у других четырехлучевых кораллов, имеющих крышечку, есть уплощенная сторона стенки. Некоторые из таких кораллов имеют одну крышечку и одну уплощенную сторону, но у рода *Goniophyllum* (стр. 83) устье закрывается четырьмя треугольными крышечками, и кораллит имеет четыре уплощенные стороны. Таким образом, число уплощенных сторон соответствует числу крышечек. Изучение «крышечных» кораллов установило, что уплощение боковой поверхности зависит от существовавшего у этих кораллов способа нарастания крышечки.

Кювье, а вслед за ним и палеонтологи последующих поколений пытались восстанавливать скелет животного на основании изучения некоторой, относительно небольшой, части этого скелета. Надо сказать, что палеонтолог, который таким образом восстанавливает скелет животного, должен быть чрезвычайно осторожен, так как «корреляция» может оказаться несуществующей, мнимой.

Приведем пример ошибки при подобном восстановлении скелета на основании корреляции. Когда в третичных отложениях Монголии был найден череп гигантского носорога (который был назван *Baluchitherium*,—см. стр. 415), была произведена попытка восстановить по этому черепу весь скелет животного. Однако после этого был найден полный скелет очень близкого к этому животному индрикотерия. Этот скелет, изученный академиком А. А. Борисяком, показал, что восстановление белучитерия было сделано крайне неудачно.

Устанавливая явления корреляции, мы должны учитывать конкретные условия этих явлений в каждом отдельном случае. Возьмем для примера корреляцию между высотой зубов и длиной стопы у многих млекопитающих. В большинстве случаев высокие коронки зубов бывают у травоядных млекопитающих с удлиненными костями стопы. Это мы отметили у лошадей (стр. 411). Такая корреляция вполне понятна. Увеличение высоты коронок зубов связано, как мы видели, с питанием травами, а питание травами в свою очередь связано с жизнью на открытых пространствах, где и растут эти травы; для животных же, живущих на открытых пространствах, весьма важна способность быстрого бега, в связи с чем у них и удлиняются нижние сегменты конечностей. Но не всегда существует корреляция между высотой коронок зубов и длиной пястных и плюсневых костей: если, например, длинноногие формы не питаются сравнительно жесткой травянистой растительностью, то у них зубы могут оставаться низкокоронковыми. Низкокоронковые коренные зубы были у похожих на лошадь халикотериев (рис. 650), у которых передние ноги были, правда, длиннее задних. Эти вымершие животные замечательны, между прочим, и тем, что, принадлежа к отряду непарнопалых (стр. 419), они в то же время, как это ни странно, не имели копыт: вместо этих последних у них на пальцах были когти. Это «несоответствие» строения пальцев строению всего остального скелета было причиной того, что, встречая черепа и кости ног, ученые долго не подозревали, что те и другие принадлежат одной и той же форме. Таким образом, здесь отсутствует существующая у многих других млекопитающих корреляция между определенным строением скелета и наличием копыт. Таким образом, при изучении корреляции надо избегать опрометчивых обобщений: чтобы понять корреляцию, надо выяснить функции органов и образ жизни данной формы.

Признаки, возникающие в силу коррелятивной связи с признаками, по которым происходит отбор, могут быть совершенно бесполезными для вида, лишенными какого бы то ни было адаптивного значения. Таким образом, отбор может косвенным образом закреплять признаки, которые, будучи сопряжены с теми или иными приспособлениями, сами по себе не представляют никакой выгоды для организма. Это нам следует иметь в виду в тех случаях, когда антидарвинисты пытаются опровергать учение Дарвина на том основании, что не все признаки животных и растений можно толковать как результат отбора полезных изменений: теория Дарвина предусматривает и объясняет подобные случаи. Весьма широко распространенным типом таких изменений являются изменения коррелятивные.

## Эволюция органов и их функций

Прослеживая эволюционное развитие различных групп организмов, мы наблюдаем глубокие морфологические изменения, приводящие к коренному преобразованию организации: появляются новые органы, иногда чрезвычайно сложно построенные, исчезают или резко изменяются существовавшие ранее органы, возникают новые типы строения, совершенно не похожие на родоначальные типы.

Противники учения Дарвина нередко утверждают, что учение это может объяснить лишь сравнительно слабые, незначительные, главным образом, количественные изменения животных и растений, совершающиеся в пределах одного и того же типа строения, но бессильно объяснить возникновение новых типов строения, резко отличающихся от родоначальных форм. Новые типы строения, по мнению многих антидарвинистов, возникают не путем

постепенных приспособлений в силу естественного отбора, а сразу, путем внезапного превращения, вызываемого какими-то таинственными причинами.

Дарвин тщательно рассматривает этот вопрос, учитывая всю его важность для эволюционной теории. «Если бы возможно было показать, — говорит Дарвин, — что существует сложный орган, который не мог образоваться путем многочисленных, последовательных, незначительных изменений, моя теория потерпела бы полное крушение. Но я не могу найти такого случая». Как осуществлялись подобные коренные морфологические изменения животных или растений? Дарвин показывает, что любые, даже самые сложные органы могли «образоваться посредством ряда переходных ступеней». Он подробно рассматривает разнообразные «способы перехода» — способы эволюционного развития новых типов строения, характеризующихся глубоким качественным изменением организации.

Дарвин отмечает тот факт, что в очень многих случаях один и тот же орган исполняет одновременно совершенно различные функции. Например, у некоторых животных «пищеварительный канал несет функции дыхания, пищеварения и выделения». «В таких случаях, — говорит Дарвин, — естественный отбор, если бы это было выгодно, мог бы специализировать целый орган или часть органа, выполнявшего раньше две функции, только на одной какой-нибудь функции, и, таким образом, нечувствительными ступенями глубоко изменил бы их характер». Таким образом, один из важных «способов перехода» связан, по Дарвину, с тем, что орган нередко исполняет не одну, а несколько функций.

Другой крайне важный способ перехода зависит, по Дарвину, от того, что два различных органа, или один и тот же орган в двух очень различных формах, могут исполнять одновременно у одной и той же особи одну и ту же функцию. Один из приводимых Дарвином примеров — два способа дыхания у двоякодышащих рыб, с которыми мы познакомились в главах XVI и XVII этой книги.

При изучении способов перехода необходимо, как утверждает Дарвин, иметь в виду возможность превращения одной функции в другую. Это превращение функции в другую функцию, или смену функций, Дарвин поясняет примерами. Один из этих примеров касается усоногих ракообразных (см. стр. 273) — группы, которую Дарвин изучал сам в течение многих лет. Стебельчатые усоногие имеют две маленькие складки кожи, «которые служат, благодаря липкому выделению, для прикрепления яиц до тех пор, пока из них не вылупится молодь внутри мешочка». Эти усоногие не имеют жабер, а вся поверхность их тела и мешочка, вместе с только что упомянутыми складками кожи, служит для дыхания. Следовательно, эти яйценосные складки, наряду с основной их функцией, в некоторой степени участвуют в дыхании. Дарвин установил, что у других усоногих, а именно у *Balanus* и его ближайших родичей, эти яйценосные складки изменились в жабры. Таким образом, — заключает Дарвин, — две складочки, первоначально служившие для прикрепления яиц, постепенно, под влиянием естественного отбора, превратились в жабры, просто увеличившись в своих размерах и утратив свои липкие железы.

Дарвин тщательно разбирает и многочисленные случаи «переходов» и доказывает, что возникновение самых сложных и своеобразных структур, например, китового уса (см. стр. 433) беззубых китов и крыла летучих мышей (стр. 401 и рис. 6), исчерпывающе объясняется его теорией. Во всех таких случаях строение органов изменяется в тесной взаимозависимости с изменениями функций этих органов.

Изменения в образе жизни обычно связаны с более или менее глубоким изменением в морфологии организма, с приспособлением строения к измененным отношениям к среде. Инстинкты и повадки животных изменяются.

Общеизвестно, например, что дятел приспособлен к лазанию по стволам деревьев и выклевыванию насекомых в трещинах коры. Но в Северной Америке встречаются, — говорит Дарвин, — дятлы, питающиеся, главным образом, плодами, а также и такие дятлы, которые ловят насекомых на-лету. На равнинах бассейна Ла-Платы, где почти нет деревьев, встречается, по словам Дарвина, дятел, который не лазит по деревьям и строит гнезда в норах по берегам рек (а не в дуплах деревьев, как это обычно делают дятлы). Оляпка, или водяной дрозд, в строении которой, по словам Дарвина, самый проницательный наблюдатель не заметил бы никаких признаков приспособления к пребыванию в воде, живет на реках, добывает себе пищу, бегает по дну или плавает, пользуясь крыльями как веслами. Может ли что-нибудь быть очевиднее того, что перепончатые лапы гусей и уток приспособлены для плавания? И тем не менее, — говорит Дарвин, — есть горные гуси, обладающие перепончатыми лапами, но лишь изредка приближающиеся к воде. В подобных случаях черты образа жизни изменились без соответствующего изменения строения. В других случаях изменения повадок мы замечаем, что и строение начало несколько изменяться, приспособляясь к измененному образу жизни. Так, например, упомянутый уже земляной дятел Ла-Платы обнаруживает, по Дарвину, кое-какие морфологические черты, связанные с переходом от древесного к наземному образу жизни (хвостовые перья не так жестки, клюв не так прям и не так крепок, как у типичного дятла).

Палеонтологическая история органического мира знакомит нас с огромным количеством подобных морфологических изменений, связанных с изменениями функций различных органов. В этой области, как и во многих других, применение учения Дарвина к изучению палеонтологических объектов дает чрезвычайно ценные результаты. Много данных такого рода можно найти в фактическом материале, изложенном в главах этой книги, посвященных обзору отдельных групп животных и растений. Здесь мы ограничимся указанием лишь на некоторые примеры, полагая, что читатель, продумывая изучаемый материал, сам найдет в этом последнем немало аналогичных случаев.

В классе морских лилий мы наблюдаем значительное изменение функции рук и усиков у многих форм, перешедших от «прикрепленной» к «свободной» жизни. Эти органы в различных случаях приобретают функции передвижения по дну или плавания; у некоторых форм значительные изменения рук связаны с переходом к планктонной жизни (стр. 111).

Немало любопытных случаев изменений органов в связи с изменением функций представляет класс морских ежей. Здесь можно отметить случаи изменения функций амбулякральных ножек, которые иногда утрачивают функцию передвижения и специализируются на функции дыхания, причем значительно изменяется форма амбулякральных полей и отверстий (стр. 123). Огромное значение имеет переход от рта правильных ежей, вооруженного мощным челюстным аппаратом, приспособленным к разгрызанию твердых предметов, к лишенному аристотелевого фонаря рту таких ежей, как эхинокорис и микрастер (стр. 125). Заслуживают внимания изменения функций игол морских ежей и, в частности, развитие педицеллярий (стр. 114). Среди плеченогих имеются формы, у которых ножка приобрела функцию роющего органа (стр. 141). Из класса пластинчатожаберных моллюсков ограничимся одним примером — изменением аппарата открывания и закрывания раковины у *Pholas*: здесь, как мы знаем, функцию открывания принял на себя передний замыкающий мускул (стр. 187). Из класса брюхоногих моллюсков приведем один очень любопытный пример. Брюхоногие рода *Vermetus* (стр. 207) в связи с переходом к прикрепленной жизни приобрели своеобразный способ питания: из особой железы, находящейся под ротовым отверстием, у них выделяется слизь, образующая пленочку, которая плавает в воде. К этой пленочке прилипают мелкие организмы, вместе с которыми пленочка постепенно поглощается через ротовое отверстие.

Изучение эволюции позвоночных обнаруживает множество поучительных случаев коренного изменения органов, связанного с изменением функций. В этом отношении замечательна история слуховых косточек. Как мы уже знаем, две слуховые косточки млекопитающих — молоточек и наковальня — входили, у пресмыкающихся и ниже стоящих форм, в состав челюстного аппарата (стр. 337). Третья слуховая косточка, стремечко, — единственная слуховая косточка у рептилий и амфибий — развилась из элемента, который у рыб служил подвеском для челюстей (стр. 392). На еще более раннем этапе эволюционного развития и эта косточка и челюсти входили, у древнейших бесчелюстных позвоночных, в состав аппарата жаберных дуг. Таким образом, элементы, входившие в состав органов дыхания, позже, у более высокоразвитых форм, стали обслуживать функцию питания, а еще позже, у высшего класса позвоночных, — функцию слуха. В главе, посвященной млекопитающим, читатель найдет много случаев изменений морфологии зубов, связанных с изменением — более или менее радикальным — функции этих зубов.

Нетрудно видеть, что изучение таких «способов перехода» необходимо для понимания эволюционной истории органического мира и ее связи с развитием среды.

## Факторы, которые ограничивают возможные пути эволюции

У животных и растений могут вырабатываться самые разнообразные приспособления: эволюция каждого организма может итти, как мы только что отметили, во многих разнообразных направлениях; но все же способность организма видоизменяться не безгранична. Какими же факторами ограничивается эта способность? — Пределы этой способности зависят, вообще говоря, от строения данного организма и от филогении, которой определяется это строение.

Здесь следует упомянуть о законе необратимости эволюции, который обычно называется законом Долло. Долло формулировал этот закон следующим словами: «Организм не может вернуться, хотя бы частично, к прежнему состоянию, которое уже пройдено рядом его предков». Наземные позвоночные, перешедшие к водному образу жизни, не могли вновь стать рыбами, какими были их отдаленные предки (стр. 351); эти наземные позвоночные не могли в процессе приспособления к водной среде вновь приобрести утраченные их отдаленными предками «рыбьи» органы, например жабры. Поэтому, вполне приспособившись к водному образу жизни, ихтиозавры остались пресмыкающимися, а киты и дельфины — млекопитающими. Некоторые ученые придают «необратимости» эволюции характер какого-то мистического начала, в силу которого организм стремится во что бы то ни стало избегнуть повторения уже пройденного его предками отрезка эволюционного пути. В действительности же эта закономерность, подмеченная Долло, имеет вполне естественные причины. Невозможно представить себе, чтобы строение организма, выработанное в длительном и сложном процессе эволюции, являющееся как бы «наследием» этой эволюции, утратило бы все следы определенного, хотя бы и небольшого отрезка пройденного пути и вернулось бы к первоначальному состоянию. Филогенетическая история отражается и в индивидуальном развитии, и в строении взрослого животного: она не исчезает бесследно. Так, дельфин, наземные предки которого прошли длинный и сложный путь эволюции на протяжении сотен миллионов лет, является продуктом этой эволюции. Переход млекопитающего к водному образу жизни не может «вычеркнуть» всю эту продолжительную историю, и дельфин остается поэтому млекопитающим.

Еще труднее представить себе возвращение утраченных органов. Предки ихтиозавра на одном из ранних этапов филогенетического развития наземных позвоночных совершенно утратили хвостовой плавник. У премыкающихся предков ихтиозавра этого плавника не было и в помине, у водных рептилий он возник, конечно, не путем «восстановления» давным-давно утраченного органа, что было бы необъяснимым и таинственным процессом, а путем развития нового аналогичного органа. Поэтому хвостовой плавник у ихтиозавров имеет совершенно иное строение, чем у рыб (стр. 353).

Возможности эволюции в значительной степени определяются высотой организации животного на данном этапе филогенетического развития. Так, в силуре, когда из рыб, вероятно, близких к кистеперым, развились первые наземные позвоночные, эти последние не могли сразу приобрести признаки пресмыкающегося, минуя этап, характеризуемый классом земноводных. Еще менее возможно было бы развитие из рыб сразу млекопитающих, даже в том случае, если бы млекопитающие были гораздо лучше приспособлены к природе силурийской суши, чем земноводные. Таким образом, эволюция организмов проходит один этап за другим; из рыб развиваются земноводные, из земноводных — пресмыкающиеся и т. д.

## Специализация

Специализацией мы называем более или менее высокую степень приспособления к определенным конкретным условиям существования. Так, лошадь является хорошим примером специализации, потому что она удивительно хорошо приспособлена к бегу и к травоядному питанию.

Древнейшие из известных нам пресмыкающихся были неспециализированными формами: мы не видим в них резких признаков приспособления к строго определенным условиям жизни, к определенному роду пищи и т. д. Затем примитивные пресмыкающиеся претерпевают «адаптивную радиацию»: селятся везде, где только возможна жизнь, и приспособляются к специфическим условиям каждого участка, каждого уголка. Происходит специализация, которая наблюдается у господствующих групп пресмыкающихся, особенно в юрском и в меловом периодах (стр. 348—378).

Много примеров узкой специализации можно указать среди динозавров и других пресмыкающихся мелового периода, каковы знакомые нам морские «гады» — ихтиозавры (стр. 353) и плезиозавры (стр. 355), а также летающие «драконы» — птерозавры (стр. 360).

Специализация, конечно, дает виду большие преимущества в борьбе за существование. Но эти преимущества имеют силу лишь в узких рамках строго определенных условий существования. Поэтому узко специализованный вид находится в полной зависимости от наличия этих условий: при этих условиях он успешно борется за жизнь, достигает «расцвета», оттесняя конкурентов; но малейшее изменение в окружающей обстановке, в частности, в составе биоценоза, грозит этому виду крупными бедствиями и нередко немедленной гибелью. Таким образом, в специализации — и сила и ничтожество этого животного.

## Смена фаун и флор; революции органического мира

При рассмотрении различных классов организмов нам не раз приходилось констатировать быстрое исчезновение и быстрое появление тех или иных групп. Так, к концу палеозоя быстро исчезают четырехлучевые кораллы, которые широко распространены от силура до перми (они представлены в пермских отложениях не только одиночными, но и колониальными формами). В мезозое с самого начала существуют лишь шестилучевые кораллы. В верхнем палеозое из морских ежей имеются почти исключительно «древние»; к концу же палеозоя почти все они исчезают, и, начиная от триаса, этот класс представлен, за чрезвычайно редкими исключениями, «новыми» ежами. Замечательно также быстрое исчезновение, в конце меловой эпохи, аммоноидей, которые на протяжении мезозоя представлены огромным количеством форм. Резкие перемены флоры были отмечены на грани нижней и верхней перми и на грани нижнего и верхнего мела. Быстрый, революционный характер этих перемен в органическом мире теперь можно считать общепризнанным; в настоящее время совершенно прочно установлено, что считать быстроту этих событий кажущейся, зависящей лишь от неполноты наших знаний, никак нельзя.

Чтобы подойти к пониманию непосредственных причин великих переворотов в органическом мире, возьмем знакомый уже нам пример исчезновения мезозойских групп пресмыкающихся и распространение млекопитающих на грани мелового и третичного периодов.

К концу мелового периода многочисленные группы пресмыкающихся достигли, как мы уже видели, высокой степени специализации. А узкая специализация делает существование возможным лишь в более или менее узких рамках определенных условий живой и неживой природы. Узко специализированные виды животных могут жить, благоденствовать и даже господствовать при данной конкретной обстановке. Малейшее изменение этой обстановки грозит этим видам не только лишением господства, но и гибелью. Далее, специализация связана с успешным развитием одних органов при значительном отставании развития других. Это значительно ограничивает возможные пути эволюции. Относительно неспециализированный, более или менее примитивный вид может жить в различных условиях; мало того, он может развиваться в самых разнообразных направлениях, так как у такого вида различные органы и части тела развиты более или менее равномерно. У специализированного же вида пути возможной эволюции резко ограничиваются.

Таким образом, господство динозавров и других пресмыкающихся конца меловой эпохи было во всяком случае далеко не прочным.

Далее, мы видели, что путем длительной эволюции в относительно благоприятных условиях вырабатывались многочисленные крупные, нередко огромные формы, как хищных, так и травоядных пресмыкающихся. Эти значительные или огромные размеры были в свое время полезны: они помогали колоссам мезозойской фауны занимать господствующее положение, так как мелкому животному трудно вступать в борьбу или в соперничество с могучим гигантом. Но в то же время значительная величина может оказаться крайне невыгодной при некотором изменении внешних условий, может превратиться из приспособления в помеху. Так,

чем больше животное, тем труднее ему спрятаться от опасных хищников, тем труднее ему найти достаточное количество пищи и т. д.

Надо также учесть и то обстоятельство, что господствующее положение вида животных, живущих в весьма благоприятных для них условиях, при отсутствии сильных врагов и конкурентов должно вести к некоторому ослаблению борьбы за жизнь, или к своеобразному «извращению» этой борьбы, а следовательно, к ослаблению естественного отбора. В результате слабые особи, которые в обычных условиях уничтожались бы, при «господстве» и «благоденствии» могут выживать и давать потомство, тем самым понижая общий уровень сопротивляемости вида. Как мы видим, благоприятные условия существования приносят расе не только «пользу», но и «вред».

Все эти соображения приводят нас к выводу, что господство мезозойских высокоспециализированных пресмыкающихся таило в себе зародыш их гибели.

Какие же события внешнего мира были в конце мелового периода ближайшими причинами крушения этого господства? — Из того, что господство это стало непрочным, мы можем заключить, что события, погубившие многочисленных властелинов мезозоя, могли не иметь характера крупных революций в земной коре и всеобщей катастрофической перемены лика Земли. Зависимость изчезновения господствующих пресмыкающихся мезозоя от тех или иных конкретных геологических событий пока нельзя, повидимому, считать прослеженной достаточно полно. Из явлений, имевших место в жизни органического мира, гибели пресмыкающихся, очевидно, в значительной мере способствовало развитие млекопитающих. Этот вопрос мы рассмотрим в разделе, посвященном вымиранию (стр. 540).

Мы видели, что специализация ведет к ограничению эволюционных возможностей. Она дает организмам значительные выгоды и может вести к их господствующему положению в биоценозах. Но при перемене условий окружающего мира сильно специализированные формы гибнут первыми. Их место занимают представители относительно примитивных групп, которые в высокой степени способны к эволюционным изменениям, к адаптивной радиации и к специализации.

Среди рассмотренных в предыдущей главе групп мы можем найти много примеров гибели специализированных. Из брюхоногих можно назвать хотя бы меловых нерией (стр. 202) или плиоценовых валенсиеннезий (стр. 205); из пластинчатожаберных любопытны рудисты (стр. 185).

Специализированной группой являются аммониты юры и мела, характеризующиеся сложно рассеченной перегородочной линией и нередко имеющие сложную скульптуру. Эта чрезвычайно богатая видами группа вымирает в конце мезозоя. В гибели их сыграли, повидимому, крупную роль настоящие костистые рыбы, наиболее высокоорганизованные из рыб по устройству скелета, отличные пловцы. Настоящие костистые рыбы известны уже из верхней юры, но расцвета достигают в середине мелового периода (стр. 325).

Из древних специализированных групп заслуживают особого внимания четырехлучевые кораллы. Можно думать, что заменившие их в мезозое шестилучевые кораллы существовали в виде примитивных форм, лишенных прочного скелета в палеозое. Такие примитивные «кораллы», обладая значительной способностью изменяться в различных направлениях, могли быть предками настоящих шестилучевых кораллов.

## Так называемые «законы» эволюции

Для объяснения различных фактов (нередко мнимых фактов) эволюционной истории организмов сплошь да рядом предлагаются принципиально недопустимые, противонаучные гипотезы и теории. Некоторые ученые с полной откровенностью дают виталистические объяснения эволюционного процесса, т. е. предлагают признать в этом процессе вмешательство сверхъестественных сил. Но большинство биологов считает невозможным принятие откровенно виталистических теорий.

Гораздо чаще мы встречаем виталистические по существу «законы» и теории, авторы которых не называют себя виталистами, или даже объявляют себя противниками витализма. При рассмотрении систематики ископаемых животных мы познакомились со взглядами некоторых ученых относительно дегенерации различных групп животных, а также относительно «расовой старости» (стр. 239), и отмечали, что эти воззрения являются по существу признанием сверхъестественного начала.

Так называемый закон неспециализации был предложен известным американским палеонтологом Копом. По этому закону к эволюционному развитию способны только организмы, не обладающие специализацией. Мы уже видели, что известная степень специализации некоторым образом ограничивает возможность приспособляться к изменяющимся условиям существования. Но даже самая крайняя специализация отнюдь не лишает организмы способности изменяться, давать мутации и даже не уменьшает этой способности. Поэтому и специализированные формы могут претерпевать эволюцию, и они претерпевают ее до тех пор, пока не возникают такие новые условия существования, к которым эти животные не успевают приспособиться из-за того, что вся их организация слишком узко специализировалась к совершенно определенным прежним условиям. В то же время те животные, которые были в меньшей степени приспособлены к какой-либо определенной конкретной обстановке, которые по своей организации вообще могут существовать в весьма разнообразных условиях, выживают и успевают приспособиться к изменившейся обстановке.

Надо совершенно отвергнуть телеологическое понимание «закона неспециализации», поддерживаемое некоторыми палеонтологами Запада, которые игнорируют значение изменений среды и думают, что специализированные организмы утрачивают способность изменяться

и «попадают в тупик»; при этом, по мнению этих ученых, специализация ведет к выработке явно невыгодных для животного особенностей строения.

Подобное толкование значения специализации мы находим у известного французского палеонтолога Депере, который говорит: «Основной закон, направляющий филогенетические ветви ко все большей и большей специализации некоторых, по крайней мере, сторон их строения, не всегда находится в очевидном соответствии с простым удовлетворением функциональных потребностей и с наилучшим приспособлением к среде. Рассмотрим, например, особенности эволюции бесчисленных ветвей аммонитов. Одним из наиболее обычных признаков этой эволюции является постепенное и все увеличивающееся усложнение рисунка перегородочной линии, т. е. линии пересечения перегородок, отделяющих жилые камеры, с внешней стенкой раковины. Эти последовательные перегородки выделяются мантией животного, более или менее рассеченный и вырезной край которой воспроизводится перегородочной линией раковины. Такое сложное очертание края мантии представляет, надо думать, маловажный зоологический признак; в нем трудно видеть какой-нибудь прогресс для данной ветви или наилучшее приспособление к физиологическим потребностям. И тем не менее постепенное усложнение лопастей и седел перегородочной линии является общим правилом во всех ветвях аммонитов настолько, что признаки, связанные с формой перегородок, были взяты палеонтологами как наиболее существенные для установления родов и семейств. Итак, усложнение перегородок представляется нам нормальной, прогрессивной, или, если угодно, высокоспециализированной фазой развития каждой ветви аммонитов». «Филогенетические ветви подчинены общему закону, который более или менее быстро и часто, без видимой механической или функциональной причины, направляет их по пути все более и более выраженной специализации». Но, как мы уже знаем, у нас нет никаких оснований соглашаться с Депере в том, что сложно рассеченная перегородочная линия — «маловажный зоологический признак»,—этот признак имел весьма большое биологическое значение (стр. 240).

Итальянский ученый Роза является автором «закона», согласно которому филогенетические ветви обнаруживают прогрессивное уменьшение изменчивости. Это значит, что более поздние члены филогенетических ветвей менее изменчивы, дают меньше разновидностей, чем более ранние. Способность к изменчивости, по Роза, постепенно ослабевает и в конце концов у сильно специализированных форм совершенно иссякает; поэтому эти формы и вымирают. Таким образом, филогенетические ветви уже в самом начале обречены на вымирание вследствие истощения способности изменяться. Этот виталистический «закон» должен быть полностью отвергнут нами.

Отметим еще один «закон» палеонтологии, который иногда называется законом Депере. Это — «закон» увеличения роста в филогенетических ветвях. Согласно этому закону, размеры членов одной и той же филогенетической ветви, одной и той же «предковой линии» увеличиваются по мере того, как мы поднимаемся от самых древних форм к более новым. Надо заметить, что тщательное изучение некоторых филогенетических ветвей показывает, что развитие происходило именно от форм более мелких к более крупным.

Дарвин указывает на то, что увеличение тела травоядных животных может облегчать защиту против многих хищных зверей. Естественно, что и для этих последних увеличение абсолютных размеров может быть весьма полезным, так как вместе с увеличением тела животные обычно становятся сильнее. Но мы не имеем никаких оснований обобщать это явление, возводить его в степень всеобщего закона. Между тем, Депере считает этот закон одним из самых важных законов, установленных работами современных палеонтологов. Какая же причина может побуждать организмы развиваться обязательно в сторону увеличения размеров? Нетрудно видеть, что эта «всеобщая причина» какого-то таинственного, виталистического характера. Это не означает того, что в определенных случаях развитие не может вести именно от маленького к крупному. Это происходит, как мы уже отмечали, в эволюции семейства лошадей и многих других групп млекопитающих. Но в таких случаях мы должны искать причину этого явления, а не ссылаться на всеобщий закон.

Величина тела для нас есть прежде всего приспособление. Известно, например, что у организмов, приспособившихся к псевдопланктонному образу жизни, тело принимает маленькие размеры: это есть следствие приспособления к прикреплению к пловучим предметам.

Для многих бентонных животных увеличение тела представляет несомненную выгоду. Это касается, например, случаев возрастания размеров, связанных с резким утолщением панцыря прикрепленных организмов, например рудистов (стр. 185). Грифеи, развившиеся из устриц и перешедшие к неприкрепленному, «свободному» образу жизни, часто достигают значительных размеров: увеличение раковины и утолщение ее стенок было выгодно для этих моллюсков, которые свободно лежали на морском дне мелководной полосы, так как подобные изменения благоприятствовали сохранению наиболее выгодного положения (выпуклостью книзу) и уменьшали риск повреждения раковины при переносе ее движением воды.

В одних случаях более выгодны крупные размеры, а в других — небольшие. Могут быть и другие причины изменения величины, а «всеобщий закон» ничего не объясняет.

Имеются и такие «законы», которые формулируются их авторами в решительно «материалистических» выражениях, но по существу приемлемы лишь для виталистов.

Весьма любопытен в этом отношении так называемый «закон» инерции органического развития, или «биологический закон инерции», энергично пропагандируемый известным палеонтологом О. Абелем. Ссылаясь на Галилея, установившего закон «силы инерции», позднее разработанный Ньютоном, Абель утверждает, что биологический закон инерции выражается как в сохранении однажды достигнутого состояния специализации, так и в прямолинейно восходящей специализации, которая проявляется в ходе ортогенетического развития. В первом случае сохраняется состояние покоя, а во втором — однажды взятое направление движения. Абель приводит ряд примеров такого «прямолинейного» ортогенетического развития.

Один из этих примеров доведенного до крайности ортогенетического развития — развитие огромных бивней мамонта, которые, по словам Абеля, лишены функционального значения.

Крайне любопытно при этом рассуждение Абеля о необходимости применения законов механики к органической жизни. «В настоящее время,— говорит он, — не остается уже никаких сомнений в том, что процессы, совершающиеся внутри живой материи, подчинены как химическим, так и физическим законам. Прежде мы не умели понимать жизненные процессы в такой мере, как теперь. Теперь мы знаем, что в каждом организме, при совершении каких-либо функций, отдельные части его и даже протоплазма находятся в состоянии движения, так как функция есть деятельность и, следовательно, движение. Но раз это так, то законы физики, а следовательно, и механики имеют силу в отношении всех частей организма. К таким законам относится в первую очередь закон инерции».

«Биологический закон инерции» является одним из весьма показательных примеров убожества, до которого может дойти биологическая мысль, не руководимая правильным методом. Философски наивные, безграмотные, в смысле метода, естествоиспытатели часто совершают ошибки, подобные ошибке автора «биологической инерции», пытающегося перенести закономерности неорганической природы в область биологии.

Явно противонаучным является «закон» аристогенеза, выдвинутый известным американским палеонтологом Осборном. Под аристогенезом Осборн понимает постепенный, непрерывный эволюционный процесс «создания» новых признаков, который ведет к совершенствованию, к улучшению, и происходит, следовательно, целесообразно («аристос» значит «наилучший»). При «создании» этих «целесообразных» признаков естественный отбор, по мысли Осборна, не принимает никакого участия. Признаки эти «предопределены». Например, у безрогих предков рогатых нижнетретичных титанотериев (стр. 416) в ядерном веществе зародышевых клеток было заложено «предрасположение» к развитию рогов: рога были «предопределены» в генах этих безрогих животных. Читателю нетрудно видеть, что закон аристогенеза есть мистический, виталистический лжезакон: такие идеи не двигают науку вперед, а задерживают ее развитие, тянут ее назад.

## Учение о половом отборе и палеонтология

Дарвиновское учение о половом отборе нередко совершенно игнорируется не только противниками дарвинизма, но и многими учеными, которые считают себя дарвинистами и активно участвуют в разработке различных вопросов дарвинизма. К. А. Тимирязев, кратко изложив сущность этой части учения Дарвина, в следующих словах дает ей оценку: «Понятно, каким важным дополнением общей теории естественного отбора является это учение о половом отборе, объясняющее целую категорию фактов, необъяснимых с точки зрения прямой борьбы за существование». Приводя факты, подтверждающие учение о половом отборе, Дарвин, по словам Тимирязева, «не оставляет в уме читателя и тени сомнения» в правильности этого учения.

Что такое половой отбор? «Эта форма отбора зависит, — по словам Дарвина, — не от борьбы за существование с другими органическими существами или с внешними условиями, а от борьбы между особями одного пола, обычно самцами, за обладание другим полом. В результате получается не смерть безуспешного соперника, а малочисленность или отсутствие у него потомства. Половой отбор, следовательно, не так суров, как естественный отбор. Обычно сильнейшие самцы, наилучше приспособленные к занимаемым ими в природе местам, оставляют наиболее многочисленное потомство. Однако во многих случаях победа зависит не столько от общей жизнеспособности, сколько от присутствия специального вооружения, присущего лишь самцам. Безрогий олень или лишенный шпор петух имели бы плохие шансы оставить многочисленное потомство». Действие этого закона борьбы Дарвин отмечает, прежде всего, у высших животных — у млекопитающих и у птиц, но оно наблюдается и у более низко организованных животных: самцы аллигаторов, по словам Дарвина, дерутся за обладание самками и при этом ревут и кружатся; самцы лососей дерутся по целым дням; самцы жуков-оленей иногда несут следы ран от огромных челюстей других самцов.

Особенно жестокая война идет между самцами полигамных животных, т. е. таких животных, у которых отдельные самцы являются обладателями нескольких самок. Хорошо вооруженные самцы хищных животных могут, кроме того, приобретать путем полового отбора еще особые средства защиты, каким, например, является грива у льва.

Кроме того, у многих видов животных самцы, по словам Дарвина, сильно соперничают друг с другом, различными способами привлекая самок. В этом отношении особенный интерес представляют птицы, самцы которых воздействуют на самок посредством слуховых впечатлений — пением, а также посредством зрительных впечатлений — ярким оперением, своеобразными телодвижениями. У многих животных, и прежде всего у полигамных млекопитающих, самцы значительно крупнее самок и имеют особые придатки и украшения. Такой облик самца, очевидно, воздействует на самку — подготовляет ее нервную и половую систему к половому акту.

«Я думаю, — говорит Дарвин, — что в тех случаях, когда самцы и самки какого-нибудь животного ведут одинаковый образ жизни, но отличаются друг от друга по строению, окраске или украшениям, эти различия были вызваны, главным образом, половым отбором, т. е. тем, что в ряде поколений отдельные самцы обладали некоторыми незначительными преимуществами перед остальными в средствах вооружения, или в прелестях, и передавали их своим потомкам исключительно мужского пола». Дарвин решительно настаивает на необходимости отличать половой отбор от естественного и показывает, что в некоторых случаях эти два фактора находятся в явном противоречии друг с другом. Так, у некоторых птиц оперение

самца в брачный период замедляет полет. Это касается, например, африканской птицы вдовушки (*Vidua*); вырастающий у самцов вдовушки длинный и тяжелый хвост затрудняет полет (и даже мешает передвижению по земле, так как при ходьбе птица вынуждена высоко поднимать хвост). После брачного периода самцы сбрасывают эти хвостовые перья и начинают летать как самки. «Нельзя сомневаться,—говорит Дарвин,—в том, что длинный шлейф павлина и длинный хвост и маховые перья аргуса делают этих птиц более легкой добычей хищной тигровой кошки, чем в случае, если бы у них не было этих украшений. Даже яркие цвета многих самцов птиц не могут не выдавать их врагам различного рода». Таким образом, половой отбор действует в некоторых случаях до известной степени как бы против естественного, обусловливая развитие признаков, которые не могли развиваться в силу естественного отбора.

Итак, на некоторой стадии эволюционного развития животного мира начинает действовать, наряду с естественным отбором, особый новый фактор эволюции — половой отбор. Ясно, что этот фактор выступает лишь после того, как эволюция психики животных достигает некоторого, довольно высокого, уровня.

Какое значение имеет учение о половом отборе для палеонтологической истории животного мира? Нет никакого сомнения в том, что половой отбор был важным фактором эволюционного развития многочисленных высших животных — млекопитающих и птиц. Однако далеко не всегда удается заметить действие этого фактора, особенно в тех случаях, когда он вызывал изменение в признаках, почти никогда не сохраняющихся в ископаемом состоянии, например, в окраске и распределении оперения и шерсти. Зато вполне поддаются изучению на палеонтологическом материале такие половые различия, как отсутствие, а также различные степени развития рогов (стр. 410, 422), клыков (стр. 403, 422), бивней (стр. 426), половые различия (половой диморфизм) в величине тела и т. д. Соответственно этому учение о половом отборе должно быть привлечено к объяснению развития таких образований, как огромные многоветвистые рога знакомого нам гигантского оленя (рис. 655) или изогнутые бивни мамонта (рис. 666). Такие случаи, не поддающиеся объяснению с точки зрения естественного отбора, давали и дают повод многим палеонтологам говорить о несостоятельности дарвинизма и приводятся ими для подтверждения теории ортогенеза и всевозможных ее разновидностей, например, для обоснования выдвигаемого О. Абелем пресловутого «закона» биологической инерции (стр. 534).

Учение о половом отборе надо иметь в виду также и при изучении остальных групп ископаемых позвоночных — пресмыкающихся, земноводных и рыб, так как действие этого фактора с несомненностью установлено для многих групп ныне живущих представителей только что перечисленных классов. Рассматриваемый здесь фактор должен быть учтен, например, при исследовании таких образований, как парусовидная структура из верхних остистых отростков на спине *Dimetrodon* и некоторых других пермских звероподобных пресмыкающихся (стр. 373). Возможно, кстати, что это образование формировалось сначала как приспособление к защите, в силу естественного отбора, а в дальнейшем увеличивалось, как различные аналогичные украшения у самцов путем полового отбора. Признаки, приобретенные путем естественного отбора, могут затем усиливаться путем полового отбора, и, наоборот, признаки, возникшие вследствие полового отбора, в некоторых случаях оказываются при определенных обстоятельствах полезными в борьбе за существование и продолжают развиваться уже путем естественного отбора. В пользу развития высокого спинного гребня диметродона путем полового отбора говорит, между прочим, тот отмеченный еще Дарвином факт, что у некоторых земноводных рода *Triton* самцы в брачный период имеют довольно высокий зазубренный гребень, тянущийся вдоль спины и хвоста; зимой этот гребень исчезает. Подобные, но постоянные образования имеются также и у некоторых ящериц: например, у самцов ящериц рода *Basiliscus* на спине и на хвосте есть высокий, способный напрягаться, гребень.

Вполне возможно, что половой отбор играл определенную роль и в эволюции динозавров, в частности — в развитии рогов трицератопсов и их родичей (стр. 371), различных украшений на голове некоторых утконосых динозавров, а также спинного гребня стегозавров (стр. 370). В разделе, посвященном звероподобным рептилиям, мы отметили, что у большинства дицинодонтов очень большие верхние клыки имелись, по всей вероятности, только у самцов (стр. 375). Весьма вероятно, что клыки самцов этих травоядных пресмыкающихся развивались путем полового отбора.

Переходя к ископаемым беспозвоночным, мы прежде всего можем отметить, что половой отбор был, несомненно, важным фактором развития насекомых. Это с полной ясностью доказывается данными, которые Дарвин собрал в своей книге «Происхождение человека и половой отбор». Менее изучены явления полового отбора у высших ракообразных и совсем не изученным остается этот вопрос в отношении моллюсков. Головоногие, как известно, обладают высокоразвитым зрением и другими чертами высокой организации; поэтому вполне возможно, что половой отбор уже играл некоторую роль в эволюции этих животных. Нельзя отрицать такую возможность и в отношении некоторых брюхоногих, раковины которых имеют более или менее сложный рисунок и окрашены в яркие цвета.

## Дарвиновское учение о рекапитуляции и его значение для палеонтологии

Явления, охватываемые биогенетическим законом, указывают на то, что различные стадии онтогенетического развития организма характеризуются наличием некоторых временных, в последующем ходе этого развития исчезающих, признаков, которыми предки данного вида обладали в стадии уже сформировавшегося организма и сохраняли во взрослом состоянии. Это весьма неполное и ограниченное повторение онтогенией филогении именуется обычно

рекапитуляцией. Знакомясь с различными группами организмов, мы многократно замечали явления несомненной рекапитуляции. В частности, мы встречались с рекапитуляцией у фораминифер, морских лилий, аммоноидей, ракообразных, различных групп позвоночных. Явления, которые нельзя понять иначе, как рекапитуляцию, были установлены для всех крупных групп животных, а также и для растений. Только теория рекапитуляции может объяснить, например, наличие, на определенных стадиях индивидуального развития, зубов у беззубых китов и у утконосов, которые во взрослом состоянии лишены зубов (см. стр. 397).

Однако как сам автор термина «биогенетический закон», знаменитый эволюционист Э. Геккель, так и многие другие ученые, зоологи и палеонтологи, понимают рекапитуляцию упрощенчески, — как очень краткое повторение онтогенией филогении, правда, более или менее искажаемое некоторыми затемняющими его явлениями ценогенеза (см. стр. 20), но все-таки соответствующее последовательности основных этапов исторического развития данного вида. Согласно такому упрощенческому пониманию биогенетического закона, эти ученые считают возможным на основании онтогении восстанавливать историю вида, по чисто онтогенетическим данным строить родословные дерева.

В то же время некоторые другие зоологи и палеонтологи приходят к полному отрицанию биогенетического закона и отказываются видеть какие бы то ни было явления рекапитуляции в индивидуальном развитии организмов.

Совершенно иначе понимает явления рекапитуляции Дарвин. Уже в первом издании своего «Происхождения видов», задолго до работ своих последователей Ф. Мюллера и Э. Геккеля, которые по ошибке считаются основоположниками теории рекапитуляции, Дарвин поставил проблему рекапитуляции во всей ее полноте, не отрывая ее от изучения всего процесса индивидуального и исторического развития организмов и выясняя причины, обусловливающие рекапитуляцию, и факторы, ее ограничивающие.

Дарвин уделяет здесь много внимания вопросу об отношении между онтогенией и филогенией. Во многих местах этой книги он говорит о явлениях рекапитуляции, не пользуясь, однако, никакими терминами для обозначения той закономерности, которая ныне известна под названием биогенетического закона. Так, в одном месте эта закономерность фигурирует у Дарвина под названием «закона сходства древних форм жизни с эмбриональными стадиями новейших форм». Уже эта формулировка не оставляет сомнения в том, что речь идет именно о теории рекапитуляции. Дарвин говорит, что зародыш остается «сохраняемым природой некоторым изображением древнего и менее измененного состояния каждого животного». «Зародыш, — говорит Дарвин в другом месте, — есть животное в его менее измененном виде; и в этой мере он открывает строение его предка». «Так как зародышевое состояние каждого вида и каждой группы видов, — продолжает Дарвин, — частично показывает нам строение их менее измененных древних предков, то мы можем ясно видеть, почему древние и вымершие формы жизни должны походить на зародыши их потомков, наших нынешних видов».

Дарвин подмечает отдельные факты, говорящие в пользу биогенетического закона: наличие у зародышей млекопитающих и птиц жаберных щелей и артериальных дуг, присутствие у теленка никогда не прорезающихся зубов в верхней челюсти, там, где у взрослого животного зубов нет и где они функционально замещаются другими органами; пятнистый наряд молодых птиц из группы дроздов, пятна и полосы у детенышей льва и т. д. Эти примеры — независимо от того, правильны или нет приводимые Дарвином факты — свидетельствуют о том, что проблема рекапитуляции была поставлена впервые Дарвином, а не Ф. Мюллером.

Но в дарвиновской постановке общей проблемы рекапитуляции первое место занимают не эти частные данные, а некоторые важные факты гораздо более общего значения.

Один из этих фактов — разница в строении между зародышем и взрослым. «Мы до того привыкли, — говорит Дарвин, — наблюдать различия в строении между зародышем и взрослым животным, а также близкое сходство между зародышами значительно различных животных в пределах одного и того же класса, что мы можем притти к выводу о некоторой обязательной зависимости этих фактов от роста. Однако мы не видим никакого основания к тому, например, чтобы крыло летучей мыши или плавник дельфина не оказались намеченными в соответствующих отношениях всех своих частей, как только какая-нибудь структура станет видимой в эмбрионе». Во многих случаях строение зародыша сравнительно мало отличается от строения взрослого, но, вообще говоря, зародыш сильно отличается от взрослого по своей морфологии. Чем же объясняется это различие? Может быть, только особыми условиями существования зародыша или молодого животного? На этот вопрос Дарвин дает отрицательный ответ.

Другой факт — сходство между зародышами весьма различных животных одного и того же класса. Здесь Дарвин цитирует Бэра, который говорит, что «зародыши млекопитающих, птиц, ящериц и змей, а также, вероятно, и черепах, в высшей степени сходны между собой на самых ранних стадиях как в целом, так и по способу развития своих частей». При этом замечательно, что, по Дарвину, «черты строения, по которым зародыши весьма различных животных одного и того же класса сходны между собой, часто не имеют прямого отношения к условиям их существования. Мы не можем, например, думать, что образование у зародышей позвоночных артериальных дуг в области жаберных щелей связано со сходными условиями и у молодого млекопитающего, питающегося в утробе матери, и в яйце птицы, насиживаемом в гнезде, и в икринке лягушки под водой... Ни один хороший наблюдатель не станет думать, что полосы львенка или пятна птенца черного дрозда приносят какую-нибудь пользу этим животным».

Третий факт — некоторые органы, имеющие у зародыша одинаковое строение, впоследствии у взрослого становятся весьма различными и несут различные функции.

Четвертый факт — в процессе индивидуального развития обычно происходит повышение организации. В других случаях, однако, происходит понижение организации, т. е. регрессивное развитие особи, ведущее к исчезновению у взрослого различных органов (например, органов чувств), существовавших на предыдущих стадиях.

Как понять все эти факты?

Все эти факты, как и связанные с ними явления рекапитуляции, Дарвин объясняет следующими двумя «принципами».

Один из этих «принципов» заключается в том, что незначительные изменения, подвергающиеся действию естественного отбора, появляются (во многих, но не во всех случаях) не в раннем возрасте.

Второй «принцип» заключается в том, что «в каком бы возрасте изменение ни появилось впервые у родителей, оно стремится появиться вновь в соответствующем возрасте у потомства».

Дарвин поясняет действие этих двух «принципов» на примерах из области выведения домашних пород животных. «Некоторые авторы, писавшие о собаках, — говорит Дарвин, — утверждают, что борзая и бульдог, хотя они и кажутся столь различными, в действительности представляют собой очень близкие разновидности и, вероятно, произошли от одной и той же дикой формы; поэтому мне было очень интересно узнать, насколько их щенки разнятся между собою... фактически, промерив старых собак и их шестидневных щенят, я нашел, что щенки не приобрели еще всей суммы отличий в относительных размерах». К тому же выводу пришел Дарвин и в отношении скаковой и ломовой лошадей, промерив взрослых кобыл и трехдневных жеребят. Аналогичные результаты были получены и при исследовании с этой точки зрения различных пород голубя. «Некоторые из этих птиц, — говорит Дарвин, — во взрослом состоянии столь сильно разнятся друг от друга по длине и форме клюва, что если бы они были найдены в диком состоянии, то их отнесли бы, не сомневаюсь, к разным родам. Но когда птенцы этих различных пород были помещены в один ряд, то, хотя в большинстве случаев их можно было отличить друг от друга, однако разница в указанных выше частях была несравненно меньше, чем у взрослых птиц». Впрочем, из этого правила существует замечательное исключение: птенцы короткоклювого турмана отличаются от птенцов других пород по относительным размерам частей тела почти в такой же степени, как и взрослые птицы.

Эти факты объясняются, по Дарвину, приведенными выше двумя «принципами». Животноводы отбирают собак, лошадей и голубей тогда, когда животные уже почти достигли зрелости. Приведенные же примеры показывают, что признаки, по которым производился искусственный отбор, появлялись впервые обычно не в раннем периоде жизни и вновь появлялись у потомства в соответствующем, не раннем возрасте.

Дарвин считает возможным применить те же два «принципа» и к формам, развивающимся в естественных условиях. «Возьмем, — говорит он, — какой-нибудь род птиц, который произошел, согласно моей теории, от какого-то одного родоначального вида и несколько новых видов которого изменились под действием естественного отбора в соответствии с особенностями их образа жизни. Так как многие незначительные ступени изменения появлялись в довольно позднем возрасте и наследовались в соответствующем возрасте, то молодые особи новых видов нашего предполагаемого рода будут явно более похожи друг на друга, чем взрослые, совершенно аналогично тому, что мы видели в случае голубей. Этот взгляд мы можем распространить на целые семейства и даже на классы. Например, передние конечности, которые служили у родоначального вида в качестве ног, могли, путем продолжительных изменений, приспособиться у одного потомка действовать в качестве рук, у другого — ластов, у третьего — крыльев; но на основании вышеуказанных двух принципов — именно появления каждого последовательного изменения в довольно позднем возрасте и наследования в соответствующем позднем возрасте — передние конечности зародышей разных потомков родоначального вида будут все еще очень похожи одна на другую, так как они не должны были измениться. Но в каждом из наших новых видов эмбриональные передние конечности будут значительно отличаться от передних конечностей взрослого животного, так как у этого последнего конечности испытали значительное изменение в довольно поздней стадии жизни и таким путем превратились либо в руки, либо в ласты, либо в крылья».

Свое понимание причин явлений рекапитуляции Дарвин кратко формулирует в следующих словах: «Взрослое животное отличается от своего зародыша вследствие того, что изменения наступают не в раннем возрасте и наследуются в соответствующем возрасте. Этот процесс, оставляя зародыш почти неизменным, постоянно прибавляет, в ряду последовательных поколений, все больше и больше отличий ко взрослому». В случае эволюционного развития путем подобных н а д с т а в о к неизбежно возникают, согласно упоминавшимся двум дарвиновским «принципам», явления рекапитуляции; эта последняя совершенно неразрывно связана с явлением сходства зародышей, которое должно охватывать тем более крупные естественные таксономические группы, чем моложе зародыш.

Однако Дарвин отнюдь не думал, что эволюция идет лишь путем надставок: он уже в первых изданиях «Происхождения видов» весьма далек от такого примитивного упрощенного понимания эволюционного процесса.

Прежде всего отметим, что Дарвин совершенно четко поставил проблему изменений во времени появления признаков. Сходство между детенышем, в весьма ранней стадии его развития, и взрослым может развиваться, во-первых, тогда, когда молодая особь уже в очень раннем возрасте предоставляется собственным силам, а во-вторых, тогда, когда она ведет тот же образ жизни, что и ее родители. «В этом (втором) случае, — говорит Дарвин, — для существования вида необходимо, чтобы детеныш уже в очень раннем возрасте изменился аналогично своим родителям, в соответствии с их сходным образом жизни».

Далее, Дарвин подчеркивает, что изменения могут появляться решительно во всяких, а отнюдь не обязательно в более поздних стадиях индивидуального развития. Естественный отбор, по словам Дарвина, видоизменяет организмы во всяком возрасте, путем накопления изменений, выгодных для данной стадии индивидуальной жизни и наследования этих изменений в соответствующем возрасте. Естественный отбор может видоизменять и приспособлять личинку насекомого к многочисленным условиям, совершенно отличным от тех, в которых живет взрослое насекомое. Естественный отбор должен, в известных случаях, изменять толщину скорлупы птичьего яйца. Если животному в юной стадии по той или иной причине выгодно вести образ жизни, несколько отличающийся от образа жизни взрослых, и, следовательно, несколько отличаться от этих последних по своему строению, то «молодь или личинки могут становиться, в силу естественного отбора, все более и более отличными от своих родителей до любой мыслимой степени».

Дарвиновское положение, гласящее, что наследственные изменения появляются в любых стадиях онтогенеза, подтверждается также и данными искусственного отбора. В этом отношении исключительно поучительный пример представляют шелковичные черви. «Насекомые эти, — говорит Дарвин в своей книге «Животные и растения в состоянии одомашнения», — представляют для нас во многих отношениях весьма интересное явление, так как они подвержены значительным изменениям в ранний период жизни, причем изменения эти наследуются в соответствующем (т. е. в том же самом) возрасте. Так как вся ценность шелковичного червя зависит единственно от кокона, то всякое изменение в строении и качествах этого последнего обращало на себя большее внимание, и появилось множество пород, отличающихся друг от друга в этом отношении и почти не отличающихся во всех других. Породы всех других домашних животных обыкновенно сходны между собой в юности, диференцируясь по мере возраста; в разбираемом же нами случае дело происходит как раз наоборот». Таким образом, изучение пород шелковичных червей, по словам Дарвина, показывает, что «изменения могут встречаться в различные периоды жизни и наследоваться в соответствующие периоды».

Изменения, появившиеся у зародыша или личинки, почти наверняка вызывают изменения и в строении взрослого животного. Изменения, появившиеся вследствие естественного отбора у личинки насекомого, в силу корреляции обусловливают изменения в строении взрослого. Точно так же и обратно: изменения у взрослых могут отразиться на строении личинки. Все эти явления коррелятивных, сопряженных изменений значительно затрудняют установление явлений рекапитуляции. Говоря о законе, по которому «зародышевое состояние каждого вида и каждой группы видов частично показывает нам строение их менее измененных древних прародителей». Дарвин замечает: «Истинность этого закона может быть доказана лишь для тех случаев, когда древнее строение, которое предполагается ныне представленным в зародышах нынешних животных, не было изглажено либо вследствие того, что последовательные изменения в длинном ряду преобразований появлялись в очень ранней стадии роста, либо вследствие того, что изменения наследовались в более ранней стадии, чем та стадия, в которой они впервые появились».

Из только что приведенных слов Дарвина явствует, что он учитывал всю сложность проблемы рекапитуляции. Возможность рекапитуляции обусловливается тем, что «последовательные изменения не всегда появляются в раннем возрасте».

Таким образом, не кто иной, как Дарвин, впервые разработал теорию рекапитуляции и дал вполне четкую формулировку биогенетического закона. Мало того: Дарвин впервые дал общее решение вопроса о причинах рекапитуляции и сходства зародышей представителей обширных естественных групп (классов) животных, поставив эти явления в связь с надстав-ками. Но Дарвин учитывал также значение изменений, появляющихся в ранних и очень ранних стадиях онтогенеза, а также ускорения онтогенетического развития некоторых частей организмов. Изменения этих категорий нарушают рекапитуляцию; во всяком случае, явления рекапитуляции обусловливаются, по Дарвину, лишь теми изменениями, которые появляются не в ранних стадиях индивидуального развития.

Взгляды Дарвина нас интересуют не только с точки зрения истории идей в биологии. Они показывают путь, по которому должно итти изучение данного вопроса, они намечают правильную постановку изучения сложной проблемы рекапитуляции. Исходя из этих положений и учитывая весь опыт науки последарвиновского периода, мы можем уверенно сказать, что рекапитуляция — не фикция, как утверждают некоторые биологи и палеонтологи, а совершенно точно установленное, реальное явление; что попытки некоторых ученых «развенчать» теорию рекапитуляции и похоронить биогенетический закон должны быть решительно отвергнуты и что в то же время совершенно ложны и шатки позиции рекапитуляционистов-упрощенцев.

Теория рекапитуляции, созданная Дарвином и в дальнейшем проверенная и подтвержденная многочисленными палеонтологическими, зоологическими и ботаническими исследованиями, имела и имеет огромное значение для палеонтологии, давая объяснение многим важным фактам из области индивидуального и исторического развития организмов прошлых геологических времен.

## Дарвиновское учение о неполноте геологической летописи

Для правильного понимания палеонтологической истории организмов огромное значение имеет разработанное Ч. Дарвином учение о неполноте, или несовершенстве геологической летописи (the imperfection of the geological record).

В современной геологической и палеонтологической литературе можно встретить рассуждения о том, что взгляды Дарвина на неполноту геологической летописи устарели, что

за ряд десятилетий, истекших после «Происхождения видов», накопилось огромное количество палеонтологических и историко-геологических данных и что поэтому теперь уже нельзя говорить о какой-то неполноте геологической летописи и т. д. Авторы подобных рассуждений либо попросту не дали себе труда как следует ознакомиться с рассматриваемой здесь дарвиновской концепцией, либо сознательно пытаются дискредитировать, насколько это возможно, Дарвина и его учение.

Прежде всего дарвиновское учение о неполноте геологической летописи вовсе не говорит о невозможности для человека изучить историю органического мира и ее закономерности. Оно далеко от такого пессимистического вывода, и, наоборот, оно показывает, что историческое развитие органического мира может быть доказано и постигнуто, несмотря на все недостатки геологической летописи. Дарвиновское учение о неполноте геологической летописи уничтожило надежду реакционных ученых противопоставить дарвинизму факты палеонтологии и исторической геологии.

Здесь мы вкратце изложим некоторые основные положения этого чрезвычайно важного для палеонтологии и геологии раздела учения Дарвина. В своем бессмертном «Происхождении видов» Дарвин уделяет значительное место ответу на вопрос: почему каждая толща и каждый слой не переполнены промежуточными звеньями, связывающими друг с другом различные виды организмов? Ведь каждый вид происходит, согласно теории Дарвина, от какого-нибудь другого вида, и такие промежуточные звенья безусловно должны были существовать. На этот вопрос Дарвин отвечает своим учением о неполноте геологической летописи. «Количество промежуточных и переходных звеньев между всеми живущими ныне и вымершими видами, — говорит Дарвин, — должно было быть непостижимо велико. И, конечно, если только эта теория (т. е. теория Дарвина) права, то все они существовали на земле».

Для развития столь колоссального количества промежуточных разновидностей требовалось, несомненно, огромное количество времени, и Дарвин прежде всего приводит доказательства колоссальной продолжительности геологического времени, приходя к выводу, что нет оснований считать это время недостаточным для сложного эволюционного развития органического мира. Далее Дарвин разбирает вопрос о «скудости наших палеонтологических коллекций» и о причинах ее. «Совершенно мягкие организмы, по Дарвину, совсем не могут сохраняться», за исключением, конечно, чрезвычайно редких случаев, когда могут сохраняться отпечатки этих организмов. «Раковины и кости разрушаются и исчезают, если остаются на дне моря в тех местах, где осадки не отлагаются». На огромных пространствах морского дна отложения накопляются слишком медленно для того, чтобы остатки организмов могли бы быть засыпаны и сохраниться. Далее, погребенные уже под осадком скелеты организмов во многих случаях растворяются и исчезают. Чрезвычайно редко сохраняются организмы, живущие между уровнями прилива и отлива. Многие толщи морских отложений совершенно лишены органических остатков или чрезвычайно бедны ими.

Крайне скудны и отрывочны наши сведения о наземных организмах, например, наземных моллюсках палеозоя и мезозоя.

Однако более важная причина неполноты геологической летописи заключается, по Дарвину, в том, что в серии толщ, лежащих одна на другой, каждая более молодая толща начинала отлагаться значительно позже момента окончания накопления более древней, — между периодами накопления толщ были большие, зачастую огромные, перерывы. «Только чрезвычайно мощные, плотные или огромные массы осадка, — говорит Дарвин, — могут устоять против непрестанного действия прибоя во время первого своего поднятия и во время последующих изменений морского уровня, а также и против наступающей в дальнейшем разрушительной работы атмосферы.» Такие толщи могут образоваться либо в глубоких пучинах моря, либо на медленно опускающемся дне мелкого моря. В первом случае морское дно не будет богато населено разнообразными формами жизни; во втором случае может накопиться мощная и богатая ископаемыми толща, но только при условии, что отложение осадков будет более или менее уравновешиваться опусканием дна, которое, таким образом, будет оставаться подходящим местообитанием для многочисленных и разнообразных форм. Если дно мелководной полосы моря, особенно богатое организмами, не опускается или даже подымается, то здесь не могут накопляться толщи достаточно мощные для того, чтобы не подвергнуться в дальнейшем полному разрушению.

Дарвин считает вероятным, что в некоторых частях света целые толщи были полностью смыты, и от них не осталось никакого следа.

Показав, что «геологическая летопись, рассматриваемая в целом, в высшей степени неполна», Дарвин ставит другой вопрос: почему в каждой отдельной толще мы не находим «строго промежуточных разновидностей между родственными видами, жившими в ее начале и в ее конце»? Встречая какой-нибудь вид впервые в середине отложений данной толщи, мы, по словам Дарвина, ни в коем случае не можем заключить отсюда, что он не существовал где-нибудь ранее. Если какой-нибудь вид, находимый в данной толще, перестает встречаться ниже некоторой верхней части этой толщи, то очень рискованно думать, что «он именно тогда вымер». Подобные явления могут зависеть, во многих случаях, от переселений организмов. Далее Дарвин показывает, что каждая отдельная толща, подобно целой серии толщ какой-нибудь страны, «обыкновенно представляет собой перемежающееся напластование». В случаях, когда какой-нибудь вид встречается в основании, в средних слоях и в верхних горизонтах данной толщи, весьма вероятно, что этот вид не жил в одном и том же месте в течение всего периода, а «исчезал и вновь появлялся, и, может быть, неоднократно, пока длился один и тот же геологический период». Если вид претерпел значительное изменение за время отложения одной толщи, то разрез ее не будет заключать в себе все тонкие промежуточные переходы, а будет содержать внезапные изменения этой формы.

Вновь появившиеся разновидности первоначально бывают обычно местными, они широко

распространяются, вытесняя «материнские» формы лишь после того, как они заметно изменились и усовершенствовались. Поэтому мало вероятности открыть в какой-нибудь толще в той или иной стране все переходные ступени между двумя формами. Наиболее часто дают начало новым разновидностям, а следовательно, и новым видам формы, имеющие наиболее широкое распространение, а это опять-таки значительно понижает шансы найти переходные ступени в той или иной толще.

Дарвин исчерпывающе доказал, что нередко высказываемое палеонтологами мнение о внезапном появлении целых групп видов есть ошибка, зависящая от преувеличенной оценки полноты геологической летописи. Из того факта, что некоторые группы не были найдены ниже известного яруса, еще нельзя заключить, что они и не существовали ранее века, соответствующего этому ярусу. Именно против таких ошибок нас предостерегает следующее дарвиновское положение: «Положительным свидетельствам палеонтологии можно всецело верить; отрицательные же свидетельства не имеют силы». Современная палеонтология дает множество доказательств справедливости этого положения: как часто, в связи с теми или иными открытиями, нам приходится отодвигать в глубь веков «первое появление» или придвигать к современности «окончательное исчезновение» тех или иных групп организмов! В качестве таких открытий достаточно вспомнить хотя бы находки верхнедевонских стегоцефалов (стр. 338) и верхнемеловых плацентарных (стр. 401).

## Дарвинизм и проблема вымирания

Проблема вымирания организмов является одной из важнейших проблем палеонтологии и исторической геологии; палеонтологи и геологи чрезвычайно часто встречаются с явлениями вымирания отдельных форм и групп растений и животных, флор и фаун.

Выяснение закономерностей и причин вымирания организмов является одной из крупных задач современной науки. Правильная постановка этих вопросов возможна лишь на основе учения Дарвина, труды которого доныне сохраняют значение важнейшего руководящего материала при изучении проблем вымирания. Каждый палеонтолог в своей повседневной работе вынужден искать решения этой проблемы как в общей ее форме, так и применительно к тем или иным частным случаям, но подавляющее большинство современных западноевропейских и американских ученых, изучающих проблему вымирания, не считает нужным искать руководящих указаний в трудах Дарвина, и в лучшем случае снисходит лишь до более или менее поверхностного рассмотрения воззрений некоторых крупных дарвинистов — современников Дарвина — В. О. Ковалевского, М. Неймайра и других, приходя обычно к выводу, что концепции этих последователей Дарвина недостаточны, неудачны, «наивны» и не соответствуют современному уровню биологических знаний. Коротко говоря, эти современные ученые считают целесообразным при изучении проблемы вымирания «обойтись без Дарвина».

Не пытаясь изложить здесь результаты, к которым приходят при этом ученые, вольно или невольно забывающие о дарвиновской постановке проблемы вымирания, отметим прежде всего весьма широкое распространение пессимистической оценки возможности выяснить причины, вызывающие вымирание животных и растений, и установить закономерности этого процесса. Некоторые исследователи иногда приходят к очень неутешительным выводам в отношении перспектив изучения проблемы вымирания. Она представляется им какой-то неразрешимой или почти неразрешимой загадкой. Крайне загадочным кажется этим ученым вымирание, например, многих мезозойских групп пресмыкающихся (на границе между мезозоем и кайнозоем), четырехлучевых кораллов и некоторых других беспозвоночных (на границе между палеозоем и мезозоем). Так, германский палеонтолог и геолог К. Динер говорит, что совершенно темной остаются причины вымирания аммонитов и динозавров в конце мелового времени и гибель ракоскорпионов и трилобитов с начала девона, многих *Spiriferaceae* в триасе, причина внезапного появления и угасания больших, по всему миру распространенных групп фораминифер. Он утверждает, что «попытка объяснить неоднократное внезапное исчезновение больших групп, не оставляющих потомства, встречает пока едва ли преодолимые затруднения».

В «Основах палеонтологии» К. Циттеля мы читаем, что до сих пор нет никакого объяснения причины вымирания многих растений (сигиллярии, лепидодендроны, папоротники и др.) и животных (бластоидеи, тетракораллы, трилобиты, аммониты, рудисты, ихтиозавры, плезиозавры, мозазавры), живших в прежние эпохи Земли.

Подобные заявления едва ли свидетельствуют о больших успехах палеонтологов-недарвинистов в области изучения явлений вымирания. Кроме того, такие заявления показывают, что некоторые крупные палеонтологи, отвергающие учение Дарвина, не видят возможности поставить изучение проблемы вымирания в полном ее объеме.

Далее, теории вымирания, выдвигаемые игнорирующими или отвергающими дарвинизм учеными, оказываются явно неудачными, ложными или, в лучшем случае, однобокими, неспособными охватить проблему в целом, несостоятельными даже тогда, когда отдельные положения этих теорий заслуживают самого серьезного внимания. Таких теорий развелось огромное количество. Коснемся отдельных, наиболее характерных из этих теорий.

Отметим прежде всего довольно обширную группу виталистических теорий вымирания. К этой группе относится уже знакомая нам «теория», рассматривающая виды, роды и более крупные систематические категории как своего рода особи, наделенные некоторым запасом жизненной силы и имеющие предопределенный срок жизни, по истечении которого виды и роды просто умирают, подобно отдельным животным и растениям. Ученые, придерживающиеся этой «теории», утверждают, что вид проходит такой же жизненный цикл, как и индивидуум (стр. 239). Эта обветшалая «теория», изгнанная из науки Дарвином, ныне усиленно пропо-

ведуется некоторыми западноевропейскими и американскими палеонтологами. Совершенно ясно, что эта теория и вообще все теории виталистической группы должны быть полностью отброшены как безусловно сплошь противонаучные.

Мы уже говорили о факторах, ограничивающих возможность достаточно быстро приспособляться к изменяющимся условиям. Явления этой категории могут уменьшать шансы выживания животных и растений при изменениях среды и тем способствовать вымиранию форм.

Мы знаем, что значительная степень узкой специализации и неадаптивная эволюция (стр. 424) ограничивают возможность достаточно быстрого, при определенных конкретных экологических условиях, адаптивного изменения организмов; а при таких обстоятельствах «незаметных враждебных причин» (выражение Дарвина) может оказаться достаточно для того, чтобы «вид сделался редким и, наконец, совершенно вымер».

Каковы же, по воззрениям современных палеонтологов, эти «враждебные причины»? В отношении этих последних среди ученых единодушия нет. Однако большинство тех ученых, которые не обнаруживают симпатий к витализму и не привлекают для объяснения явлений природы сверхъестественных сил, чаще всего ищет причин вымирания среди изменений органической и неорганической среды. При этом отношениям между организмами отводится обычно второстепенное место. Многие палеонтологи считают невозможным привлекать теорию естественного отбора к объяснению вымирания обширных групп животных и растений, господствовавших в морях или на суше в прежние геологические периоды. По мнению этих ученых, каждая новая группа овладевает «ареной» лишь после того, как эта последняя освободится, очистится от прежних «господ» в результате каких-то климатических или иных перемен.

Многие ученые видят важнейшую причину вымирания организмов в климатических изменениях.

Колоссальное значение изменений климата, конечно, не подлежит сомнению, но многие ученые справедливо отмечают, что изменениями климата нельзя объяснить повсеместное вымирание тех или иных групп в определенные геологические эпохи. Один из наших крупнейших палеонтологов и геологов, А. П. Павлов, по этому поводу справедливо писал: «Конечно, климатические изменения имели большое влияние на судьбы органического населения какого-нибудь древнего континента или его части. Но ведь климаты Земли не изменялись внезапно и повсюду одинаково. В большинстве случаев животные и растения могли при ухудшении климата мигрировать в другие широты, как это имело место при надвигании плиоценовых и плейстоценовых ледяных покровов на страны северного полушария; и если в некоторых случаях это было невозможно, в известном районе могло иметь место вымирание, но оно должно было носить местный, а не повсеместный на Земле характер и не могло быть причиной полного исчезновения какой-нибудь широко распространенной группы. Еще труднее применить это объяснение к вымиранию широко распространенных групп морских животных, на судьбы которых изменения рельефа поверхности суши едва ли могли оказывать фатальное влияние».

В поисках причин вымирания многие геологи особое внимание уделяют изменениям в распределении суши и моря и в конфигурации материков и океанов, но никакие физико-географические изменения, без участия других причин, не могли вызвать исчезновение больших групп и наземных и водных организмов, которые до того были распространены по всему земному шару.

Некоторые ученые склонны думать, что тектонические «перевороты» представляют собой главную, или даже единственную, непосредственную причину вымирания видов. Но против этого И. Вальтер возражает, указывая, что даже поднятие Альп и Гималаев происходило так медленно, что это вызывало медленную эмиграцию флоры и фауны этих складчатых полос, но не наносило ущерба населению. Явления диастрофизма вызывают физико-географические и климатические изменения, сильно изменяют экологическую обстановку, в которой живут растения и животные, тем самым в огромной степени влияя на органический мир, обусловливая процессы эволюции и вымирания. Однако сами по себе эти явления не могут быть непосредственной причиной не только повсеместного, но даже местного вымирания достаточно широко распространенных форм. Едва ли можно выдвинуть какие-либо серьезные доводы против такого понимания влияния явлений диастрофизма на органический мир. Правда, среди геологов нашего времени имеются сторонники концепции Г. Штилле, согласно которой орогенетические (горообразовательные) движения совершаются в эпизодические, кратковременные или даже «мгновенные» орогенетические фазы, отделяемые одна от другой длительными периодами покоя и имеющие всеобщее для всей земной коры значение. Но эта реакционная концепция, представляющая собой подновленный катастрофизм Кювье—д'Орбиньи, уже получила заслуженный отпор со стороны многих советских геологов. Впрочем, даже те серьезные ученые, которые придерживаются этого странного понимания движений земной коры, едва ли допускают мысль о всесветном истреблении, во время той или иной орогенетической фазы, форм или групп животных и растений. Таким образом, ни одной из рассмотренных нами возможных причин вымирания, взятых в отдельности, нельзя объяснить вымирание форм и групп, имевших всесветное распространение. Подобные причины могли вызвать в крайнем случае вымирание форм лишь на определенных ограниченных участках.

Итак, рассмотренные гипотезы оказываются совершенно бессильными, когда дело касается вымирания больших групп, имевших всемирное распространение и впоследствии совершенно исчезнувших, например, из животных — граптолитов, табулат, четырехлучевых кораллов, цистоидей, трилобитов, ракоскорпионов, аммоноидей, белемнитов, панцырных бесчелюстных рыб, ихтиозавров, мозазавров, а из растений — палеозойских лепидофитов, каламитов, плаунов, кордаитов. Во многих случаях вымирание отдельных групп и даже не-

скольких групп представляется совершившимся за сравнительно короткий — в геологическом смысле — отрезок времени, и это обстоятельство ставит подобные теории в еще более затруднительное положение. В частности, эти теории никак не могут найти причины вымирания тех групп наземных и морских пресмыкающихся, которые достигают пышного расцвета в мезозое, но исчезают из геологической летописи в конце этой эры. Вот почему некоторые геологи и биологи стали искать каких-то о с о б е н н ы х, универсальных причин вымирания, которые могли действовать одновременно на всей поверхности земного шара, одинаково и на суше и в морях.

Так, А. П. Павлов, касаясь вымирания многих групп в так называемые «критические эпохи», в конце некоторых больших подразделений геологического времени, отмечает, что причиной подобных явлений не могут быть климатические изменения, связанные с явлениями диастрофизма. Далее А. П. Павлов говорит о вулканических явлениях, находящихся в связи с образованием гор и с поднятиями и опусканиями частей земной коры, которые могут быть поставлены в соотношение с явлениями вымирания, если принять гипотезу отравляющего действия продуктов вулканических извержений. Сославшись на то, что две великие эпохи вымирания —конец палеозойской эры и конец мезозойской эры — хронологически соответствуют двум «великим геологическим революциям» (герцинской и ларамийской), А. П. Павлов говорит: «Вымирание в эти эпохи не ограничивалось одними наземными или одними морскими организмами, а захватило тех и других. Как будто это явление обусловливалось одной общей причиной и для разнородных групп и для существенно разных местообитаний. Интенсивное в эти эпохи проявление вулканизма, и континентального, и подокеанского, пожалуй, лучше соответствует этому требованию, чем другие факторы вымирания, на которые преимущественно обращалось внимание в литературе, посвященной этому вопросу».

Д. Н. Соболев считает одним из важнейших факторов вымирания животных и растений «газовый голод», зависящий от тектонической жизни земной коры, от всесветных, универсальных тектонических (диастрофических) революций. По мнению этого ученого, при приближении каждой такой революционной, или диастрофической эпохи в связи с усилением вулканических процессов увеличивалось количество углекислоты в атмосфере, что нарушало нормальный газовый обмен наземных и водных животных и создавало для них газовый кризис, с которым не все в состоянии были справиться. Но вскоре после этого зеленая растительность «вбирала в круговорот жизни повышенный запас углекислоты и начинала выделять соответственное количество кислорода», вследствие чего газовый голод животных прекращался. Прекращение усиленной поставки углекислоты к концу каждой диастрофической эпохи создавало «углекислый голод», с которым Д. Н. Соболев связывает кризис флоры. «Великие вымирания», по этому автору, зависят от таких «кризисов жизни», обусловленных тектоническими процессами.

Другую «универсальную» гипотезу вымирания предложил М. И. Голенкин в своей интересной книге «Победители в борьбе за существование». Книга эта посвящена анализу «причин и условий завоевания Земли покрытосеменными растениями в середине мелового периода». Подобно многим другим ученым, М. И. Голенкин не придает большого значения биоценотическим факторам вымирания и, в частности, идее вытеснения одних форм другими, более приспособленными и более совершенными. По его словам, «покрытосеменные появляются неожиданно, вдруг»; «приходится поэтому признать, — говорит далее Голенкин, — что вытеснения не было, что покрытосеменные заняли (в середине мелового периода) как бы пустое место, которое мезофитическая растительность принуждена была уступить не под натиском покрытосеменных, а по каким-то другим причинам». Эту смену в растительном мире Голенкин объясняет тем, что мезофитическая наземная растительность была тенелюбивой и благоденствовала до тех пор, пока «климат был на всей Земле более влажный, и самое главное, не было на Земле яркого солнечного света», т. е. до середины мела, когда яркость света резко увеличилась, до поверхности Земли стали достигать неослабленные солнечные лучи, и создались условия, благоприятные для светолюбивых покрытосеменных растений. Вот что пишет по этому поводу сам М. И. Голенкин:

«Ясно, что для такого всеобщего изменения растительности, а следовательно, и количества солнечного света на поверхности Земли должна была иметь место какая-то общая причина... ботанические факты о сколько-нибудь значительном изменении, во всяком случае, о понижении температуры ничего не говорят. Они говорят об увеличении яркости света, о возможности солнечным лучам беспрепятственно доходить до поверхности Земли и об увеличении вследствие этого контрастов в с у х о с т и воздуха... Не надо забывать, что изменения охватили в с ю З е м л ю и в о д и н а к о в о м н а п р а в л е н и и. Эти изменения наступили при этом необычайно быстро (в геологическом смысле), что и не дало возможности типам, наилучше приспособленным к бывшим условиям, пройти через известный путь эволюции, измениться, но заставило их просто уступить свое место менее приспособленным к бывшим условиям и, вероятно, уже потому более гибким формам» (т. е. покрытосеменным). По мнению Голенкина, в истории Земли была только одна действительно глубокая революция, на границе между нижним и средним мелом, и эта революция, приведшая к вымиранию мезофитической флоры, главным образом, саговиковых, и к расцвету покрытосеменных, имела «всемирное значение».

На этом основании Голенкин склонен думать, что причина, вызвавшая эту революцию, была «внеземной», «космогонической».

Выдвигались также и другие гипотезы, пытающиеся объяснить вымирание «всеземными», универсальными причинами, действие которых охватывает якобы весь земной шар и все, или почти все, типы местообитаний.

Одну из таких теорий предложил недавно немецкий ученый Ю. Вильзер. По мнению этого автора, изменения в коротковолновой солнечной радиации представляют собой исклю-

чительно важный, первенствующий фактор эволюции и вымирания животных, фактор универсальный, действующий на всей поверхности Земли и на водных, и на наземных животных.

Все такие теоретические построения, исходящие из допущения тех или иных универсально действующих причин, якобы уничтожавших виды и целые группы видов и родов в сравнительно короткий срок на всем ареале распространения этих форм, характеризуются односторонностью, чрезмерным раздуванием роли отдельных — нередко мало изученных — явлений, отдельных условий существования. Каждая из этих теорий страдает явной недооценкой значения всей среды — неорганической и органической (за исключением какого-нибудь одного облюбованного фактора), в которой жили те или иные формы. Эти теории не интересуются всем сложнейшим комплексом отношений между организмом и тем миром, в котором он живет. Они уделяют слишком мало внимания биоценотическим отношениям. Ясно также, что простое принятие не одной, а сразу нескольких подобных теорий дало бы лишь смесь несогласованных и подчас даже исключающих друг друга положений и нисколько не приблизило бы нас к построению приемлемой для передовой науки теории вымирания.

Дарвиновская постановка проблемы вымирания почти забыта, она не излагается в работах современных представителей капиталистической науки, и лишь недавно извлечена из архива советскими естественниками. А между тем у Дарвина многому можно и должно поучиться и в этом отношении.

По Дарвину, «вымирание старых форм и появление новых и усовершенствованных форм тесно связаны одно с другим». «Вымирание и естественный отбор идут рука об руку». «Виды — и группы видов — исчезают постепенно, один за другим, сначала в одном месте, затем в другом, и, наконец, повсюду на Земле». Дарвин подчеркивает, что «увеличение численности каждого существа постоянно задерживается незаметными враждебными причинами и что этих незаметных факторов вполне достаточно, чтобы обусловить редкость и в конце концов вымирание». «Редкость, как учит нас геология, есть предвестник вымирания». «В более поздних третичных формациях мы во многих случаях видим, что редкость предшествует вымиранию...». «Теория естественного отбора основывается на том положении, что каждая новая разновидность и, в конце концов, каждый новый вид возникает и держится благодаря тому, что он имеет некоторое преимущество над теми, с которыми ему приходится конкурировать; из этого почти неизбежно следует вымирание форм менее благоприятствуемых». «... Измененные и усовершенствованные потомки какого-нибудь вида обыкновенно вызывают уничтожение родоначального вида, а если из какого-нибудь одного вида развилось несколько форм, тогда виды, к нему ближайшие, т. е. относящиеся к одному с ним роду, будут подвергаться истреблению в наибольшей степени. Именно таким образом, как я думаю, группа новых видов, происшедших от одного вида, т. е. новый род, может вытеснить прежний род, принадлежащий к тому же семейству».

Дарвин отмечает, что вид, принадлежащий к одной группе, нередко захватывает место, занимавшееся видом другой группы: если от такого вторгшегося вида разовьются многие близкие формы, то «многие другие формы должны будут уступить им свое место», и этими вытесняемыми формами будут обыкновенно формы, близкие одна к другой, «страдающие каким-нибудь общим унаследованным несовершенством». Однако некоторые из форм «пострадавшей» группы часто сохраняются «на продолжительное время благодаря тому, что они приспособились к каким-нибудь особенным условиям жизни, или благодаря тому, что они заняли удаленную и изолированную область, где они избегли сильной конкуренции... Мы видим, следовательно, что окончательное вымирание какой-нибудь группы есть обычно более медленный процесс, чем ее образование».

Однако в некоторых случаях вымирание, по Дарвину, совершается не постепенно, а довольно быстро. «Если вследствие внезапной иммиграции или необычайно быстрого развития многие виды новой группы захватывали какую-нибудь область, многие из прежних видов должны были исчезнуть сравнительно быстро; при этом уступать свои места должны были формы, между собой близкие, имевшие какое-нибудь общее несовершенство». Такое быстрое вымирание может зависеть от физико-географических изменений, например, при прорыве перешейка и последовавшем затем вторжении в соседнее море множества новых обитателей, и от таких геологических процессов, как опускание морского дна.

Таким образом, по Дарвину, процесс вымирания одних форм неразрывно связан с развитием путем естественного отбора других форм. Сначала вид становится редким, и лишь после этого вымирает. Вид (как и группа видов) вымирает не сразу на всем ареале своего распространения; сначала он вымирает на части этого прежнего ареала, а затем ареал становится все меньше и меньше, и в конце концов вид (или группа видов) совершенно исчезает. При появлении нового вида обычно в наибольшей степени страдает «материнский» вид и другие ближайшие к этому новому виду формы. Новый род может вытеснить ранее возникший род этого же самого семейства. Виды одной группы могут вытеснить виды другой группы, если первые имеют какое-нибудь преимущество перед вторыми. Полное вымирание старой и менее совершенной группы обычно требует больше времени, чем ее образование, так как отдельные представители в общем вытесненной группы могут выживать в некоторых особо благоприятных для этого условиях. В некоторых случаях, вследствие значительных и сравнительно быстрых изменений в органической и неорганической среде, вымирание происходит не постепенно, а довольно быстро.

Следует подчеркнуть, что, говоря о «враждебных» причинах или факторах, Дарвин имеет в виду отнюдь не только конкурентов и врагов (например, хищников или паразитов). Так, вымирание может быть вызвано, по Дарвину, климатическими колебаниями в течение

года, может быть обусловлено различными процессами в неорганической среде и, в частности, как мы уже видели, изменениями в распределении суши и моря, а также опусканием морского дна.

Таково, вкратце, дарвиновское понимание причин и закономерностей вымирания организмов.

В своей книге «Происхождение видов» Дарвин справедливо говорит: «Вымирание видов без всякого основания казалось облеченным тайной». Люди искали каких-то особенных необыкновенных причин вымирания. Дарвин же показал, что явления вымирания хорошо согласуются с его теорией. «Нам нечего изумляться вымиранию, — замечает он, — если и есть чему изумляться, то это нашей самонадеянности, позволяющей нам вообразить хотя бы на минуту, что мы понимаем всю ту совокупность сложных условий, от которых зависит существование каждого вида. Если мы забудем хоть на минуту, что каждый вид стремится безгранично размножаться и что всегда существуют причины, этому препятствующие, хотя мы и редко замечаем их, то вся экономия природы сделается нам непонятной. Только тогда, когда мы в состоянии точно указать, почему такой-то вид более богат особями, чем другой, почему этот, а не другой какой-нибудь вид может быть натурализован в данной стране, — только тогда, и не раньше, мы вправе удивляться тому, что не понимаем причины вымирания какого-нибудь отдельного вида или группы видов».

Надо сказать, что некоторые основные положения этого понимания проблемы вымирания были высказаны Дарвином с замечательной ясностью и меткостью еще в 1845 г. «Итак, — говорил Дарвин,— если (а это весьма вероятно) вымиранию каждого вида предшествует редкая его встречаемость, если, действительно, существует предел слишком быстрому размножению любого вида, даже наиболее благоприятствуемого, предел, существование которого мы должны допустить, хотя и не в состоянии сказать, как и когда он осуществляется, если мы видим без малейшего удивления, не умея, впрочем, указать настоящей тому причины, что в данной местности один вид попадается во множестве, тогда как другой, близкий к первому, встречается редко, — то нет ничего удивительного в том, что вид поредел еще на одну ступень, продвигаясь к своему окончательному вымиранию. Процесс, совершающийся повсюду вокруг нас, хотя и мало заметный, может, без сомнения, несколько расшириться, не привлекая нашего внимания. Кто, например, изумится, услышав, что мегалоникс встречался в прежние времена реже, чем мегатерий, или что какая-нибудь из ископаемых обезьян была малочисленнее какой-нибудь из ныне живущих? Однако же в этой сравнительной редкости ясно обнаруживается действие обстоятельств, менее благоприятствовавших их существованию. Допускать, что вымиранию вида всегда предшествует его поредение, не удивляясь тому, что один вид встречается редко по сравнению с другим, и все-таки прибегать для объяснения этого к какому-то сверхъестественному деятелю и чувствовать изумление, когда вид перестает существовать, — мне кажется то же, что допускать, что болезнь данного лица предвещает его смерть, нисколько не удивляясь самой болезни, а между тем, когда больной умрет, начать недоумевать и предполагать, что он умер от насилия».

Дарвиновская концепция вымирания организмов вполне подтверждается фактами палеонтологической науки. В огромном большинстве случаев мы убеждаемся, что та или иная группа не исчезает в о д и н геологический момент и что до окончательного вымирания группы обычно наблюдается сокращение числа ее членов, которые, следовательно, исчезают обычно разновременно; далее, в полном соответствии с дарвиновской концепцией, мы очень часто можем установить, что исчезновение формы или группы форм не бывает сразу п о в с е м е с т н ы м и что до окончательного их исчезновения происходит сокращение области обитания данной формы (или группы).

Вспомним хотя бы тригоний, столь разнообразных, многочисленных и столь широко распространенных в юрских и меловых отложениях всех частей света, но ныне представленных немногими видами, живущими у берегов Австралии, или весьма обширную в мезозое группу плевротомарий, немногие виды которой продолжают жить у берегов Вест-Индии, Японии и Молуккских островов. Современный *Nautilus*, ныне представленный немногими видами, живущими в тропических морях между юго-восточной Азией и Австралией, также является реликтом большой группы, многочисленные и разнообразные формы которой встречаются в ископаемом состоянии во всех странах земного шара. В настоящее время известно большое количество реликтов когда-то богатых и широко распространенных групп. Лишь в качестве немногих примеров таких реликтов могут быть названы: из рыб — все нынешние двоякодышащие рыбы, а также *Polypterus* и *Calamoichthys* (оба эти рода, живущие в тропической Африке, в нынешней фауне представляют некогда большое семейство палеонисцид); американские *Amia* и *Lepidosteus* (остатки обильного в мезозое — особенно в юре — отряда *Holostei*); из рептилий—новозеландская гаттерия, которою ныне представлен древний отряд клювоголовых, крокодилы, водившиеся в прежние времена и в Европе; из птиц — страусы; из млекопитающих — сумчатые (опоссумы еще в нижнетретичное время жили не только в Америке, но и в Европе и в Азии; в верхнемеловую эпоху примитивные сумчатые имели, повидимому, всемирное распространение), хоботные лемуры.

В систематической части этой книги, в главах, посвященных различным группам животных, мы упомянули большое количество подобных форм и групп форм. Исключительно выдающийся интерес представляет недавно появившееся сообщение об открытии у юго-восточного берега Южной Африки живого представителя кистеперых рыб, т. е. того самого подкласса костных рыб, к которому, по довольно единодушному утверждению компетентных специалистов, принадлежат и предки четвероногих позвоночных (стр. 328). Этот мезозойский реликт, описанный под родовым названием *Latimeria*, представляет одну из блестящих иллюстраций отмеченного выше дарвиновского положения, что о к о н ч а т е л ь н о е вымирание какой-нибудь группы есть обычно весьма медленный процесс. В то же время

этот единственный экземпляр ныне живущей рыбы напоминает нам о том, насколько еще скудны и отрывочны наши сведения из истории даже тех групп, которые сравнительно хорошо изучены палеонтологией: ведь в кайнозойских отложениях пока еще нигде не найдено ни одного ископаемого из группы кистеперых рыб.

Большое число примеров такого рода можно было бы привести из мира растений. Вспомним хотя бы о цикадофитах, которые господствовали в юрском периоде, населяли тогда почти весь земной шар (юрский период принято называть веком цикадофитов). Современные же саговики — лишь жалкие остатки некогда крупной группы, продолжающие жить в тропических и субтропических областях. В юре гинкговые произрастали на большей части земного шара. В меловых отложениях они известны в меньшем числе форм, и географическое распространение их уже менее обширно. Остатки гинкговых (стр. 504), находимые в третичных отложениях, относятся, повидимому, к единственному роду *Ginkgo*, распространенному уже менее, чем меловые формы этой группы, но все же значительно шире, чем единственный нынешний вид *Ginkgo biloba*. Из прочих реликтов упомянем араукарии, *Taxodium* (болотный кипарис) и *Sequoia* (стр. 517).

Все подобные факты говорят в пользу дарвиновской концепции вымирания. Если бы у нас имелись достоверные факты о д н о в р е м е н н о г о исчезновения всех представителей той или иной группы и вымирания группы с р а з у в о в с е х ч а с т я х с в е т а, то такие факты было бы трудно объяснить с дарвинистской точки зрения. Но Дарвин, разработавший учение о неполноте геологической летописи, показал, что кажущееся внезапным исчезновение многих групп зависит от неполноты наших сведений о их палеонтологической истории. Вся работа палеонтологов последарвиновского периода подтверждает этот вывод: число групп, «внезапно появляющихся» и «внезапно исчезающих», становится все меньше и меньше по мере накопления палеонтологических фактов. В частности, несомненно, что и вымирание мезозойских рептилий произошло не сразу: ихтиозавры, например, вымерли, повидимому, раньше плезиозавров, птерозавры исчезли, возможно, до окончания верхнемеловой эпохи (см. стр. 361).

Палеонтология дает также замечательные примеры, иллюстрирующие дарвиновское положение, что окончательному вымиранию предшествует поредение (см., например, стр. 424).

В то время, как многим ученым, забывшим о работах Дарвина и таких его продолжателей, каким был В. О. Ковалевский, вымирание организмов кажется, как мы видели, почти неразрешимой загадкой, дарвинизм указывает нам правильный путь изучения этой проблемы, не оставляющей никаких лазеек для антинаучных идей, которые бойко предлагаются многими биологами капиталистических стран.

Значение дарвиновской постановки проблемы вымирания можно показать на том известном примере, который обычно считается необъяснимым с дарвинистской точки зрения, — на примере вымирания многих групп пресмыкающихся, характерных для мезозоя. Согласно господствующему мнению, динозавры и прочие, чисто мезозойские группы этого класса, вымерли совершенно независимо от процесса развития и распространения млекопитающих. Утверждение, что млекопитающие лишь заняли то место, которое было у ж е р а н е е о с в о б о ж д е н о р е п т и л и я м и, обычно преподносится как установленный наукой факт.

Но млекопитающие наиболее древних третичных слоев — нижнепалеоценовых — с достоверностью известны лишь в Северной Америке, да и там, конечно, в довольно ограниченном количестве; меловые же млекопитающие были найдены вне Северной Америки еще только в Азии, да и то на весьма ограниченной территории и в однообразных фациях отложений. По такому поистине ничтожному материалу было бы нелепо заключить, что динозавры никогда не жили одновременно с такими млекопитающими, как *Creodonta*, *Condylarthra*, *Amblypoda*. Но этого мало: имеются определенные указания на то, что высшие, плацентарные млекопитающие существовали уже в верхнемеловую эпоху и уже тогда представляли значительное разнообразие. Представители отряда насекомоядных, как мы уже отметили (стр. 401), найдены в верхнемеловых отложениях Монголии: *Deltatheridium*, *Zalambdalestes* и другие. Остатки насекомоядных найдены также и в верхнем мелу Северной Америки. Но, кроме того, довольно значительная диференцировка многих групп плацентарных уже в нижнетретичное время заставляет специалистов допустить, что эти группы имеют продолжительную дотретичную историю. Один из лучших знатоков нижнетретичной фауны млекопитающих, Дж. Симпсон, полагает, что появление в нижнем палеоцене Северной Америки многих млекопитающих, представляющих типы, отсутствующие в более древних слоях, есть следствие иммиграции из какой-то другой области. Уже в палеоцене существовал представитель такой своеобразно специализированной группы, какой являются летучие мыши; это делает вероятным предположение, что обособление этой группы наметилось в конце верхнемеловой эпохи или даже раньше. Древнейшие из примитивных хищных, *Creodonta*, известны с начала палеоцена. Такие группы плацентарных, как копытные и приматы, по мнению некоторых крупных палеонтологов, должны были появиться задолго до конца мелового периода. Как показывают эти немногие данные, палеонтологические факты говорят в пользу того, что плацентарные млекопитающие уже к концу мелового периода успели претерпеть значительную адаптивную радиацию и разделиться на несколько самостоятельных групп. Мы не говорим уже о других, более низко организованных млекопитающих, которые, вне всякого сомнения, существовали и в более древние времена. Таким образом, палеонтологические факты — в особенности находки, сделанные за последние полтора десятка лет в Монголии и в Северной Америке, — доказали существование плацентарных млекопитающих в верхнем мелу, а история древнейших плацентарных свидетельствует о том, что адаптивная радиация этих последних должна была значительно продвинуться е щ е д о к о н ц а м е з о з о я.

Что касается летучих ящеров мезозоя — птерозавров, то вымирание этих животных в значительной степени зависело от развития птиц. Не говоря уже о верхнеюрских *Archaeo-*

*pteryx* и *Archaeornis* и нижнемеловых *Ichthyornis* и *Hesperornis*, свидетельствующих о значительной адаптивной радиации, мы должны иметь в виду, что в верхнемеловую эпоху существовали беззубые птицы, птицы, так сказать, кайнозойского типа. В этом смысле интересна находка ископаемой беззубой птицы в верхнемеловых слоях Северной Америки.

Далее, с дарвинистской точки зрения, одновременное существование представителей вымирающих групп рептилий и экологически близких к ним новых типов плацентарных млекопитающих в одном и том же местообитании могло иметь место лишь в сравнительно редких случаях. Действительно, любая вновь развившаяся форма существовала на первых порах лишь в месте своего появления, так как, по Дарвину, «особи одного и того же вида, хотя и живущие ныне в отдаленных друг от друга и изолированных областях, должны были расселиться из одного места, где первоначально развились их предки». «Мысль, что единое место происхождения каждого вида есть закон, кажется мне, — говорит Дарвин, — вне всякого сравнения наиболее правильной». «Различные виды одного и того же рода, хотя бы они жили в самых отдаленных друг от друга частях земного шара, должны были первоначально выйти из одного места, так как они произошли от общего прародителя». Возникшие в верхнемеловую эпоху плацентарные типы должны были расселяться из мест своего происхождения, захватывая все более и более обширные области. Вымирание же мезозойских рептилий происходило, согласно дарвиновской концепции вымирания, таким образом, что формы становились все более и более редкими, ареал их распространения становился все меньше и меньше; группа, вымершая на большей части ареала своего распространения, могла довольно долго сохраняться в какой-нибудь сравнительно небольшой области. Итак, по мере того, как млекопитающие становились многочисленнее, динозавры и вообще мезозойские отряды рептилий становились малочисленнее, и это заметно уменьшает шансы совместного нахождения тех и других в пластах одного и того же возраста в одном и том же пункте.

Следовательно, сосуществование в конце мелового периода некоторых типичных мезозойских рептилий, с одной стороны, и довольно разнообразных плацентарных млекопитающих, а также многих низших млекопитающих — с другой, можно считать вполне установленным. С дарвинистской точки зрения это обстоятельство весьма важно для понимания причин вымирания типичных мезозойских отрядов пресмыкающихся. Прежде всего, все многочисленные попытки полностью свести вымирание этих групп к непосредственному результату физико-географических изменений и тектонических процессов оказались, как этого и следовало ожидать, явно несостоятельными. Ни изменения климата, ни трансгрессии и регрессии морей, ни тектонические процессы, ни самые бурные извержения вулканов не могли иметь непосредственным следствием гибель всех типично мезозойских групп наземных, летающих и морских рептилий на всей суше и во всех морях земного шара.

Если мы будем недооценивать значение многосложных взаимоотношений всех этих групп со всем остальным органическим миром и прежде всего с экологически сходными с ними группами, то «великое мезозойское вымирание» будет вечной загадкой, и всегда будет оставаться лазейка для всяких противонаучных антидарвинистских теорий вымирания, вроде «теории старения видов и родов», «теории прогрессивного сокращения изменчивости» и т. д., — лазейка для протаскивания поповщины. И как раз это значение развивающейся биологической среды, в которой жили рептилии, вымиравшие в конце мезозоя, обычно игнорируется или недооценивается палеонтологами.

К пониманию «великого мезозойского вымирания» нас может приблизить лишь один, дарвинистский путь изучения этой проблемы. И уже на теперешнем уровне наших знаний можно сказать с уверенностью, что вымирание типично мезозойских пресмыкающихся, несомненно, связано с развитием млекопитающих, более высоко организованных и более совершенных наземных животных.

Развитие млекопитающих предрешало вытеснение ими многих групп менее совершенных животных. Легко видеть, что распространение плацентарных создало непосредственную угрозу существованию многих рептилий. Чтобы убедиться в этом, достаточно иметь в виду, насколько даже самые примитивные из плацентарных жизнедеятельнее, например, динозавров, многие из которых характеризуются невероятно малой величиной мозговой коробки, чрезвычайно слабым развитием зубочелюстного аппарата (необходимого для захвата пищи) при колоссальных размерах тела, редукцией передних конечностей до состояния крошечных придатков и, может быть, в некоторых случаях, даже неспособностью прочно стоять на своих ногах на сухой почве. Здесь мы перечислили некоторые из тех признаков отдельных форм динозавров, по которым эти формы резко уступают всем плацентарным. Но ведь плацентарные имеют решающие биологические преимущества перед всеми без исключения динозаврами, как ящеротазовыми, так и птицетазовыми (теплокровность, развитие головного мозга, живородность, кормление детенышей молоком и т. д.). Ясно, что период сосуществования таких резко неравноценных по жизнедеятельности групп должен иметь предел (если эти группы не изолированы одна от другой): более совершенная должна вытеснить менее совершенную. Дарвин говорит: «Если бы при почти одинаковых климатических условиях эоценовым обитателям земного шара пришлось конкурировать с нынешними, первые были бы побиты и истреблены вторыми, подобно тому, как вторичные (мезозойские) — эоценовыми и палеозойские — вторичными».

Может, однако, возникнуть вопрос: если развитие млекопитающих (и птиц) было столь важным фактором вымирания мезозойских рептилий, то почему же вымирание этих последних не совершилось раньше, — ведь различные группы низших млекопитающих существовали в очень древние времена, да и плацентарные появились, конечно, не в самом конце мела? С точки зрения дарвиновской концепции вымирания на этот вопрос ответить нетрудно. Для того, чтобы группа древних форм была вытеснена группой более совершенно организованных

животных, отнюдь не достаточно одного лишь п о я в л е н и я новой группы: надо, чтобы эта последняя получила широкое распространение и, что очень важно, испытала бы некоторую адаптивную радиацию, дав формы, приспособленные к различным условиям существования. Пока плацентарные млекопитающие были, как думают многие, маленькими зверьками, жившими в лесах, они никакой опасности для пресмыкающихся, живших в иных местообитаниях, не представляли. Между двумя экологически разобщенными формами не может быть непосредственного взаимодействия, одна из них не может п р я м о влиять на распространение и численность другой. Дельфин был бы грозным конкурентом ихтиозавра, но обезьяна, слон и даже тигр едва ли могли быть опасными конкурентами или врагами мезозойских морских рептилий. Хотя змеи и имеют серьезных врагов среди млекопитающих, однако эти рептилии достигли наибольшего распространения и расцвета уже после мезозоя, в «век млекопитающих», и это вполне понятно: ни одно из направлений адаптивной радиации млекопитающих не аналогично, по своим приспособлениям, змеям.

Вообще говоря, пока будущие «победители», млекопитающие, представляли собою маленькую группу сравнительно немногих форм, они, согласно учению Дарвина, не могли вытеснить мезозойских рептилий. Но по мере увеличения этой группы расширялся круг вариаций ее представителей и возрастали адаптационные возможности.

Следовательно, после того, как меловые млекопитающие приобрели решающие преимущества перед господствовавшими рептилиями, для использования этих преимуществ требовался еще более или менее продолжительный период, в течение которого млекопитающие становились более или менее крупной группой разнообразных, приспособленных к различным местообитаниям, форм.

Приведем еще два примера, аналогичных только что рассмотренному.

Палеонтолог-дарвинист М. Неймайр указывал на то, что заметное сокращение аммоноидей наблюдается с середины мела; начало упадка аммонитов, по Неймайру, совпадает с сильным развитием костистых рыб, *Teleostei*; это последнее обстоятельство обусловило вымирание также белемнитов. Это воззрение в настоящее время часто отвергается, как якобы не соответствующее палеонтологическим фактам. Однако, по имеющимся палеонтологическим данным, именно в течение мелового периода происходит значительное усиление *Teleostei* (стр. 325), продолжавшееся в следующий, третичный период. Естественно, что адаптивная радиация этих рыб, исключительно хорошо приспособленных к жизни в водной среде, была связана с вытеснением ими менее совершенных, экологически сходных с ними животных.

Далее, вполне вероятно, что вымирание ракоскорпионов было связано с развитием в девоне сравнительно быстро двигающихся типов рыб (см. стр. 304). Палеонтологическая история этих групп согласуется с этим допущением. О причинах вымирания трилобитов мы говорили на стр. 270.

Вытеснение организмов, уже занимающих известное местообитание, иммигрантами, в общем лучше вооруженными для борьбы за жизнь, происходит отнюдь не мгновенно, требует более или менее значительного времени. Подобное вытеснение может происходить довольно медленно.

Если данное местообитание обильно заселено представителями какой-либо формы, то особям какой-либо другой формы, хотя бы и несколько лучше приспособленной к данным условиям, трудно туда проникнуть и еще труднее там обосноваться. Такая мысль возникает у палеонтолога, наблюдающего рифовые известняки Керченского и Таманского полуостровов, Внушительной мощности массы известняка сплошь состоят из остатков одного вида мшанок, *Membranipora lapidosa* (стр. 132), с чрезвычайно ничтожным участием некоторых крошечных брюхоногих. Во время образования этих рифовых известняков в том же бассейне, несомненно, существовали другие животные с известковым скелетом, и все-таки эти последние не могли поселиться там, где колонии мембранипор возводили рифовые сооружения, сохранившиеся до сих пор.

Таким образом, правильная постановка проблемы вымирания требует всестороннего изучения развития всех условий как в неорганической, так и в органической среде. Однако Дарвин недостаточно разработал вопрос о зависимости вымирания от изменений неорганической среды (хотя, как мы видели, он отнюдь не оставил этого вопроса без внимания), отчасти, вероятно, потому, что в его время конкретных данных, указывавших на роль этой последней, было собрано еще небольшое число. Не то теперь: геологи и палеонтологи располагают ныне большим запасом фактов, свидетельствующих о несомненной связи процессов развития организмов с изменениями в окружающей неорганической среде, например, в солености, в газовом режиме водоемов, в их средней температуре. Нет сомнения, что в некоторых отдельных случаях вымирание происходило независимо от взаимоотношений с другими организмами, в других случаях физико-химические изменения среды действовали на жизнь организмов не прямо, а посредством изменений в биоценозах. Дело советских палеонтологов тщательно изучать эти вопросы на конкретном материале, которым так богата наша страна.

Так или иначе, в изучении п р о б л е м ы в ы м и р а н и я м ы д о л ж н ы и т т и п о п у т и, у к а з а н н о м у у ч е н и е м Д а р в и н а. Общие причины явлений вымирания никогда не будут поняты нами, если мы будем игнорировать взаимоотношения между организмами и, в частности, естественный отбор и будем пытаться объяснить эти явления исключительно как прямой результат изменений в неорганическом мире.

Только учение Дарвина дает объяснения явлениям вымирания и, в частности, случаям вымирания обширных групп и даже целого ряда групп в течение сравнительно короткого промежутка геологического времени.

## Синхронизация с помощью палеонтологических данных как основной метод геологического летоисчисления

Общеизвестно, что подразделение геологического времени от кембрия до современного периода основано на изучении ископаемых организмов и их развития. Эры, периоды, эпохи, века выделяются как отрезки времени, характеризующиеся ходом эволюционного развития жизни, который выясняется с помощью органических остатков. Сопоставление осадочных отложений, встречаемых в более или менее отдаленных пунктах той или иной области или соседних областей, также требует изучения ископаемых органических остатков. Нередко говорят, что так называемый палеонтологический метод определения геологического возраста есть основной, важнейший метод геологической синхронизации. Это, в основном, конечно, правильно, но с некоторой поправкой: уже отжил свой век старый, классический «палеонтологический метод», изучавший ископаемые организмы изолированно, вне связи с осадками, в которых встречаются окаменелости, и со средой, в которой некогда жили эти организмы. Соответствующий нынешнему уровню палеонтологический метод правильнее называть геолого-палеонтологическим. Иногда можно пользоваться описательным выражением: «метод геологической синхронизации или параллелизации с помощью палеонтологических данных».

Хотя первенствующее значение метода синхронизации с помощью палеонтологических данных едва ли кем-нибудь серьезно оспаривается, все же делаются попытки противопоставить этому методу какой-то новый метод, пока, правда, еще не показавший себя на деле, но обещающий много в будущем. Некоторые ученые склонны думать, что точная геологическая синхронизация возможна на основе изучения проявлений якобы всесветных орогенетических фаз, в соответствии с представлениями германского тектониста Г. Штилле. Основою упоминаемого здесь тектонического метода является вера в существование в с е-о б щ и х кратковременных фаз тектогенеза, отделяемых одна от другой периодами покоя.

Если мы примем концепцию Штилле, разделяемую многими другими геологами, то перед нами, естественно, встанет вопрос об использовании орогенетических фаз для геологической синхронизации.

Разбор выдвинутого Штилле произвольного постулата всеобщих, всеземных кратковременных фаз орогенеза не входит в задачу этой книги. Этот постулат напоминает то, что писал некогда ученик Кювье — А. д'Орбиньи — о 27 всемирных катастрофах. Но мы считаем нужным решительно подчеркнуть, что историческая геология, в своей хронологии опирающаяся пока что, главным образом, на данные палеонтологии, до настоящего времени отнюдь не располагает доказательствами всеобщих, или хотя бы очень широко распространенных, орогенетических фаз.

О геологической одновременности той или иной «фазы» по всему земному шару говорить нельзя уже потому, что в огромном большинстве случаев синхронизация соответствующих толщ осадков, развитых в различных странах и областях земного шара, пока что осуществляется довольно грубо, явно неточно (в геологическом смысле), и границы между толщами проводятся в различных странах и разными авторами весьма неодинаково. Это касается, например, границ между эрами, между периодами любой эры. Ознакомление с литературой о границе между девоном и карбоном, карбоном и пермью, между пермью и триасом и т. д. показывает нам, до чего запутанным и сложным является вопрос о синхронизации границ даже в каждой отдельной стране; попытки же подобной синхронизации в масштабе целых материков, а тем более в маштабе всего земного шара, сплошь и рядом носят характер догадок, которые выдвигаются лишь совершенно условно. При таких обстоятельствах геотектонист должен старательно избегать соблазна останавливаться лишь на тех догадках, которые соответствуют защищаемой им концепции (а при разнобое в стратиграфических схемах различных авторов такие догадки подыскать, вероятно, всегда можно), и не должен игнорировать данные, противоречащие его концепции. Радикальный же выход из нынешнего положения состоит в тщательном, кропотливом, углубленном изучении вопроса о стратиграфической параллелизации осадочных отложений, развитых в различных странах и в различных частях света, в пересмотре существующих стратиграфических схем, в основу которого должно быть положено дарвинистское понимание истории органического мира.

Таким образом, признание одновременных по всей Земле фаз тектогенеза лишено фактического обоснования и обусловливается тем, что отдельные исследователи, может быть, хорошо изучившие геологию своих районов, крайне упрощенчески подходят к неимоверно сложной, трудной задаче геологической синхронизации отложений, развитых в различных частях и областях земного шара.

Итак, синхронизация с помощью палеонтологических данных продолжает и ныне играть роль основного метода геохронологии.

## Гомотаксис и геологическая одновременность

В своей наиболее примитивной форме так называемая палеонтологическая синхронизация, или «корреляция», очень проста. Все дело заключается в том, чтобы отыскать руководящие ископаемые; а когда эти последние найдены, — смело параллелизировать пласты, в которых они встречены. При этом обычно принимаются — молчаливо — некоторые предпосылки, не соответствующие и не могущие соответствовать действительности.

Сущность одной из таких предпосылок хорошо выражена И. Вальтером. По словам этого ученого, хотя в настоящее время нет ни наземных, ни морских животных, которые населяли бы весь земной шар, хотя родовые группы в смежных областях обычно представлены разными видами, все же «мы требуем, чтобы одновременно образовавшиеся морские осадки прошлого

содержали бы повсюду один и тот же вид». Молчаливо принимается явно ошибочное положение, что все одновозрастные отложения должны содержать одни и те же виды, а если руководящего вида нет, то отложения различны по возрасту.

Вторая предпосылка, молчаливо допускаемая примитивной формой палеонтологической синхронизации, представляет собой «постулат равенства продолжительности жизни вида по всей земле».

Согласно этому постулату, организмы каждого вида во всех местах области распространения этого вида появляются сразу, одновременно, и исчезают во всех этих местах тоже одновременно.

Наконец, третья предпосылка постулирует, что каждый руководящий вид появляется у подошвы данной свиты и исчезает у ее кровли и что эта закономерность прослеживается всюду, где развита данная свита.

Эти предпосылки искусственно упрощают существующие в природе крайне сложные, бесконечно разнообразные и изменчивые взаимоотношения между пластом и содержащимися в нем органическими остатками. Понятно, что когда-то, на заре исторической геологии, в метафизический период развития этой последней, они были допустимы и помогали натуралистам делать первые шаги в науке о строении земной коры. Но совершенно ясно, что в наше время такой подход к изучению геологических явлений задерживает развитие науки и, в частности, развитие геологической хронологии. Мы должны изучать эти явления во всем их многообразии, в их многосложных связях, в их историческом развитии.

Трудности, стоящие перед рассматриваемой нами здесь проблемой, нельзя игнорировать; надо их выяснять и преодолевать. На одну из таких трудностей, связанных с сущностью процесса развития жизни в изменяющейся геологической обстановке, указал знаменитый английский ученый Т. Гексли, один из великих дарвинистов XIX в. Гексли утверждал, что выражение «геологическая одновозрастность» является неясным и двусмысленным и что лучше было бы исключить его из геологической терминологии. Его следовало бы, по мнению этого ученого, заменить термином, который обозначал бы соответствие в положении членов двух или многих серий слоев, независимо от хронологических отношений. В анатомии, — говорил Гексли, — приходится каждый раз указывать на подобное соответствие в положении, и оно выражается словом «гомология». В геологии, которая в некотором смысле является как бы «анатомией и физиологией Земли», можно было бы употреблять сходное слово — г о м о т а к с и с, указывающее на сходство в п о р я д к е напластований. Авторитетные палеонтологи, по словам Гексли, думают, что отложения, содержащие одинаковые органические остатки, могут считаться синхроничными, если только этот последний термин не понимается в слишком узком смысле слова. Однако самое совершенное тождество органических остатков, содержащихся в пластах, не есть доказательство их синхроничности, и в то же время даже крайняя степень несходства этих окаменелостей не доказывает, что осадки, в которых они находятся, отложились в разное время. По мнению Гексли, геология и палеонтология не имеют метода, с помощью которого можно было бы установить «абсолютную синхронию» («одновозрастность») двух слоев. Геология, по его словам, может доказать лишь местный порядок последовательности. Имея два разреза одной и той же свиты, геолог не может, по мнению Гексли, доказать с полной достоверностью, что слои, следующие друг за другом в обоих разрезах в одном и том же порядке, отложились одновременно. Если эти разрезы находятся на небольшом расстоянии один от другого, то практически возможно говорить о синхроничности, или строгой одновозрастности. Но так как геология имеет дело с обширными пространствами, то необходимо всегда иметь в виду разницу между гомотаксисом и синхронией. Гексли утверждает, что при нынешнем состоянии наших знаний и наших методов грандиозные гипотезы, создаваемые палеонтологом для объяснения последовательности в органической жизни на Земле, не доказуемы. Однако тут же он выражает надежду, что в будущем для нас окажется возможным выяснение «универсальной истории земного шара».

Гексли показал, что геологическая синхронизация — дело несравненно более сложное и трудное, чем это представлялось многим палеонтологам и геологам, дело, требующее высокого совершенства методов исследования. Вместе с тем мы видим, что Гексли преувеличивает эти трудности, отказываясь найти подход к проблеме геологической одновозрастности и пессимистически относясь к возможности геологической синхронизации. При этом он склонен говорить о какой-то абсолютной синхронизации, абсолютно точной хронологической параллелизации, которая, конечно, неосуществима. Однако геология и палеонтология никогда не откажутся от синхронизации последовательных моментов развития земной коры и развития органического мира по всему земному шару. Но при этом мы должны помнить, что в каждом случае мы имеем некоторую степень приближения к точной синхронизации, и задача состоит в том, что мы всюду должны стремиться повысить эту точность, а для этого надо неустанно совершенствовать метод синхронизации. Предупреждение, делаемое Гексли, ценно как призыв к осторожности, ко вдумчивому отношению к вопросам геологической хронологии. Мы можем, например, утверждать, что весь комплекс верхнеюрских отложений Западной Европы в основном синхроничен верхней юре Русской платформы, с той, однако, оговоркой, что синхронизация отдельных ярусов (веков) представляет пока еще немало спорного и сомнительного. Нижняя и верхняя границы отложений каждого яруса в упомянутых двух областях могут весьма значительно отличаться по своему возрасту. На это указывал в отношении верхнетретичных отложений Н. И. Андрусов. Прекрасный пример гомотаксиса отложений, которые пока можно синхронизировать лишь совершенно условно, провизорно, грубо, представляют последовательные горизонты и ярусы верхнего плиоцена Черноморской области, с одной стороны, и Каспийской области — с другой. Мы знаем, что в течение очень продолжительного времени Южная Америка представляла собой обособленную материковую область, где развивались своеобразные группы млекопитающих,

не имеющие непосредственной филогенетической связи с млекопитающими остального мира (стр. 400). Поэтому при сопоставлении третичных отложений Южной Америки с различными членами той же системы, развитыми на других материках, довольно трудно пойти дальше установления гомотаксиса: в таких условиях выяснение геологической одновозрастности — дело весьма нелегкое и чрезвычайно сложное.

Если последовательные горизонты одного разреза параллелизируются, на основании присутствия одинаковых характерных ископаемых, с горизонтами другого разреза, то чем многочисленнее эти вполне сопоставимые горизонты, тем вероятнее, что мы имеем перед собой синхроничные ряды горизонтов: действительно, трудно представить себе, чтобы совершенно одинаковый порядок смены фаун на протяжении десятка или более палеонтологически охарактеризованных горизонтов возник в различных пунктах в р а з л и ч н ы е моменты времени. Таким путем оказывается возможным проводить широкую параллелизацию, например, трилобитовых зон кембрия и силура, граптолитовых зон силура, аммонитовых зон юры.

Гексли показал, что грубый, примитивный прием параллелизации, заключающийся в подсчете процентного содержания общих форм в параллелизируемых толщах осадков, не может привести к надежным результатам, к сколько-нибудь точному определению геологического возраста. Найдя 30 или 40% общих форм в двух толщах осадков, геологи, по словам Гексли, уверенно устанавливают одновозрастность этих толщ. Между тем, в Англии, в так называемом краге (известняке-ракушнике) Суффолька (среднеплиоценового возраста) найдено свыше 60% ныне живущих форм. Представим себе, что когда-нибудь, через миллион или два миллиона лет геолог будет изучать фауну осадков, образовавшихся на дне нынешнего пролива Георгия (между Англией и Ирландией), и сопоставит эту фауну с фауной суффолькского крага. Руководствуясь представлениями нынешних ученых, этот геолог, по словам Гексли, признал бы суффолькский краг и осадки пролива Георгия одновозрастными отложениями. А нам известно, — говорит Гексли, — что между эпохами образования этих толщ прошел период времени, огромный даже в геологическом смысле, и произошли колоссальные геологические изменения. Но если, — рассуждает далее Гексли, — пласты, довольно близкие по своему местонахождению и содержащие 60—70% общих форм моллюсков, могли оказаться отделенными друг от друга таким отрезком геологического времени, который был достаточен для величайших из геологических изменений, какие только совершались на Земле, то что сказать о такой «одновозрастности», которая свидетельствуется лишь сходством «общего вида», облика или тождеством полдюжины видов или несколько большего числа родов?

Здесь, как мы видим, Гексли дал суровую критику примитивного приема параллелизации, проводимой исключительно на основе процентного содержания общих форм. Однако этот крайне грубый, явно неудовлетворительный метод параллелизации весьма широко применяется учеными и в настоящее время. Против чисто «арифметического» метода решительно высказывается И. Вальтер. Он говорит, что когда процентное содержание общих форм двух близких или отдаленных друг от друга местообитаний колеблется, например, от 30 до 60%, то это зависит от столь многочисленных причин, что на этих колебаниях никак нельзя базировать определение геологического возраста двух различных фаунистических комплексов.

## Проблема синхронизации в свете учения о неполноте геологической летописи

Рассмотренное уже в одном из предыдущих разделов дарвиновское учение о неполноте или несовершенстве геологической летописи имеет огромное значение для геологической синхронизации.

Дарвин показал, что пробелы в геологической летописи зависят от экологических причин, от условий накопления осадков, от движений земной коры, — в частности, от опусканий и поднятий морского дна, — от диагенеза и других геологических процессов. Учитывая все эти явления, Дарвин приходит к важным для геологической синхронизации выводам. Он указывает, что группа форм, которая считается появившейся внезапно в определенный геологический момент, может оказаться гораздо более древней. «Я могу, — говорит Дарвин, — напомнить хорошо известный факт, что во всех геологических руководствах, изданных всего несколько лет назад, говорилось, что млекопитающие внезапно появились в начале третичной серии. А в настоящее время одно из богатейших известных нам местонахождений ископаемых млекопитающих относится к середине вторичной серии (мезозоя)». «Повидимому, каждая отдельная формация (толща), — говорит Дарвин, — подобно целой серии формаций какой-нибудь страны, обыкновенно представляет прерывистое напластование. Когда мы наблюдаем, как это весьма нередко случается, формацию, сложенную из слоев весьма различного минералогического состава, мы вправе подозревать, что в процессе ее отложения были бо́льшие или меньшие перерывы».

Мы знаем, что, по Дарвину, мощные, богатые окаменелостями толщи отлагались в течение периодов опускания, а огромные, «немые» в отношении окаменелостей, промежутки соответствуют периодам, когда морское дно оставалось неподвижным или поднималось, или когда осадки отлагались недостаточно быстро для того, чтобы покрыть и сохранить органические осадки. В эти продолжительные и не отмеченные окаменелостями промежутки времени обитатели каждой области, по мнению Дарвина, подвергались значительным изменениям и вымиранию, и в то же время происходило в значительных размерах переселение из других областей. Так как мы имеем основание думать, — говорит Дарвин, — что обширные области охватывались одним и тем же движением, то на очень обширных пространствах в одной и той же части света часто отлагались строго одновозрастные формации. Но мы не имеем никакого права думать, что это происходило так во всех случаях и что большие области всегда подвергались одинаковым движениям. Если две формации, — продолжает Дарвин, — отлагались

в двух областях в течение приблизительно, но не точно, того же периода, то в этих областях мы должны встретить одну и ту же общую последовательность форм жизни, но в этом случае не будет точного соответствия видов, так как в одной области изменения, вымирание и иммиграция могли происходить в течение несколько более продолжительного времени, чем в другой. Вообще говоря, в двух приблизительно одновозрастных сериях отложений, развитых в двух различных районах, формации одной серии нередко могут соответствовать пробелу в напластовании другой серии; в таком случае различные формации одной серии, располагаясь в той же последовательности, что и формации другой серии, не могут быть строго одновозрастными, а видовой состав фауны в кажущихся соответствующими друг другу ярусах обоих районов не может быть вполне одинаковым.

Таким образом, мы видим, что изучение неполноты геологической летописи привело Дарвина к глубоко верному пониманию отношения между гомотаксисом и одновозрастностью толщ осадочных отложений. Толщи, образовавшиеся в двух различных областях приблизительно в одну и ту же эпоху, часто состоят из гомотаксальных, а не синхроничных членов, так как члены одной толщи могли образоваться не одновременно с ближайшими к ним по времени членами другой толщи, а в те геологические моменты, когда в области этой последней толщи были перерывы в накоплении осадков или так или иначе задерживалось образование отложений, содержащих окаменелости.

Итак, разработанный Дарвином вопрос о пробелах в геологической летописи теснейшим образом связан с проблемой синхронизации.

## Какое значение имеют для синхронизации вопросы экологии и эволюционного развития?

Хронология осадочных отложений не может быть с достаточной достоверностью выяснена, если мы будем пытаться сделать это на основе лишь определения содержащихся в породах окаменелостей. Серьезная, соответствующая требованиям современной науки, постановка синхронизации свит и пластов осадочных отложений невозможна без изучения связей ископаемых с осадком и без выяснения биоценотических отношений и биономического значения ископаемых.

Границы распространения ныне живущих форм нередко изменяются с поразительной быстротой. Вот пример, приводимый И. Вальтером. По сообщению этого автора, в 1885 г. один вид фораминифер, *Polystomella crispa*, был чрезвычайно обильно представлен в покрытой органическим известковым песком области «Голубиной мели» Неаполитанского залива; в то же время одиночный шестилучевый коралл *Caryophyllia* часто встречался лишь в окружающих упомянутую область илистых полосах на камешках, раковинах и т. д. Посетив то же самое место через 25 лет, Вальтер обнаружил, что значительные участки заняты известковыми водорослями, между которыми он никак не мог отыскать раковинок *Polystomella*. Зато тут на этот раз оказалось много кораллитов *Caryophyllia*, растущих на литотамниевых желваках. Таким образом, — заключает Вальтер, — отсутствие или спорадическое распространение вида еще не есть основание для широких стратиграфических выводов.

Ч. Дарвин разработал концепцию так называемой экологической сукцессии (последовательной смены одного биоценоза другим на данном участке) задолго до написания «Происхождения видов». В книге «Строение и распределение коралловых рифов», вышедшей первым изданием в 1842 г., Дарвин подробно рассматривает вопрос об экологической сукцессии на коралловых рифах и указывает на причины этого явления, связанные как с образом жизни различных форм прикрепленных бентонных организмов, так и с вертикальными движениями морского дна.

Мы уже отметили, что палеоэкологическое изучение является одной из необходимых предпосылок оценки хронологического значения палеонтологических данных. Для того, чтобы решить вопрос о том, какое значение для синхронизации может иметь данный ископаемый организм или комплекс ископаемых организмов, надо знать образ жизни этих организмов и экологические условия их существования и учесть возможность миграций, процессы и способы расселения. Эти вопросы рассматриваются Дарвином в его «Происхождении видов». «Процесс распространения, — говорит Дарвин, — часто совершается очень медленно и зависит от климатических и географических изменений, от странных случайностей и от постепенной акклиматизации новых видов к различным климатам, через которые им приходится проходить; но с течением времени обыкновенно преобладающие формы наиболее успешно распространяются и, в конце концов, становятся господствующими». Далее следуют выводы относительно синхронологического значения ископаемых организмов наземных и морских: «Наземные формы, живущие на различных континентах, распространяются, вероятно, медленнее, чем обитатели одного непрерывно расстилающегося моря. Мы вправе поэтому ожидать, что встретим — и мы, действительно, встречаем — менее строгий параллелизм в последовательности наземных форм, чем форм морских».

В свете этих соображений вполне понятно, что из ископаемых морских животных наибольшее значение в смысле точности синхронизации имеют те формы, которые способны быстрее расселяться, расширять ареал своего распространения. Нельзя, однако, думать, подобно многим палеонтологам, что здесь вопрос решается исключительно скоростью передвижения и способностью преодолевать такие преграды, как рельеф морского дна и т. д. В самом деле, надо помнить и о тех «барьерах», которые зависят от живой среды, и во многих случаях биоценотические факторы должны играть здесь решающую роль. Поэтому остатки организмов пелагических не всегда имеют большее значение для синхронизации, чем остатки бентонных.

Но при прочих равных условиях нектон и планктон (а также организмы, остатки которых способны пассивно плавать некоторое время в виде так называемого некропланктона) должны давать более точные указания при синхронизации отдаленных друг от друга участков, чем, например, «сидячий» бентос.

Изучая ископаемые организмы той или иной толщи в одной области или даже одного определенного разреза, палеонтологи и геологи часто склонны признать устанавливаемое ими при этом вертикальное распространение определенной ископаемой формы точно соответствующим длительности существования этой формы на Земле. Дарвин предостерегает нас от подобных, явно ошибочных, заключений. «Если мы встречаем какой-нибудь вид впервые в середине отложений, было бы в высшей степени рискованно заключать отсюда, что он не существовал где-нибудь и ранее. И точно так же, замечая, что какой-нибудь вид исчезает прежде, чем были отложены последние слои формации, было бы столь же опрометчиво предполагать, что он именно тогда вымер». «Относительно всевозможных морских животных, — говорит Дарвин, — мы можем смело утверждать, что здесь в широких размерах имели место переселения, вызывавшиеся климатическими и другими изменениями; и когда мы видим, что вид впервые появляется в какой-нибудь формации, мы можем считать вероятным, что он в это время лишь иммигрировал впервые в эту область». Далее Дарвин иллюстрирует эту мысль распространением некоторых палеозойских форм, которые, как он говорит, появились несколько раньше в палеозойских слоях Северной Америки, чем в тех же слоях в Европе. «Повидимому, — заключает Дарвин, — потребовалось известное время для их переселения из американских морей в европейские».

Миграциями объясняет Дарвин также и явление, которое в современной палеонтологии носит название р е к у р р е н ц и и. Под рекурренцией обычно понимают повторное появление, на более высоком стратиграфическом уровне, т. е. в более поздний геологический момент, форм, которые считаются свойственными более раннему геологическому моменту. Такая рекурренция отмечалась, например, в девоне штата Нью-Йорк. Там в различных горизонтах верхнего девона, в прослоях мощностью в несколько дециметров, указывалось неоднократное появление фауны, состоящей из видов, присущих так называемой гамильтонской формации среднего девона. Пример рекурренции среди ископаемых водорослей указывает Пиа. *Diplopora philosophi*, — говорит он, — давно считается надежным руководящим ископаемым самой верхней части анизийского яруса среднего триаса. Однако в Ломбардии эта форма встречается в более молодых, верхнеладинских отложениях среднего триаса. Поскольку упомянутый вид ни разу не был найден в нижней части ладинских слоев, мы имеем, по словам Пиа, пример настоящей рекурренции. Этот автор, однако, отмечает, что особи из верхнеладинских слоев несколько отличаются от типичных верхнеанизийских и, может быть, заслуживают выделения в особую разновидность. Дарвин уделил внимание подобным случаям и дал им общее объяснение. «Большие ископаемые деревья, еще сохранившие вертикальное положение, в котором они росли, — говорит Дарвин, — дают нам ясные указания на многие длинные промежутки времени и на изменения уровня страны в продолжение процесса отложения,— о чем мы и не догадывались бы, если бы не сохранились эти деревья... Таким образом, если один и тот же вид встречается в основании, в средних слоях и в верхних горизонтах какой-нибудь формации, весьма вероятно, что он не жил в одном и том же месте в продолжение всего периода отложения, но исчезал и вновь появлялся и, может быть, неоднократно, пока длился один и тот же геологический период».

Получают объяснение и б а р р а н д о в с к и е к о л о н и и (называемые так по имени известного палеонтолога Барранда, который ввел это понятие), т. е. комплексы ископаемых форм, которые как бы вторгаются на некоторое время в середину более древней формации, а потом сменяются ранее существовавшей фауной. Дарвин принимает то толкование, которое было дано подобным случаям Ляйеллем, видевшим здесь временное переселение из другой географической провинции.

Подобные случаи заслуживают тщательного изучения, но палеонтолог-дарвинист должен решительно осудить всякую попытку объяснять их «повторным видообразованием», якобы новым появлением однажды уже повсеместно вымершей формы. Одно из положений дарвинизма гласит, что «вид, раз исчезнувший, никогда не может появиться снова».

С дарвинистской точки зрения каждая форма, как и группа, возникает в одном месте, откуда затем происходит расселение представителей этой формы в различных направлениях (стр. 546). Отсюда мы должны сделать тот важный для синхронизации вывод, что новый вид, как и новый род или вообще новая группа, н е м о ж е т п о я в и т ь с я о д н о в р е м е н н о — даже в геологическом смысле — н а о ч е н ь з н а ч и т е л ь н о й п л о щ а д и, например, сразу на двух или нескольких материках или сразу в разных океанах.

Соответственно с этим, если, как это теперь принимается многими учеными, трехпалая лошадь *Hipparion* (см. стр. 413) есть род американского происхождения, то проникновение этого рода в Азию, в Европу, до западных ее пределов, и в Африку, несомненно, требовало заметного, даже в геологическом смысле, промежутка времени. Вместе с этим расселением должно было происходить и видообразование. Таким образом, дарвинист отнесется критически к категорическим заявлениям некоторых геологов о том, что древнейшие остатки гиппариона всюду, во всех частях света (кроме Австралии, где этих животных, конечно, не было) отмечают один определенный геологический момент — начало плиоцена.

Само собой разумеется, что история видов не представляет картины однообразного прогрессивного расширения ареалов обитания: в зависимости от различных экологических факторов величина ареалов, по всей вероятности, многократно колеблется — то более, то менее резко — и в сторону расширения и в сторону сокращения

Подмеченные Дарвином закономерности процессов вымирания (стр. 543) весьма важны для изучения проблемы синхронизации. Если вымирание формы не совершается одновре-

менно на всем ареале ее распространения, то далеко не всегда можно параллелизовать те или иные части определенных толщ по тому горизонту, выше которого эта форма перестает встречаться. Действительно, вполне возможно, что данная форма исчезла в одной области гораздо раньше, чем в другой. Эти соображения вполне подтверждаются палеонтологическими фактами, многие из которых были изложены в предыдущих главах. Так, своеобразное семейство непарнопалых копытных, халикотерии (стр. 418), вымерло в Америке, повидимому, в среднем миоцене, но халикотерии жили гораздо дольше в Евразии, где они продолжали существовать в плиоцене, а одна форма, жившая в Китае и Индии, вымерла, повидимому, уже в плейстоцене. Мастодонты вымерли в Европе раньше, чем в Америке (стр. 421), и то же самое можно сказать о так называемых саблезубых тиграх (стр. 403). Дарвиновская постановка проблемы вымирания предостерегает нас от возможных ошибок в синхронизации. Она указывает нам, что реликтовые представители больших и малых групп могут существовать очень и очень долго после вымирания подавляющего большинства форм, входивших в состав этих групп.

Наконец, следует заметить, что учение Дарвина далеко от понимания эволюции как процесса, протекающего равномерно, без больших скачков.

С дарвинистской точки зрения в истории различных групп органического мира бывают эпохи усиленного, чрезвычайно быстрого видообразования и ускоренного вымирания. Здесь достаточно вспомнить «великое» вымирание мезозойских групп рептилий и роль, которую в этом процессе играли развивавшиеся группы млекопитающих (стр. 545).

Чтобы нагляднее представить себе значение дарвиновского понимания эволюции для проблемы геологической синхронизации, посмотрим, в какое положение ставят эту чрезвычайно важную для геологии проблему некоторые из распространенных среди ученых капиталистических стран идеалистических теорий эволюции.

Так, согласно г о л о г е н е з у, — теории упоминавшегося уже нами (стр. 533) итальянского биолога Д. Роза, «каждый вид превращается целиком в два дочерних вида и при этом исчезает». Это превращение происходит одновременно на всем ареале распространения данного «материнского» вида. Эта явно виталистическая и в то же время чрезвычайно примитивная концепция никак не может служить основой для разработки проблемы стратиграфической параллелизации. В самом деле, согласно теории гологенеза, первое появление данного вида в одном месте строго синхронично появлению этого вида во всех других местообитаниях «материнского» вида. Значение миграции, таких образом, сильно ограничивается. Это может побудить палеонтолога, стоящего на позициях гологенеза, смело синхронизировать отдаленные друг от друга слои, представляющие нижнюю границу распространения данной формы. Таким образом, могут быть совершены явные ошибки в параллелизации. Далее, в тех случаях, когда установлено или признано вероятным, что одна форма является предковой по отношению к другой, сторонник гологенеза будет склонен считать осадки, содержащие ту и другую форму, разновозрастными, хотя в некоторых случаях вполне возможно, что предковая форма будет продолжать существовать одновременно с «дочерней» или даже переживет последнюю. И здесь принятие гологенеза может вести к значительным ошибкам в синхронизации отложений.

Очень многие палеонтологи капиталистических стран, придающие особенное значение каким-то непонятным, неизвестно чем вызванным «тенденциям» эволюционного развития, верят, что эти тенденции, действуя одновременно на множество форм какой-нибудь группы (например — гониатитов), могут вызвать параллельное развитие этих форм. При этом эти формы приобретают, н е з а в и с и м о одна от другой, один и тот же комплекс одинаковых признаков, проходят целую цепь одинаковых стадий эволюционного развития в одни и те же геологические моменты. Стадии эти соответствуют таким таксономическим единицам, как род, и более крупным. Антидарвинистские «теоретики» палеонтологии нередко утверждают, что «развитие от вида к виду, от рода к роду, от одного типа к другому идет путем более или менее многочисленных параллельных рядов». Иногда такие «теоретики» толкуют о тенденции «синхронического параллелизма в развитии», который якобы полезен даже «при геологическом картировании».

Ясно, что эти «теории» и все их разновидности тоже ведут к грубым ошибкам в стратиграфической параллелизации, так как одновременное прохождение разными филогенетическими линиями в разных областях земного шара не зависящих от естественного отбора и от конкретных условий среды одинаковых стадий не может быть объяснено естественными причинами. Здесь мы имеем идеалистическое искажение действительности и невероятное упрощение чрезвычайно сложных взаимосвязанных эволюционных процессов, зависящих как от условий неживой и живой среды, так и от унаследованной организации животных и растений.

Один из западноевропейских палеонтологов, откровенный виталист и ярый антидарвинист, Э. Дакке, придумал даже закон «хронологических сигнатур», согласно которому отдельные геологические эпохи характеризуются особыми «стадиями» строения организмов. В определенный момент должен возникнуть определенный тип строения, например, строение летающего позвоночного, и в силу этого появляются птицы. Развитие стопы копытных, приведшее у парнокопытных к двупалому состоянию, а у непарнокопытных — к однопалости, тоже происходит в силу «хронологической сигнатуры», которая определяется «внутренними причинами» и действует с точностью часового механизма.

Итак, старая примитивная форма метода руководящих ископаемых не может более удовлетворять требованиям палеонтологии и геологии. Попытки усовершенствовать методику синхронизации, предпринимавшиеся учеными, отрицающими дарвинистское понимание эволюции, как мы видели, не могли привести и не привели к положительным результатам. В то же время мы имели возможность убедиться, что овладение дарвинизмом открывает широчай-

шие перспективы перед учеными, имеющими дело с проблемой стратиграфической параллелизации, дает этим ученым средство значительно повысить точность синхронизации. Это лишний раз подчеркивает необходимость борьбы за дарвинизм, за использование этого учения и в рассматриваемой области вопросов, связывающих геологию и палеонтологию.

## Возможности изучения развития органического мира в неразрывной связи с развитием среды

Выясняемая палеонтологией и геологией взаимозависимость между историческим развитием организмов и развитием среды служит наглядным и убедительным опровержением всевозможных антидарвинистских теорий, вроде «номогенеза», «аристогенеза» американского палеонтолога Г. Осборна, «гологенеза» итальянского биолога-виталиста Д. Роза и буквально сотен других противонаучных псевдоэволюционистских концепций, которые в условиях загнивания капитализма растут в буржуазной биологии, как грибы.

Нетрудно привести конкретные, установленные палеонтологией факты филогенетических изменений, несомненно зависевших от определенных, уже известных нам изменений среды, и показать, что эти факты убийственны для всех автогенетических «теорий» эволюции. Но этим значение подобных фактов, конечно, не ограничивается. Выясняя связь между развитием тех или иных групп организмов и определенными изменениями среды, в которой жили эти организмы, мы можем подойти к разрешению важнейших теоретических задач, которые стоят перед палеонтологией. Факты такого рода дает нам, собственно говоря, вся геологическая история от кембрия до современного периода. Гигантский размах геологических исследований на необъятной территории нашей страны создает исключительно благоприятные условия для установления и изучения таких фактов, создает условия, каких нет нигде и не было никогда за всю человеческую историю.

Нередко можно встретить замечания известных геологов и палеонтологов, пессимистически высказывающихся о возможности прослеживать зависимость эволюции организмов от изменений среды. Иногда ученые прямо утверждают, что невозможно, или лишь в редчайших исключительных случаях возможно прослеживать и палеонтологическими фактами еспорно обосновать родословные линии организмов. Так, известный германский палеонтолог-неоламаркист О. Иекель утверждает: «Палеонтология лишь в редких случаях оказывается в состоянии прослеживать родословное древо, так как изменение форм большею частью шло рука об руку с перемещениями их местообитаний, так что восходящее вертикально через пласты земной коры родословное древо часто обвивает своими ветвями значительную часть Земли. Поэтому возможность прослеживать эти часто весьма извилистые пути развития в горизонтальном и в вертикальном направлении в трудно доступных слоях Земли имеется лишь в совершенно исключительно благоприятных случаях, когда развитие происходило в замкнутых фаунистических областях, например, в спокойных морских бухтах или на небольших материках, а также тогда, когда формы обнаруживают столь многочисленные морфологические особенности, что сумма этих особенностей представляет надежное доказательство родственных отношений соответствующих форм». Если выяснение родословных линий представляет столь большие затруднения (а эти затруднения охарактеризованы Иекелем в общем правильно), то ведь еще труднее не только устанавливать родословные линии, но и выяснять зависимость эволюционного развития форм, принадлежащих к этим линиям, от тех или иных условий среды. И тем не менее — территория нашей страны открывает огромные возможности перед учеными, которые серьезно берутся за изучение этой зависимости на палеонтологическом материале. Приведем примеры.

Замечательный объект, на котором можно изучать закономерности развития жизни, представляют отложения верхнего карбона и перми Восточнорусской впадины. Там достаточно ясно установлена зависимость процессов развития и вымирания фаун от изменений в гидрологических условиях бассейнов. Особое значение в этом отношении имеют исследования по истории морской фауны верхнего карбона и нижней перми района Самарской луки (М. Э. Ноинский). Здесь геолого-палеонтологическое изучение форм ископаемых организмов и истории их местообитаний проливает обильный свет на важнейшие теоретические вопросы нашей науки: ведь мы имеем полную возможность прослеживать, с одной стороны, историю эволюировавших форм, а с другой — историю бассейнов, в которых развивались эти формы, различные изменения в конфигурации этих бассейнов, в характере и глубине различных частей этих последних, в солености воды и т. п.

В зависимости от совершенно определенных изменений гидрогеологического режима (постепенное осолонение по М. Э. Ноинскому) в разрезе верхнекаменноугольных и нижнепермских отложений Самарской луки постепенно исчезают некоторые группы морских животных (фораминиферы, табуляты, четырехлучевые кораллы, плеченогие), а другие (пластинчатожаберные, брюхоногие), наоборот, сохраняются, дивергируют, приобретают значительно больший удельный вес в составе фауны, но потом, повидимому, в связи с дальнейшим изменением солености в ту же сторону, тоже начинают вымирать. В то же время наблюдается постепенное уменьшение величины тела представителей фауны.

Подробно и тщательно изучая, с одной стороны, историю организмов и ассоциаций организмов и — параллельно с этим — геологическую историю моря, всех его частей, где жили и развивались эти организмы, всех местообитаний этих последних, мы правильно подойдем к выяснению закономерностей жизни и эволюции фаун.

Другой пример возьмем из области изучения верхнетретичных отложений юга СССР. Располагавшиеся здесь морские бассейны претерпевали за сравнительно короткое время — в течение неогена и плейстоцена — многочисленные, значительные, сложные изменения,

совершавшиеся быстро (в геологическом смысле). Геологическая история этих бассейнов расшифрована довольно тщательно и подробно, но она будет изучена несравненно тщательнее и подробнее в ближайшие годы.

В результате работ многих советских ученых почти каждый из ранее установленных горизонтов, прежде не поддававшихся более дробному подразделению, удается разбить на более мелкие единицы, на основании изучения ископаемых организмов. Нет сомнения, что стратиграфическая схема нашего неогена в ближайшее время испытает дальнейшую детализацию. В то же время значительных успехов достигла палеогеография морских бассейнов неогена.

Хорошо известно, что параллельно с изменениями физико-географических, климатических и гидрологических условий значительно изменялось и население морей и озер-морей, располагавшихся в Черноморско-Каспийской области: одни группы исчезали, другие испытывали то более, то менее глубокие эволюционные изменения, более или менее интенсивную адаптивную радиацию, — развивались многочисленные новые виды, а иногда и новые роды, и эти новые формы сравнительно скоро исчезали, уступая место другим формам, водворявшимся на том же месте, в связи с значительным изменением биономических условий.

Палеонтология, изучая условия смены одних форм другими, может устанавливать закономерности отбора и вымирания различных организмов нашего неогена. Кстати сказать, изучение явлений вымирания различных групп в неогеновых бассейнах подтверждает дарвиновское понимание этого процесса, данное в «Происхождении видов», и показывает, что вымирание не бывает внезапным и не охватывает сразу население всего ареала распространения данной группы или данной формы, что полному исчезновению предшествуют сокращение ареала распространения и поредение. Подтверждается также и дарвиновская концепция единого центра происхождения и распространения новых форм.

Рассмотренные примеры показывают, что основные теоретические вопросы палеонтологии могут с успехом изучаться на палеонтологическом материале из осадочных отложений, развитых на территории СССР.

ГЛАВА XXIX

# ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ИСТОРИИ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ЗНАНИЙ

Для того, чтобы правильно оценить современное нам положение палеонтологии, ее перспективы и задачи, необходимо познакомиться, по крайней мере в общих чертах, с историей палеонтологических знаний.

Палеонтология, как и всякая иная наука, развивалась в зависимости от экономического и политического развития человеческого общества; основные идеи нашей науки возникали и изменялись в тесной связи с развитием философских воззрений человечества. Изучение истории палеонтологических знаний позволяет проследить эту зависимость развития нашей науки от развития человеческого общества.

## Древнее время и средние века

В древности палеонтологии, как науки, не было. Людям, конечно, нередко приходилось находить окаменелости, но ничто не побуждало их смотреть на эти окаменелости как на предметы, достойные специального изучения. Многие мыслители древности высказывали те или иные взгляды о происхождении окаменелостей вообще. Надо заметить, что некоторые из философов древности правильно понимали природу окаменелостей, как остатков живших некогда организмов. Но подобные удачные догадки не подымались тогда до состояния научно установленного положения, и потому в то же самое время широким распространением пользовались представления других мыслителей, которые считали, что окаменелости не имеют никакого отношения к жившим когда-либо существам.

Так, Ксенофонт Колофонский, приблизительно за 600 лет до нашей эры, заметил морские раковины на холмах о. Мальты; это он объяснял периодическими наводнениями суши. Ксант Сардский (около 500 лет до нашей эры) обратил внимание на окаменелые раковины, которые были встречены им в Армении, Фригии и Лидии, далеко от моря; из этого факта он заключил, что те места, где встречаются подобные остатки, были некогда дном океана.

Геродот (500 лет до нашей эры) отметил присутствие морских раковин в горах Египта, и это подало ему мысль, что некогда Египет был покрыт морем.

Однако Теофраст (около 300 лет до нашей эры) высказал совершенно иной взгляд на природу ископаемых; он думал, что в горных породах есть так называемая пластическая сила, которая и вызывает образование окаменелостей. Этот взгляд имел довольно широкое распространение в «темную ночь средневековья»; правильные представления об окаменелостях, которые высказывались философами древности, не могли получить развития в эту эпоху господства схоластики, и ученые мужи того времени смотрели на окаменелости как на проявления «пластической силы», или как на «игру природы», или считали их возникшими под влиянием звезд.

## Эпоха Возрождения

После средних веков наступает эпоха Возрождения. «После темной ночи средневековья наново вдруг возрождаются с неожиданной силой науки, начинающие развиваться с чудесной быстротой»... (Энгельс, «Диалектика природы», 1933, стр. 40). «Современное естествознание, которое одно лишь достигло всестороннего, систематического научного развития, в противоположность гениальным натурфилософским догадкам древних и весьма важным, но спорадическим и оставшимся по большей части безрезультатными открытиям арабов — современное естествознание, как и вся новейшая история, датирует от той знаменательной эпохи, которую мы, немцы, называем по приключившемуся с нами тогда национальному несчастью — реформацией, французы — ренессансом, а итальянцы — квинквеченто, и содержание которой не исчерпывается ни одним из этих наименований. Это — эпоха, начинающаяся со второй половины XV столетия». (Энгельс, «Диалектика природы», 1933, стр. 86). В эту эпоху, эпоху Возрождения, вырабатываются более совершенные представления о природе ископаемых.

Великий итальянский художник Леонардо да-Винчи (1452—1519) был в то же время великим математиком, инженером и архитектором. В молодости он в качестве инженера при-

нимал участие в прорытии каналов в Северной Италии, и во время этих работ ему много раз приходилось видеть окаменелости в горных породах. Эти наблюдения привели его к заключению, что окаменелости являются остатками морских животных, которые жили на местах, где теперь встречаются эти остатки. В то время море, по его мнению, покрывало горы; реки выносили в море ил, который заполнял раковины; впоследствии дно морское превратилось в сушу. Леонардо да-Винчи резко возражал против того воззрения, по которому окаменелости возникали в земле под влиянием звезд; это воззрение великий художник и ученый называл глупым и ненаучным.

Того же взгляда на природу ископаемых придерживался итальянец Фракасторо (1483—1553), профессор философии, врач и поэт. В 1517 г. ему показали окаменелые раковины, которые были найдены при постройке одной цитадели, и спросили, какого он мнения об этих вещах. Фракасторо отверг объяснение происхождения окаменелостей «пластической силой» как совершенно несостоятельное. Он заявил, что эти ископаемые не могут быть остатками потопа, о котором рассказывается в библии, так как в таком случае раковины могли бы быть лишь пресноводными, а не морскими; кроме того, они были бы рассеяны по поверхности, а не лежали бы погребенными глубоко в земле.

Правильное понимание природы ископаемых, к которому пришли Леонардо да-Винчи и Фракасторо, связано с развитием строительства в наиболее передовой стране эпохи Возрождения — Италии, где, кстати сказать, широко распространены осадочные породы, которые содержат ископаемые раковины и другие окаменелости, весьма близкие к современным морским организмам.

Несколько позже, в 1580 г., появилась в Париже книга знаменитого француза Бернара Палисси «Удивительные рассуждения о природе вод и фонтанов, металлов, солей, камней, земель, огня и эмалей». Палисси был известным гончаром. По своему ремеслу он неизбежно имел дело с горными породами. В книге своей он дает объяснение происхождения ископаемого дерева, ископаемых рыб и раковин. Он указывает на то, что некоторые из последних вполне сходны с живущими ныне и появились, несомненно, на тех местах нынешней суши, которые были некогда покрыты морем или пресной водой. Палисси утверждал, что он нашел много таких «окаменевших в земле» рыб и раковин, которые не принадлежат к «теперешним формам, живущим в море-океане». Взгляды Палисси были объявлены еретическими, и ему было предъявлено требование отречься от них.

## XVII и XVIII вв.

Потребовалось, однако, очень много времени для того, чтобы взгляды Леонардо да-Винчи и Фракасторо укоренились в науке. Целых три столетия вопрос о природе окаменелостей был предметом спора: многие ученые продолжали считать их «игрою природы», или думали, что окаменелости были образованы «окаменяющими соками» или какими-то «бурными движениями земных выдыханий». А те ученые, которые признавали органическое происхождение окаменелостей, обычно думали, что эти последние остались на Земле после всемирного потопа, о котором говорится в известной библейской сказке.

Не только в XVII, но и в XVIII в., до середины его, многие ученые, которые описывали окаменелости и давали их изображения, иногда довольно хорошие, все еще не могли притти к правильному пониманию сущности окаменелостей и считали их либо «игрою природы», либо образованиями, возникшими в земле под влиянием каких-то сил, которым давались различные названия (пластическая сила, окаменяющий или «архитектонический» сок и т. д.). Были и такие ученые, которые, описывая окаменелости и сравнивая их со схожими ныне живущими организмами, просто оставляли вопрос о происхождении окаменелостей без рассмотрения. Так, английский ученый М. Листер (1638—1712), очень хороший знаток раковин ныне живущих моллюсков, решительно высказывался против того, что окаменелости могут быть остатками каких-то животных. Окаменелости для Листера — только п о х о ж и е на раковины «к а м н и своего рода», образовавшиеся в горных породах, и «никогда не бывшие частью какого-либо животного». Любопытно, что Листер изображает ископаемые раковины рядом с похожими на них раковинами живущих ныне моллюсков для сравнения и показания сходства.

Так объясняли происхождение не только ископаемых раковин, но и костей ископаемых млекопитающих, например, слонов.

Только при таком положении вещей было возможно такое анекдотическое, на первый взгляд, событие, как опубликование труда профессора И. Б. Беринге ра «Lithographia Wirceburgensis» (1726). В этой книге, наряду с несомненными ископаемыми из раковинного известняка (среднего триаса) Вюрцбурга, изображаются и описываются «ископаемые», изготовленные студентами, которые дурачили своего легковерного профессора. На больших, в целый лист, таблицах красуются изображения лишенных раковин «ископаемых» слизней, насекомых, саламандр, лягушек, а кроме того — солнца, луны, звезд и т. д. Обман обнаружился лишь тогда, когда почтенный ученый открыл «ископаемое», на котором была написана его собственная фамилия: «Беринге р». Беринге р постарался скупить все экземпляры своего опубликованного уже произведения, но этот библиографический курьез сохранился в виде более позднего издания (1767).

Так или иначе, к середине XVIII в. в науке передовых стран укрепляется то положение, что о к а м е н е л о с т и я в л я ю т с я о с т а т к а м и ж и в ш и х к о г д а - т о о р г а н и з м о в, а не «фигурными камнями». Как ни скромно, на первый взгляд, это достижение, но несомненно то, что оно отмечает собой важный этап в развитии знаний об окаменелостях.

После того как было покончено с идеей о возникновении ископаемых в пластах горных пород, продолжало еще довольно долго держаться другое большое заблуждение, нелепость которого была понята еще Фракасторо: мы имеем в виду веру в то, что ископаемые остатки морских организмов оказались на суше лишь вследствие всемирного потопа, описываемого в библейской сказке о потопе и о ноевом ковчеге.

Совершенно естественно, что как ни нелепа эта сказка и как ни убедительны доводы против нее, которые вытекают из знакомства с пластами горных пород, содержащих окаменелости, все-таки господствующие классы и церковь должны были тщательно оберегать эту «доктрину» от всяких покушений со стороны науки. Уже в конце XVII в. некоторые из «ученых» богословов изучают историю Земли со специальной целью найти в ней *доказательства* пресловутого библейского потопа. Так, английский церковник, преподобный Т. Бернет, опубликовал «Теорию Земли» в 1684 г. и «Священную теорию» в 1681—1689 гг., а другой церковник, В. Уистон, капеллан норвичского епископа, выпустил в 1696 г. «Новую теорию Земли». Впрочем, Уистон был достаточно предусмотрительным защитником библейского «учения» о потопе: он был одним из первых авторов, отважившихся заявить, что текст моисеева «Бытия» должен быть понимаем в смысле, отличном от буквального: «Учение о том, что Земля существовала задолго до создания человека, — говорит Уистон, — не должно считаться неортодоксальным». Уистон, очевидно, хорошо понимал, что без такой поправки абсурдность библейской сказки скоро станет слишком очевидной.

Но и далее, на протяжении всего XVIII в., «ученый мир» тщательно оберегал «библейское учение» от всякого намека на вольнодумство. Это испытал на себе один из первых ученых XVIII в., признавших изменчивость видов, Бюффон (1707—1788), который в 1749 г. опубликовал первый том своей «Естественной истории» («Теория Земли»). По настоянию богословского факультета Сорбонны (в Париже), ему пришлось сделать заявление, в котором он отрекался от всего, что в его книге противоречит повествованию Моисея.

Однако к концу XVIII в. среди ученых, изучавших окаменелости и историю земной коры, число сторонников всемирного потопа становилось все меньше и меньше. Надо, впрочем, отметить, что некоторые видные ученые поддерживали это учение и в первой четверти XIX в. Так, известный английский ученый, священник Б. Бэкленд (1784—1856), в 1823 г. опубликовал свои «Наблюдения над органическими остатками, содержащимися в пещерах, трещинах и дилювиальном гравии, и над другими геологическими явлениями, свидетельствующими о действии всемирного потопа», где он пытается геологическими данными обосновать моисееву легенду о потопе. Доказательство всемирного потопа он, как и Седжвик, один из крупнейших английских геологов первой половины XVIII в., тоже священник, — усматривал в огромных скоплениях «дилювиальных» галечников и других поверхностных отложений. Впоследствии Бэкленд и Седжвик перестали считать эти образования доказательством библейского потопа.

В общем можно признать, что в начале прошлого века в науке передовых капиталистических стран уже прочно установилось то положение, что происхождение осадочных пород земной коры, с содержащимися в них органическими остатками, *нельзя объяснить* одним только *всемирным потопом*, единовременно охватившим сушу, — история всех этих толщ слишком сложна для того, чтобы можно было бы принять такое объяснение.

Мы только что рассмотрели один из моментов, характеризующих состояние знаний об ископаемых организмах во второй половине XVIII в. и в самом начале XIX в. Следует отметить, что за этот период происходило довольно заметное, по сравнению с предыдущим периодом, накопление данных о различных ископаемых животных. В этот период начала строиться современная систематика ископаемых организмов. Выдающаяся роль в этом отношении принадлежит великому шведскому натуралисту К. Линнею (1707—1778), который создал хорошо знакомую уже нам двойную номенклатуру. Эта номенклатура была введена Линнеем, как мы уже знаем, в десятом издании его знаменитой «Системы природы» (1758); соответственно этому все названия, которые были введены кем бы то ни было до 1758 г., считаются недействительными.

Линней считал виды животных и растений неизменными, и этот взгляд господствовал, как это нам уже известно, не только до конца XVIII в., но и в течение шести десятилетий XIX в.

Весь рассмотренный нами период развития палентологических знаний может быть назван «доисторическим» в том смысле, что тогда не было еще палеонтологии как оформившейся научной дисциплины.

В этот «доисторический» период накоплялись отдельные палеонтологические факты, но не было палеонтологической науки. Не было еще известно, какое значение имеют окаменелости для геологической хронологии; а следовательно, они были для изучавших их людей прежде всего «диковинками», любопытными предметами, которые могли привлекать коллекционера.

Но уже в начале прошлого столетия положение существенно изменяется: нарождается новая наука — палеонтология.

## Первый этап истории палеонтологической науки

Возникновение этой новой науки связано с именами прежде всего трех великих натуралистов: англичанина Уильяма Смита (1769—1839) и французов Кювье (1769—1832) и Ламарка (1744—1829). У. Смита нередко называют «отцом английской геологии». Рано лишившись отца-фермера, Смит, не получив систематического образования, ни высшего, ни даже среднего, сделался самоучкой-землемером, а потом работал по проведению каналов. Работая в области развития угленосных отложений восточного Сомерсета (южная Англия), он наблю-

дал стратиграфические отношения различных толщ. Он заметил, что угленосные пласты содержат остатки своеобразных растений, а так называемый «красный грунт» лишен ископаемых организмов, в то время как лежащие выше пласты содержат многочисленные, свойственные им только, раковины. В дальнейшем он собирал послойно окаменелости, изучал их и в 1796 г. пришел к заключению, что каждый пласт содержит свои «органические ископаемые», которыми он отличается от других. В 1799 г. Смит дал первую рукописную стратиграфическую таблицу, которая циркулировала во многих экземплярах не только в Англии, но и за границей.

Но великое открытие Смита получило всеобщее признание лишь спустя несколько лет. Историк Лондонского геологического общества Г. Вудвард с некоторой досадой отмечает, что серьезным недостатком списка «почетных членов» этого общества, основанного в 1807 г., было отсутствие среди последних великого ученого, которого впоследствии английская наука объявила «отцом английской геологии». Весьма характерно и то, что в число почетных членов этого общества попал церковник Джозеф Таунсенд, заслуга которого перед геологией состояла в том, что он был з н а к о м с открытием Смита и понял значение этого открытия: когда Смит сообщил ему о своем методе распознавания пластов, Таунсенд с изумлением заявил, что «это факт совершенно неизвестен ни ему, ни кому бы то ни было из его знакомых». В 1815 г. Смит публикует «Геологическую карту Англии, Уэльса и части Шотландии», а в 1816 г. начинает выходить его знаменитый труд «Пласты, определяемые по их органическим ископае-

Жорж Кювье (1769—1832).

Ламарк (1744—1829).

мым». «Органические ископаемые, — говорит Смит в предисловии к этому труду, — а также их местонахождения могут быть распознаваемы всеми, даже самыми неграмотными людьми: они дают лучшие из всех нитей к познанию почвы и подпочвенных слоев». Легко понять, насколько велико было значение этого открытия как для исторической геологии, так и для палеонтологии. Слава Смита не помешала ему умереть в нужде и забвении, в 1839 г.

Основателем палеонтологии позвоночных считается обычно Кювье, о котором мы уже говорили в начале этой книги (стр. 12). Он был профессором сравнительной анатомии в Париже. Его главный труд «Исследования ископаемых костей четвероногих» был издан в 1812 г. При изучении ископаемых костей, преимущественно млекопитающих, Кювье всегда сравнивал их с близкими к этим животным современными формами, скелет которых он хорошо знал. Сравнивая, например, кости ископаемых хоботных со скелетом ныне живущих слонов, Кювье установил, что ископаемые формы отличаются от современных. При этом он проявлял большую наблюдательность и поразительную способность синтеза добытых фактов. Он много времени уделил изучению костей нижнетретичных млекопитающих, которые он получал из гипсовых каменоломен Монмартра, близ Парижа. По отдельным костям Кювье пытался восстанавливать весь скелет ископаемого животного, руководствуясь им же установленным «законом» корреляции, т. е. взаимозависимости в строении различных частей скелета животного (стр. 527). Упомянутый нами главный труд Кювье является одним из лучших классических образцов морфологического исследования скелета. Кювье дал новую классификацию всего животного мира.

С реакционным учением Кювье о «революциях поверхности земного шара» мы уже знакомы. Кювье был решительным противником эволюционного учения, которое выдвигалось французскими эволюционистами додарвиновского периода.

Известный нам уже Ламарк, который был ботаником и зоологом, считается обычно основателем палеонтологии беспозвоночных, он изучал ископаемые раковины. В 1801 г. вышла его «Система беспозвоночных животных», а в 1815—1822 гг. — «Естественная история беспозвоночных животных». Изучение вымерших форм он связывал с исследованием ныне живущих; следовательно, метод его по сути своей был тот же, каким пользовался Кювье. Он выяснил, что многие ископаемые раковины из окрестностей Парижа принадлежат к видам, отсутствующим в современной фауне, и что раковины из разных слоев отличаются друг от друга.

Эволюционного учения этого великого естествоиспытателя мы уже коснулись в гл. II этой книги.

Отрасль палеонтологии, изучающая ископаемые растения, палеоботаника, возникла несколько позже, чем палеонтология животных, или палеозоология. Первые капитальные труды по палеоботанике принадлежат таким ученым, как Штернберг (1761—1838) — в Германии, Адольф Броньяр (1801—1876) — во Франции и Джон Линдли и Уильям Гэттон — в Англии. В своих главных работах Штернберг («Опыт геогностически-ботанического описания флоры прошлого», 1820—1832) и Адольф Броньяр («История ископаемых растений», 1828—1844) подходят к ископаемым растениям не как к своеобразным «камням», а как к представителям мира растений; они всегда сравнивают ископаемые формы с живущими ныне растениями. Ад. Броньяр, как и Кювье, считал виды организмов неизменяемыми, но он все же признавал последовательное совершенствование флор на протяжении геологической истории.

Палеонтология развивалась в непрерывной связи с развитием науки о пластах горных пород, стратиграфии; эта последняя в свою очередь развивалась в зависимости от развития различных отраслей народного хозяйства (прежде всего — горного дела). Таким образом, палеонтология возникла и росла как часть геологии. Это соотношение сохраняется на протяжении всей остальной истории до наших дней. Отсюда нельзя сделать вывода, что палеонтология — не биологическая дисциплина; палеонтология, конечно, есть наука биологическая, неразрывно связанная с наукой о ныне живущих организмах. Развитие биологии этих последних и совершенствование ее методов влекут за собой совершенствование методов палеонтологии. Приведем лишь один пример, иллюстрирующий это положение. Мы уже знаем, какое важное значение для палеонтологии имеет биогенетический закон. Но установление и разработка этого последнего, последовательное применение его к палеонтологическим фактам связаны с изучением онтогении современных организмов.

Первый этап развития палеонтологической науки характеризуется тем, что в передовых странах Европы и в США происходит, в зависимости от развития промышленности (прежде всего — горной), небывало быстрое накопление материала фактических наблюдений из области морфологии и систематики различных групп ископаемых животных и растений. Появляется большое количество ценных трудов, содержащих хорошие описания и изображения ископаемых. Мы не делаем попытки перечислить хотя бы некоторые из важнейших трудов, так как при этом пришлось бы дать длинный список авторов и написанных ими монографий.

Для рассматриваемого этапа развития палеонтологии характерно, далее, господство уверенности в неизменяемости видов животных и растений. Этот этап продолжался до того исторического момента, когда, после появления в 1859 г. книги Дарвина «Происхождение видов», восторжествовало эволюционное учение. Победа этого последнего была обусловлена в значительной степени накоплением огромного количества материала из области ботаники и зоологии и возникновением и развитием двух новых наук, которые для обоснования эволюционного учения имеют огромное значение: эмбриологии и палеонтологии. К концу этого первого этапа палеонтологической науки были описаны десятки тысяч видов вымерших организмов.

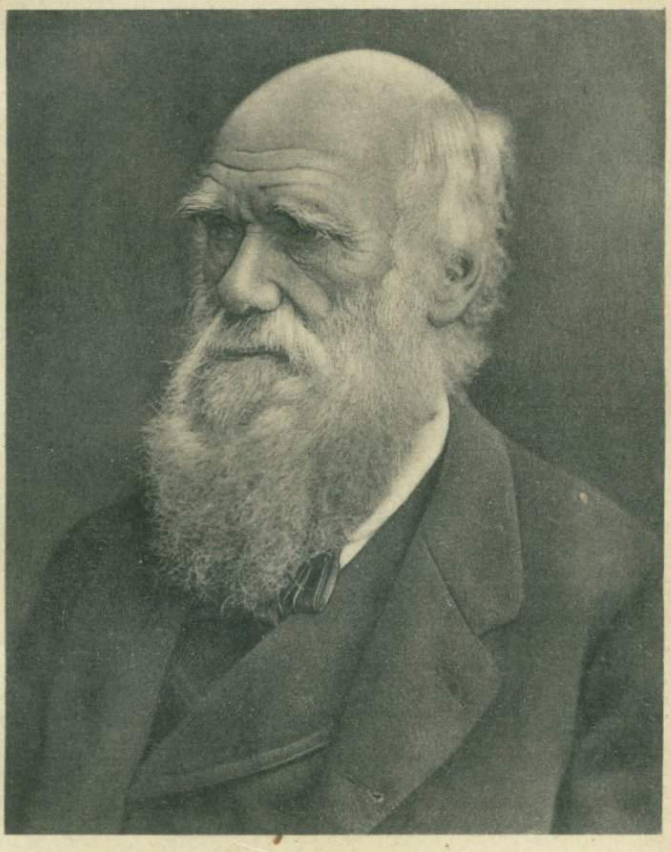
Кроме того, к концу додарвиновского этапа было прочно установлено, что поверхность суши многократно покрывалась морем. Было выяснено, что на протяжении истории Земли происходила определенная последовательная смена фаун и флор и что в пределах типа позвоночных более низко организованные классы сменялись более высоко организованными.

Было уже известно, что ископаемые более древних осадочных образований — все вымершие.

Наконец, в результате работ Ляйэлля и других геологов было признано, что большие изменения, которым в прошлом подвергалась Земля, были постепенными и ничем существенно не отличались от тех явлений, которые совершаются ныне. Воззрения Ляйэлля, заменившего внезапные, вызванные капризом творца, революции постепенными, медленными преобразованиями Земли, было, конечно, очень трудно примирить с верой в постоянство видов животных и растений. Но наука этого периода не сумела все же сделать решительный шаг в сторону теории эволюции.

## Второй этап развития палеонтологической науки

Только что рассмотренные обстоятельства подготовили почву для победы учения Дарвина вскоре после опубликования главного труда гениальнейшего биолога XIX в. Но победа эта все же не была молниеносной и одновременной во всех передовых странах. Так или иначе, к началу 70-х годов эволюционное учение стало общепринятым в науке, и американский палеонтолог Марш в 1879 г. был вправе заявить, что «ныне среди активных работников науки считается потерей времени дискутировать о правильности эволюции: по этому пункту бой кончился и притом — победой». «Дарвин положил конец воззрению на виды животных и растений как на ничем не связанные, случайные, «богом созданные» и неизменяемые, и впервые поставил биологию на вполне научную почву, установив изменяемость видов и преемственность между ними» (В. И. Ленин, Соч., т. I, стр. 62—63). Революция, произведенная Дарвином, затронула палеонтологию не в меньшей мере, чем любую другую отрасль биологии: закончился метафизический период в палеонтологии, и начался новый период. Палеонтология этого нового периода характеризуется прежде всего тем, что она устанавливает то с большей, то с меньшей достоверностью связи между различными группами и формами ископаемых животных и растений. Палеонтология стремится выяснить законы эволюционного развития, о котором мы уже имели случай говорить. Под знаком эволюции



ЧАРЛЗ ДАРВИН (1809—1882)

происходит все дальнейшее развитие палеонтологии. Все многообразие организмов, живших на протяжении геологической истории и живущих ныне, рассматривается как одно великое целое. Идея исторического развития органического мира лежит в основе палеонтологической теории в подавляющем большинстве работ этого второго этапа развития палеонтологической науки. Это, конечно, не означает того, что не было реакционных ученых, продолжавших отстаивать веру в постоянство видов. Такие реакционеры, не способные воспринять эволюционное учение, были и среди крупных ученых.

Против учения Дарвина боролась, как только могла, церковь и «верные сыны» ее во всех странах, с момента опубликования Дарвином его учения. Это тем более естественно и понятно, что, согласно воззрениям последовательных эволюционистов, и человек возник так же, как и другие виды животных, т. е. произошел от каких-то других животных, — от обезьяны, — и неразрывно связан со всем остальным миром животных. Но мракобесы, враги эволюционного учения, были бессильны сколько-нибудь ослабить победу этого последнего. В культурно отсталой царской России они выступали более прямолинейно и смело, причем они выставляли против Дарвина даже такой «убедительный» аргумент, что его учение противоречит христианскому вероучению. Все подобные вылазки врагов эволюционного учения были безуспешны, и весь этап развития палеонтологии после переворота, произведенного Дарвином, хорошо характеризуется приведенными выше словами Марша о том, что «активные работники науки», т. е. все серьезные ученые, не сомневались в правильности эволюционного учения.

Характерно, что среди церковников и богословов, с ненавистью встретивших учение Дарвина, были и такие, которые пытались найти компромисс между эволюционной теорией и священным писанием. Один из таких «просвещенных» богословов, Гладстон, писал, что «эволюция в ее наиболее высокой форме» принималась апостолом Павлом, а также святым Евсевием и блаженным Августином.

В. О. Ковалевский (1842—1883).

В течение рассматриваемого этапа продолжается, в связи с развитием геолого-разведочного дела, а следовательно, промышленности, быстрое накопление палеонтологических фактов, которые изучаются на основе материалов, собранных не только в передовых странах Европы и Америки, но отчасти также и в полуколониальных и колониальных странах. Быстро растет и развивается систематика ископаемых организмов. Печатается множество монографий, посвященных определенным группам животных и растений, фаунам различных толщ отложений. Изучаются филогенетические отношения различных животных и растений, происхождение различных групп, что, однако, заметим кстати, оказывается весьма нелегким делом.

Одной из самых замечательных фигур среди палеонтологов этого времени является великий русский ученый В. О. Ковалевский (1842—1883), который в своих работах дал метод изучения филогенетических отношений животных в связи с приспособлением их к окружающей среде. Этот великий палеонтолог был последовательным эволюционистом и убежденным сторонником учения Дарвина. Вопросам филогении он придавал больше значения, чем установлению новых таксономических единиц. Тщательно изучая кости третичных копытных, он стремился устанавливать филогенетические отношения между отдельными родами, т. е. филогенетические ряды, которые он, кстати сказать, считал одним их лучших доказательств эволюции. Замечательно при этом, что Ковалевский рассматривал каждую отдельную кость как часть ж и в ш е г о когда-то организма, выясняя функции каждого скелетного элемента ископаемых животных и зависимость строения скелета и его частей (зубов, конечностей) от образа жизни этих животных.

Труды В. О. Ковалевского весьма высоко ценил Ч. Дарвин, а палеонтологи нашего времени считают гениального русского ученого «основателем новой палеозоологии». В. О. Ковалевский был «правоверным дарвинистом» и развивал учение Дарвина на основе изучения палеонтологического материала (см. стр. 424).

Другой особенно яркой фигурой начала эволюционной эпохи палеонтологии был М. Неймайр (1845—1890), геолог и палеонтолог, первый профессор палеонтологии Венского университета. Убежденный последователь Дарвина, Неймайр был одним из крупнейших геологов и палеонтологов своего времени. Он изучал, главным образом, ископаемых беспозвоночных, преимущественно моллюсков, считая одной из главных задач палеонтологии установление филогенетических отношений между формами организмов. В своем классическом труде «Стволы животного царства» Неймайр рассматривает филогенетические отношения ископаемых животных. Эта замечательная работа осталась неоконченной. Законченный и опубликованный Неймайром том охватывает низшие типы животного мира (типы простейших, кишечнополостных, иглокожих и моллюскообразных), здесь же рассматриваются многие основные вопросы эволюционного учения и палеонтологии. «Мы обязаны ему тем, — говорит о Неймайре Депере, — что он подкрепил эволюционную гипотезу палеонтологическими доказательствами фактического характера... В частности, в значительной степени ему принадлежит заслуга установления и тщательного иллюстрирования примерами рядов форм, показывающих те изменения, которые претерпевают виды во времени». Однако Неймайр изучал не только филогенетическое развитие форм, но и зависимость этого развития от из-

меняющейся среды, в которой жили эти животные. Считая главным фактором эволюции естественный отбор, Неймайр в то же время приписывал значительную роль непосредственному воздействию среды. Общеизвестны построенные Неймайром филогенетические ряды вивипарусов (палюдин) плиоценовых отложений Славонии (см. стр. 19).

До Неймайра филогенетические отношения ископаемых моллюсков изучались некоторыми другими палеонтологами, в частности, венским палеонтологом В. Ваагеном, который в 1869 г. дал на основе исследования взаимоотношений некоторых юрских форм понятие о мутациях как «разновидностях во времени» (см. стр. 19—20).

Следует отметить также замечательную работу А. П. Карпинского об аммоноидеях нижней перми (1889 г.). В этой работе А. П. Карпинский дал блестящий образец выяснения филогенетических связей различных аммоноидей верхнего палеозоя путем изучения отношений между филогенией и онтогенией.

Надо, однако, заметить, что и в эту эпоху победы дарвинизма некоторые крупные палеонтологи отказывались принять теорию Дарвина, предпочитая ей неоламаркизм (см. стр. 15). Из таких палеонтологов упомянем американских ученых Э. Копа и А. Гайэтта.

## Третий этап развития палеонтологической науки

Однако мы уже знаем из гл. II, что в дальнейшем положение существенно изменилось. Уже в 90-х годах прошлого века наблюдаются признаки кризиса нашей науки, о социальной обусловленности которого мы уже говорили (стр. 17). Таким образом, последнее десятилетие XIX века может быть принято за начало уже нового этапа в развитии нашей науки, характеризующегося, прежде всего, возникновением и нарастанием кризиса биологии вообще и палеонтологии — в частности.

В чем же заключаются основные черты этого нового этапа развития палеонтологической науки? — Прежде всего, накопление палеонтологических фактов продолжается весьма интенсивно. В связи с растущей «заинтересованностью» капитала в колониальных и полуколониальных странах более энергично, чем прежде, изучается палеонтология этих стран, в особенности же — окаменелости тех отложений, которые представляют особенный интерес в отношении геологии полезных ископаемых.

Далее, по мере того, как растет значение геологии для различных отраслей промышленности, становится более тесной зависимость развития палеонтологических знаний от развития промышленности. В этом отношении интересными примерами являются палеонтологическое изучение голландскими учеными ископаемых корненожек островов Зондского архипелага, принадлежащих Голландии, а особенно история так называемой «микропалеонтологии» (изучение микроскопических ископаемых) в США, в связи с развитием нефтяной промышленности. Известно, что «микропалеонтология» усиленно развивалась в США в годы «процветания». Нефтяные компании создавали микропалеонтологические лаборатории, в которых изучались фораминиферы и другие мелкие ископаемые для определения стратиграфического положения пластов в нефтяных районах, преимущественно по образцам из буровых скважин. На примере быстрого развития микропалеонтологии в Северной Америке мы видим, до какой степени развитие палеонтологических знаний и их успехи зависят от промышленности. Еще до империалистической войны руководящие геологи некоторых нефтяных компаний пришли к заключению о необходимости использования, для стратиграфических целей, микроскопических фораминифер в тех районах, где крупные, хорошо видимые невооруженным глазом ископаемые не могут служить для параллелизации пластов, а литология тоже не является надежной основой их параллелизации. Палеонтологическая наука в лице маститых специалистов, особенно европейских, заявляла, что виды микроскопических фораминифер очень долговечны и поэтому не имеют почти никакого значения для определения геологического возраста. Однако американские деловые люди не поверили авторитетным палеонтологам (в частности, и крупному американскому палеонтологу Вогану, который, на запрос начальника отдела геологии нефтяных и газовых месторождений Геологического управления США о стратиграфическом значении микроскопических фораминифер, дал в общем отрицательный ответ). Геолог-нефтяник Дамбл еще в 1913 г. пытался организовать изучение мелких фораминифер для параллелизации слоев, но тогда ему это не удалось.

Первая лаборатория по изучению фораминифер для параллелизации пластов нефтяных месторождений была организована в США при нефтяной компании «Рио-Браво», по инициативе и под руководством того же Дамбла в 1920 г. После этого число микропалеонтологических лабораторий в Америке стало быстро расти. Вскоре выяснилось, что микроскопические фораминиферы могут быть с большим успехом использованы для параллелизации пластов. Когда «процветание» сменилось глубоким экономическим кризисом, деятельность микропалеонтологических лабораторий сократилась: их стали закрывать.

Для палеонтологии рассматриваемого этапа характерно с и л ь н о е с т р е м л е н и е в ы й т и з а п р е д е л ы ч и с т о м о р ф о л о г и ч е с к о г о и з у ч е н и я и с к о п а е м ы х, имеющего целью, главным образом, определение их места в системе органического мира. Палеонтологи осознали, что стоящие перед наукой проблемы не могут разрешаться изучением лишь систематики, разработкой классификации животных и растений.

Совершенно ясно, что история жизни геологического прошлого не может быть понята без изучения той обстановки, в которой эта жизнь развивалась. В связи с этим возникает необходимость изучать приспособления животных и растений к окружающей их среде неорганической и органической, т. е. экологию организмов. Элементы экологии были, конечно, и в палеонтологических работах предыдущих двух этапов, особенно в трудах ученых предшествующего этапа; начало палеоэкологическим исследованиям вымерших организмов поло-

жил еще В. О. Ковалевский, давший классические образцы изучения приспособлений ископаемых животных к различным условиям существования. Однако палеоэкология как отрасль палеонтологии возникла лишь в текущем столетии. К числу палеоэкологических исследований, которыми было положено основание палеоэкологии, надо отнести прежде всего труды германского геолога-палеонтолога И. Вальтера и бельгийского палеонтолога Л. Долло (1857—1931). Л. Долло, считавший себя учеником В. О. Ковалевского, опубликовал в 1909 г. небольшую, но чрезвычайно богатую по содержанию классическую работу «Этологическая палеонтология» (этологию Долло понимает как изучение организмов в их отношениях к окружающей среде, к условиям существования, т. е. почти в том смысле, в каком ныне употребляется слово «экология»). В этой работе Долло рассматривает приспособления к различным условиям жизни некоторых «панцырных рыб», скатов, ракоскорпионов и трилобитов и дает метод изучения приспособлений тела и различных частей его к различным условиям жизни в водной среде. В других своих работах, которые выходили с 80-х годов прошлого века до конца жизни этого замечательного ученого, Долло разрабатывает вопросы этологии самых разнообразных групп животных, преимущественно позвоночных. Своими работами Долло показал, что палеонтология обладает могучими средствами для выяснения этологического значения адаптивных признаков, а также причин возникновения и развития этих последних. Разрабатывая свой этологический метод, Долло следовал пути, намеченному самим Дарвином и В. О. Ковалевским.

Примененный Долло метод был в дальнейшем использован и другими исследователями в отношении самых разнообразных групп водных животных. В последние годы палеоэкологические исследования велись многими учеными, которые достигли значительных успехов, и в настоящее время палеоэкология — быстро растущая отрасль палеонтологии.

Л. Долло (1857—1931).

Широкая постановка палеоэкологических исследований невозможна без изучения условий погребения органических остатков в осадочных отложениях и условий образования осадков. Вообще говоря, современная палеонтология может успешно разрешать стоящие перед нею задачи лишь в связи с изучением осадков; иначе говоря, палеонтология вплотную приблизилась к литологии. Для изучения экологии ископаемых организмов и эволюции их в определенных условиях водной среды необходимо знание гидрологических условий бассейнов, в которых жили эти организмы, а это значит, что нынешний палеонтолог должен уметь пользоваться данными гидрологии. Для той же самой цели палеонтолог должен знать палеогеографию бассейнов и историю их изменений. Таким образом, мы видим, что палеонтология наших дней предъявляет к исследователю весьма серьезные требования: она требует всестороннего изучения организмов геологического прошлого Земли. В своем развитии наша наука так тесно подошла ко многим смежным дисциплинам, что между ними и палеонтологией исчезли грани. В 1933 г. известный американский палеонтолог Басслер справедливо заявил, что если несколько десятилетий назад палеонтолог был по преимуществу «делателем видов», т. е. работал лишь в области разработки палеонтологической систематики, то «теперь он должен быть геологом, изучающим многие разнообразные отрасли этой науки, если только он развивается параллельно с прогрессом палеонтологии». К этому замечанию Басслера, однако, следует прибавить, что в рассматриваемый этап усиливается связь палеонтологии с различными дисциплинами биологии в широком смысле слова: в сознании работников палеонтологии крепнет уверенность в том, что правильное развитие палеонтологии невозможно без живой связи с этими дисциплинами.

Относительно возрастающего значения знания экологии современных организмов для палеонтологических исследований не может быть никаких сомнений. Что касается связи палеонтологии с биологией современных животных и растений по линии разработки вопросов дарвинизма и изучения закономерностей эволюционного развития органического мира, то эта связь достаточно ясно чувствовалась уже в предшествующий этап и осуществлялась в значительной мере в работах как самого Дарвина, так и некоторых его последователей из числа биологов и палеонтологов.

Палеонтологи нынешнего столетия не могли бы двигать свою науку вперед, если они не следили бы за работой зоологов и ботаников по этим основным вопросам биологии.

Кроме того, нельзя упускать из виду, что развитие биологии выдвинуло, на грани прошлого и текущего веков, новую науку — науку об изменчивости и наследственности, — генетику, которая за три с половиной десятка лет своего существования накопила уже огромный материал. Палеонтологи рассматриваемого этапа не могут проходить мимо данных, накопляемых генетикой, тем более, что эти данные касаются основных понятий, с которыми оперирует палеонтология; понятий о виде и еще более мелких таксономических единицах, об изменчивости организмов, наследственной и ненаследственной, о причинах изменчивости, о гибридах и т. д. Вопросы, которыми занимается генетика, несомненно, не могут не волновать палеонтологов. Вполне понятно, что для понимания многих явлений жизни и развития ископаемых животных и растений палеонтолог должен использовать успехи генетики. То же можно сказать и о механике развития, которая экспериментально изучает закономерности

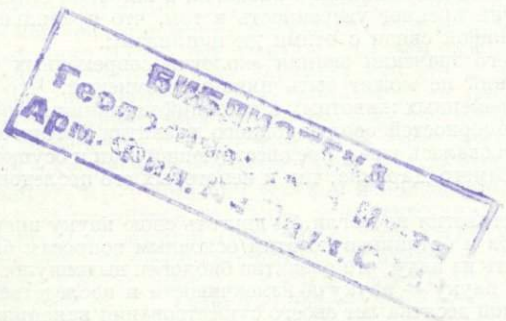
и условия процессов онтогенеза. Таким образом, для палеонтологии последнего периода характерно громадное осложнение задач и методов палеонтологического исследования.

Расширение поля исследования и утончение и усовершенствование методов последнего способствовали энергичному росту науки, ускоряли процесс накопления научных открытий и достижений как в области палеонтологии, так и в области тех отраслей знания, с которыми палеонтология наиболее тесно связана. Такой рост науки требовал пересмотра, ломки основных понятий. Поскольку этот процесс происходил и происходит в конкретных условиях загнивания капиталистического строя, в период империализма, то совершенно неизбежны попытки реакционно настроенных ученых использовать этот момент для того, чтобы из новых достижений и открытий в области биологических наук сделать идеалистические выводы. Представители образованной буржуазии всячески стараются «искусственно сохранить или отыскать местечко для фидеизма». Мы уже видели, что возникший, таким образом, кризис биологии выразился в усиленных стараниях многочисленных ученых в той или иной форме восстановить витализм и метафизику в области биологии вообще и палеонтологии в частности. Широко распространяется среди палеонтологов последнего периода идея «предопределенности» эволюционного развития; многие высказываются в пользу того, что эволюцией руководят какие-то непонятные силы или тенденции развития. С некоторыми подобными теорийками и «законами» виталистического характера мы уже познакомились в предыдущих главах этой книги. Это реакционное движение в биологии капиталистических стран ныне усиливается. Кроме более или менее скрытых под покровом мнимой объективности реакционных теорий многих биологов, в частности палеонтологов, в последнее время появляется большое количество «трудов», откровенно направленных против материалистических основ эволюционного учения. Даже заглавия этих почтенных трудов нередко говорят сами за себя. Приведем примеры таких названий книг, вышедших в недавнее время: «В чем ошибался Дарвин», «Трудности эволюционной теории», «Границы органической эволюции», «Эволюция или творение», «Библия и эволюция», «Теология эволюции», «Эволюция и искупление», «Дарвинизм обманул человечество».

Наша страна — единственная в мире страна, где нет социальных основ для кризиса естествознания, где наука может развиваться свободно.

Мы должны постоянно иметь в виду, что совершенно недопустимо такое разделение труда, при котором каждый ученый ограничивается областью своей узкой специальности и отгораживается от смежных областей знания и от философии, потому что палеонтология может продолжать развиваться лишь как часть единого естествознания, единой науки о природе. Мы должны помнить твердо, что западная наука отнюдь не умерла, но продолжает делать открытия, накоплять новые факты, устанавливать закономерности жизни прошедших геологических периодов. Мы должны изучать эти достижения науки капиталистических стран и критически осваивать все лучшее, что добыто и добывается там биологами и палеонтологами. Мы должны не только накоплять и систематизировать великое множество палеонтологических фактов, собираемых исследователями нашей великой страны, но и делать обобщения, строить теорию, сознательно пользуясь методом диалектического материализма.

---



# РУССКИЙ АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ


## А

Абиссальная область 29
Аборальная поверхность тела у иглокожих 92
Авикулярии 128
Автотрофные организмы 445
Адаптивная радиация 527
Акулоподобные рыбы 304
Акулы 313
Аллантоис 346
Амбулякр 112
Амбулякральная система 93
Амбулякральное поле 96, 112
Амбулякральные бороздки 93
— ножки 93
— пластинки 93, 112
Аммонитовый тип перегородочной линии 217
Амнион 346
Амплексоидный тип 80
Ампула 94
Амфибии 333
Амфикон 398
Амфицельные позвонки 347
Аналогичные органы 21
Анальная трубка 105
Анальное поле 112
Анапсидный тип черепа 348
Анаптихи 218
Антеридии 464
Апертура 44
Аптихи 216
Араукариевый тип строения 502
Аристотелев фонарь 113
Артериальный конус 294
Артерии 294
Архегониальная камера 489
Архегонии 464
Археорнис 43, 348
Аурикулы 113

## Б

Багрянки 455
Багряные водоросли 455
Бактерии 443
Барабанная кость 392
— перепонка 338
Баррандовские колонии 552
Батиальная область 29
Бедренная кость 336
Беззамковые плеченогие 141
Беззубый замок 167
Белемноидеи 242
Беннеттитовые 507
Беннеттиты 507
Бентос 29
— блуждающий 29
— прикрепленный 29
Берцовые кости, большая и малая 336
Бескрыл новозеландский 381
Бесхвостые 344
Бесчелюстные 296
Бесщитковые 300
Бинарная номенклатура 24
Биогенетический закон 21, 49
Биоценоз 31, 525
Биссус 163
Бластула 23
Бобры 436
Боковая затылочная кость 320
Боковые зубы 157, 179
Большой круг кровообращения 294
Броненосцы 434
Брызгальце 294, 306
Брюхоногие 191
Брюшная аорта 294
— створка (плеченогих) 133
Бугорчато-режущие зубы 394
Бунодонтные зубы 394
Бурые водоросли 455
Быки 419

## В

Вайи 484
Венечные кости 319
Венечный отросток 391
Венозная пазуха 294
Вены 294
Верблюды 419, 421
Верхняя дуга позвонка 292
— затылочная кость 330
Верхние ребра 292
Вершинный щиток 112
Веточный след 484
Ветроопыляемые растения 504
Вибракулы 129
Височная впадина 347
Висцеральная полость 135
Висцеральный мешок 191
Влагалище 476
Внеячейный скелет 72
Внутреннераковинные 241
Внутренний сифон 213
Внутренностный мешок 191
Водяные папоротники 484
Воздушные камеры 210
Волосные сосуды 294
Воронка 210
Восьмилучевые коралловые полипы 71
Восьминогие 246
Вторичное небо 359
Вторичноротые 27
Вторичный луб 469
— рост 469
— рот 287
Вымирание 540
Высшие млекопитающие 409

## Г

Гаметофит 463
Гаметы 447
Ганоидные чешуи 305
Ганоин 305
Гаструла 23
Генеративная клетка 490
Генитальные пластинки 112
Геологическая одновременность 548
Гетеродонтный замок 157
Гетеротрофные организмы 444
Гигантский олень 423
Гидроидные 60
— полипы 60
Гиены 403
Гинкговые 502
Гипокон 394
Гипоконид 394
Гипоконулид 394
Гиппопотамы 408, 419
Глабелла 257
Глаз 210
Глазной бугорок 272
Глазные пластинки 112
Глиптодонты 434
Глобигериновый ил 49
Глотка 67, 293
Глоточная трубка 69
Гоацин 348
Голова 210
Головной щит 257
«Головогрудный панцырь» 301
Головогрудь 256, 301
Головоногие 209
Головохордовые 288
Гологенез 553
Голосеменные 488
Голотурии 126
Гомеоморфия 252
Гомологичные органы 21
Гомотаксис 548
Гониатитовый тип 216
Граптолиты 63
— безосные 64
— осеносные 64
Гренландский кит 433
Грудина 292
Грызуны 436
Губки 24, 52
Губы: внутренняя и наружная (у брюхоногих) 194

## Д

Даманы 425
Дарвинизм 524
Двойная номенклатура 24
Двойное оплодотворение 520
Двоякодышащие рыбы 328
Двудомные растения 489
Двумускульные двустворки 164
Двупоясковые лилии 101
Двурезцовые 399, 436
Двустворки 164
Дельтидиум 134
Дельтидиальные пластинки 134
Дельтоидальные пластинки 99
Дельфины 433
Дентин 290
Десятиногие 242
Диапсидный тип черепа 348
Диастема 405
Диатомеи 448
Диатомовые водоросли 448
Диатомовый ил 449
Диафанотека 41
Диафрагма 391
Дикобразы 436
Диморфизм 39, 48
Динозавры 362
Дициклические лилии 101
Добавочная клиновидная кость 319
Долгопяты 437
Днища 57, 72
Древесина 460
— вторичная 469
Древесные ленивцы 435
Древние ежи 114
Дужка 381

## Е

Еноты 403
Естественный отбор 525
Ехидна 396

## Ж

Жаберные крышки 306
— щели 287
Жабры 306
Жвачные 420
Жгутико-воротничковые клетки 53
Жгутиковые 446
Желудок 67, 293
Желудочек 294
Жилая камера 210
Жилка 478
Жилкование дугонервное 521
— перистое 495
Жирафы 423

## З

Завиток 194
Завязь 505, 519
Заднеглазничная кость 319
Заднежаберные брюхоногие 193
Заднелобная кость 319
Заднепластинчатая кость 319
Заднеушная кость 319, 320
Задний, или тазовый, пояс конечностей 307
Зайцы 436
Закон Долло 530
Замещающие кости 291
Замещающие кости черепа 319
Замковые плеченогие 141
Замок 136, 156
Замочный отросток 137
Запястье 336
Зарастковая клетка 490
Зарасток 463
Затылочный мышелок 380
Звероподобные 333
Зеленые водоросли 449
Земноводные 333
Зерна пыльцевые 489
Зигота 448
Змеехвостки 126
Зоологическая номенклатура 250
Зрительные доли 293
Зубастая птица 387
Зубная кость 319
— формула 392
Зубной аппарат 156
Зубные пластинки 137, 329
— ямки 136
Зубы 136
— рыб 313—317

## И

Иглокожие 26, 91
Иглы 113
Известковые губки 54
Инволютность 44
Инволютные формы 215
Интерамбулякр 112
Интерамбулякральное поле 112
Ископаемые 6
Истинные ребра 391

## К

Камбий 468
— пробковый 513
Каламиты 478
Каменистый канал 93, 113
Камерки 57
Камеры 53, 78
— головоногих 210
Канал (брюхоногих) 195
Капилляры 294
Капюшон 210
Кардинальные зубы 159
Карпоиден 99
Кашалоты 433
Квадратная кость 320
Квадратноскуловая кость 319
Кистеперые 318
— рыбы 326
Китообразные 431
Киты беззубые 433
— древние 432
— зубастые 432
Кишечнополостные 25
Кишка 293
Классификация 23
Клейтрум 320, 336
Клетка трубки 490
Клоака 293
Клыки 392
Ключица 320
Кожа 290
Кожица 290, 460
Кожные жабры 93
— зубики 305
— кости 291
— — черепа 319
Кожура 490
Козы 419
Кокколиты 447
Кольца годичные 513
— нарастания 157
Кольцевой канал 93
Компенсационный мешок 132
Конвергенция 163, 253
Конулярии 67
Копчик 380
Копытные 404
Коракоидная кость 336
Кораллит 73
Коралловые полипы 68
Кора первичная 513
Кордаитовые 499
Коренные зубы 392
Корень 107
Корневище 459
Корненожки 35
Коробки 96
Корона 112
Корреляция 527
Космин 305
Космоидные чешуи 305
Костистые рыбы 320, 325
Костные рыбы 317
— чешуи 305
Кость 290
Кошки 403
Краевая зона 75
Краевые поры 99
Край задний и передний 134
Кремневые губки 54
Кровеносные сосуды 294
Кролики 436
Кроманьонский человек 442
Крона 101
Круглоротые бесчелюстные 296
— мшанки 129
Крыловидные кости 319
Крысы 436
Крышечка 102
— брюхоногих 196
Ктеноидные чешуи 306
Куницы 403
Кустистая колония кораллов 77
Кутикула 460
Кутин 460
Кучки 484

## Л

Лабиринтодонты 339
Ладьеногие 209
Ламы 421
Ланцетник 286
Ластоногие 404
Левосторонняя раковина 195
Легочная артерия 294
Легочные 205
— брюхоногие 193
Лемуры 437
Ленивцы 434
Лепестки 518
Лепестковидные амбулякры 118
Лепидодендрон 466
Летающие ящеры 360
Летучие мыши 401
Лимфа 295
Лимфатическая система 295
Линии нарастания 134
Листовой рубец 467
— след 467
— — двойной 503
Листовые подушки 466
Листоногие 271
Листочки 76
Листья рассеченные 482
— сидячие 477
— цельные 482
Литоральная зона 29
Лицевой шов 258
Личинкообразные лилии 104
Лобковая кость 336
Лобные кости 319
Ложные ребра 391
Ложный дельтидиум 142
Локтевая кость 336
Лопасти 216, 217
Лопатка 336
Лофодонтные зубы 394
Лошадь 405—410
Лучевая кость 336
Лучевики 50
Лучевые пластинки 101
Лучеперые рыбы 320
«Лучеплавниковые» рыбы 321
Луб 460
— первичный 469
— вторичный 469
Лунки 157
Люциноидный замок 159

## М

Мадрепоровая пластинка 93
Макушка 133, 155
Малый круг кровообращения 294
Мамонт 431
Мантийная бухта 162
— линия 156
— полость 135
Мантийный синус 162
Мантия 135
Массивные кораллы 77
Мастодонты 429
Мегагаметофиты 464
Мегагаметы 447
Мегаспорангии 464
Мегаспорофиллы 464
Мегаспоры 464
Мегасферическая особь 39, 48
Медведи 403
Медуза 60
Межамбулякральное поле 112
Межамбулякральные пластинки 112
Междоузлия 476
Междустенное пространство 57
Межключица 336
Межкрыловидные впадины 335
Межлучевые пластинки 99
Межручные пластинки 105
Мезодерма 25
Мертвый планктон 241
Метакон 393
Метаконид 393
Метаконюль 393
Мешки пыльцевые 519
Мешок зародышевый 520
Микрогаметофиты 464
Микрогаметы 447
Микроспорангии 464
Микроспорофиллы 464
Микроспоры 464
Микросферическая особь 48
Миксина 296
Минога 296
Млекопитающие 389
Млечные железы 389
Многобугорчатые 397
Многоножки 278
Многоперы 322
Многорезцовые 399
Мозговая воронка 293
— коробка 292
Мозжечок 293
Моллюски 26, 153
Молоточек 392
Молочные зубы 392
Моноциклические лилии 101
Моржи 404
Морские бутоны 99
— ежи 111
— звезды 125
— коровы 425
— лилии 100
— пузыри 95
— свинки 43, 436
Мохообразные растения 459
Муравьеды 434
Мускулатура 293
Мускулы замыкающие 156
— сводящие 156
Мутации 18
Мутовки 450
Мутовчатые сифонеи 450
Мшанки 25, 127
Мыши 436
Мыщелки 343

## Н

Надзатылочная кость 319
Надкожица 290
Надугловая кость 319
Наковальня 392
Наружнораковинные 211

Наружные крыловидные кости 319
Насекомоопыляемые растения 520
Насекомые 278
Насекомоядные 401
Настоящие морские звезды 126
Начальная камера (фораминифер) 36
Неандертальский человек 441
Небные кости 319
Некропланктон 241
Нектар 520
Нектон 29
Неоламаркизм 15
Непарнокопытные 410
Неподвижная щека 258
Неполнозубые 434
Неполнота геологической летописи 538
Неправильные ежи 111, 117
— — бесчелюстные 118, 119
— — челюстные 118, 119
Неравномускульные двустворки 164
Неравностворчатая раковина 164
Неравносторонняя раковина 157
Нерв 478
Нервная система 293
— трубка 287
Неритовая область 28
Нижне-основные пластинки 101
Нижние ребра 292
Нижняя дуга позвонка 292
Нить 63
— тычиночная 518
Новые ежи 115
«Ножка» 63
Ножка 519
Носик 133
Носовые кости 319
Носороги 408, 413
Нуллипоры 456
Нуммулиты 44

## О

Обезьяночеловек 440
Обезьяны 437
Обертка 489
Оболочники 288
Обороты 194
— раковины 37
Овцы 419
Одномускульные двустворки 164
Однопоясковые лилии 101
Однопроходные 396
Окаменелости 6
Околоустье 194
Околоцветник 518
Олени 419, 422
Оленьки 422
Онтогения 20
Опистоцельные позвонки 347
Опыление 490
Оральная поверхность тела 92
Оральные пластинки 101
Орбитоиды 44
Органы 22
— боковой линии 293
— выделения 295
— дыхания 294
— пищеварения 293
— чувств 293
Ортогенез 16
Осевой скелет 291
Осевые, или поперечные, ребра 196
Основная затылочная кость 319
— клиновидная кость 320
— пластинка 75, 99
Остистый отросток верхний 292
— — нижний 292
Отпечатки 7

## П

Пазуха 481
Палеомастодонты 429
Палец 336
Палингенез 21
Панцырные 297
Папоротниковые 484
Папоротникообразные семенные 493
Паракон 393
Параконид 393
Парапсидный тип черепа 348
Парасфеноид 319
Парнокопытные 419
Парные конечности 336
Паукообразные 274
Педицеллярии 114
Пекари 420
Пелагическая область 29
Пентакринусовая стадия 103
Первичная древесина 469
— раковинка 139
Первичноротые 27
Первичнотрахейные 278
Первичный рот 287
Первобытная птица 384
Первозвери 396
Перегородки 78, 137
Перегородочная линия 212
— ложбинка 79
Перегородочные борозды 41
Переднежаберные 197
— брюхоногие 193
Переднелобные кости 319
Переднеушная кость 320
Передний пояс конечностей 307
Пережимы 217
Перемычки 76
Перламутровый слой
Перышки 486
Перышко 102
Пестик 510
Песчаные формы 47
Петалоидные амбулякры 118
Печень 293
Пищевод 293
Пищевые желобки 95
Плавательный пузырь 321
Плавник анальный 289
— брюшной 290
— гетероцеркальный 289
— гипоцеркальный 289
— гомоцеркальный 289
— грудной 290
— дифицеркальный 289
— непарный 289
— парный 290, 307
— спинной 289
— укороченно-гетероцеркальный 289
— хвостовой 289
Плакоидные чешуи 304
Планктон 29
Пластиды 448
Пластинки простые и сложные 117
Пластинчатая кость 319
Пластинчатожаберные 154
Пластинчатый слой 155
Платицельные позвонки 347
Плацента 389
Плацентарные 400
Плауновые 463
Плечевая кость 336
Плечевой пояс конечностей 307
Плеченогие 26, 133
Плод 520
Плодолистики 519
Плотоядные зубы 402
Плюска 496
Плюсна 336
Подвздошная кость 336
Подвижная щека 258
Подузловой канал 480
Подъязычная дуга 306
Позвонки 287
— платицельные 347
— процельные 347
Позвоночник 287
Позвоночные 288
Позвоночный столб 287
Покрытосеменные 518
Полипы 60
Половой отбор 534
Половые пластинки 112
Полорогие 423
Полукопытные 425
Полуобезьяны 437
Полупластинки 117
Полухордовые 287
Поры 96
Послед 389
Почки 295
Почкование 22
— боковое 77
— верхушечное 77
Пояски лилий 107
Пояс конечностей 307
Правильные ежи 111, 116
Правосторонняя раковина 195
Прапапоротники 487
Превращение функций 529
Предкоренные зубы 392
Предкрышечная кость 319
Предплюсна 336
Предсердие 294
Предсочленовная кость 319
Предсошник 319
Предчелюстные кости 319
Пресмыкающиеся 346
Призматический слой 155
Прилистники 485
Приматы 437
Прицветники 478
Пробка 513
Проводящие пучки 467
— ткани 461
Прогресс и эволюция 526
Продолговатый мозг 293
Прокамбий 469
Проостракум 242
Прорывы веточные 484
— листовые 484
Простейшие 35
Протокон 393
Протоконид 393
Протоконюль 393
Протостела 468
Псевдодельтидиум 142
Псевдоцератиты 233
Псилофитовые растения 459
Птероподовый ил 204
Птицетазовые 366
Птицы 379
«Птичья головка» 128
Пузыристая ткань 57, 76
Пупок 194, 214
Пупок ложный 195
— настоящий 195
Пучок закрытый 470
— открытый 470
Пыльцевая камера 489
— трубка 490
Пыльцевое зерно 490
Пыльцевход 472, 489
Пястные кости 336
Пятка 393

## Р

Равномускульные двустворки 164
Равносторонняя раковина 157
Радиальная перегородка 57
Радиоляриевый ил 51
Радиолярии 50
Размножение 295
Разнозубый замок 176
Разноспоровые растения 464
Раковинчатые 271
Ракообразные 270
Ракоскорпионы 274
Расщепленнозубый замок 174
Реберные каналы 479
Ребра 157, 292
Резцы 392
Рекапитуляция 535
Рептилии 346
Решетчатая кость 320
Роговой слой 155
Ромбовые поры 96
Ростр 242
Ротовая пластинка 102
— поверхность тела 92
Ротовое поле 112
Рудисты 163
Руки лилии 102
— плеченого 135
Руководящие ископаемые 8
Рукокрылые 401
Ручки 96
Ручной аппарат 137
Ручные крючки 137
— поддержки 137
Рыбоплавниковые 351
Рыбы 296, 304
Рыльце 519
Рядозубый замок 165

## С

Саблезубый тигр 400
Саговникообразные 505
Сапрофиты 444
Свинообразные 420
Свиньи 419, 420
Свободная щека 258
Связка 155, 160

Связки (у пластинчатожаберных) 156
Связкозубый замок 186
Связочная ямка 160
Связочные подпорки 160
Седалищная кость 336
Седло 147, 216
Селенодонтные зубы 394
Семя 488
Семяножка 519
Семяпочка 489
Сердце 294
Сердцевина 467, 469
Сердцевинные лучи 479
Сероза 346, 389
Сигиллярии 472
Синангии 485
Синапсидный тип черепа 348
Сине-зеленые водоросли 446
Синонимы 250
Синус 147
Синхронизация 548
Сирены 425
Сифон брюхоногих 195
— головоногих 210
— пластинчатожаберных 161
Сифонеи 450
Сифонная дудка 210
Сифоностела 469
Скаты 313
Скелет вторичный 291
— первичный 291
Склеротическое кольцо 308
Сколекодонты 88
Скрыторотые мшанки 130
Скуловые кости 319
Слезные кости 319
Слоевище 443
Слоевищные 443
Сложный крестец 380
Слоны 408, 426
Слуховой аппарат у позвоночных 337
Слуховые косточки 338, 392
Смена поколений 463
— фаун и флор 531
Собаки 403
Сорусы 484
Сосудистые пучки 467
— растения 460
Сосуды 518
Сочленовная кость 320
Сочленовный отросток 391
Сперматозоиды 464
Специализация 531
Спикулы 53
Спинная аорта 294
— створка (плеченогих) 133
— струна 287
Спиральные ребра 196
Спондилиум 146
Спорангии 460
Спорангиофоры 476
Споровая капсула 457
Споролистики 463
Спорофиллы 463
Спорофит 464
Споры 444, 449
Срединная перегородка 137
Среднее ухо 338
Средние зубы 157
Стела 468
Стеногалинные организмы 27
Стенотермные организмы 27
Стигмария 470
Столбик 45, 75, 195
Страус 348
Стрекательные клетки 61
Стремечко 338, 392
Струйки нарастания 134
Субанальная фасциола 124
Субпеталоидные амбулякры 122
Сумчатые 398
Схизодонтный замок 174
Сцифоидные 67

## Т

Табулярные кости 319
Тазовый пояс 336
Таз птицы 381
Таксодонтный замок 157
Таксономические единицы 24
Танатоценоз 31
Тафоценоз 31
Текоидеи 98
Текториум 41
Тектум 41
Тело позвонка 291
Теменной орган 293
Теменные кости 319, 360
Теплокровные 333
Терка 210
Тетраспоры 457
Титанотерии 417
Ткани 22
Трахеи 257
Трахеиды 501
Трилобиты 257
Триморфизм 49
Трубки ситовидные 513
Туловищный щит 257
Тушканчики 436
Тыльная поверхность тела 92
Тычинки 502
Тюлени 404

## У

Угловой отросток 391
Узконосые обезьяны 438
Узловой членик 107
Узлы 476
Усики 102
Устьица 459
Устье 194
Утконос 396
Ушки 113
Ушная вырезка 335

## Ф

Фаланги 336
— пальцев 336
Фаланговые формулы 347
Фарфоровидный слой 155, 210
Фасциола 124
Фация 8
Филогения 20
Фораминиферы агглютинированные 35
— известковые 35
— многокамерные 36
— непроботенные 36
— однокамерные 36
— песчаные 35
— проботенные 36
— стекловидные 36
— фарфоровидные 36
Фрагмокон 242
Фузулины 40
Фукоиды 90
Фулькры 320

## Х

Халикотерии 418
Харовые 453
Харофиты 454
Хвойные 513
Хвостатые 344
Хвостовой щит 257
Хитиновый панцырь 270
Хищные 401
Хищные зубы 402
Хоботные 426
Холоднокровные 333
Хомяки 436
Хорда 287
Хордовые 26, 286
Хрящ 290
Хрящевые рыбы 311
Хрящекостные рыбы 321

## Ц

Цветок 518
«Цветок» 510
Цветоложе 509, 519
Цевка 382
Целом 25
Цельное устье 195
Цельнокостные рыбы 320, 323
Цененхима 73
Ценогенез 21
Ценосарк 72
Центральная нервная система 287
— полость 57
Центральное тело 489
Цератитовый тип 216
Циклоидные чешуи 306
Цереноидный замок 159

## Ч

Чашелистик 518
Чашечка 101, 518
Человек 444
Человекообразные 438
Челюсти 210, 306
Челюстноротые 304
Челюстные кости 319
Червеобразные 190
— моллюски 153
Черви 25, 87
Череп 292
Чернильный мешок 241
Четверные споры 457
Четырехрезцовые 436
Чехол 75
Чешуйчатая кость 358
Членики 101
Членистоногие 256
Членистостебельные 476

## Ш

Широконосые обезьяны 438
Шов 194, 214
Шовная линия 194, 214

## Щ

Щеки 258
Щечные углы 258
Щипчики 114
Щитковые 297
Щиток 157
Щупальца 210

## Э

Эволютные формы 215
Эвригалинные организмы 27
Эвритермные организмы 27
Эктодерма 23, 54
Электрический орган 299
Эндодерма 23, 61
Эндоконид 394
Эндосифон 213
Эндосперм 490

## Я

Ядра 6
Язычок 467
Ямочки окаймленные 501
Ячейка 63, 243
Яшеротазовые 363

## ЛАТИНСКИЙ АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ *


### A

Acanthodes 305, 312
Acanthodii 305, 311
Acanthorhina 317
Acidaspis 269
Actiniaria 76
Actinocamax 245
Actinopterygii 305, 320
Adacna 181
Aeglina 268
Aepyornis 387
Agnatha 296
Agnostus 265
Agoniatites 219
Alcyonaria 71
Alethopteris 494
Allorisma 186
Allosaurus 363
Amaltheus 218, 226
Amblypoda 407
ambulacrum 92
Ammodiscus 47
Ammonites 217
Ammonoidea 215
Amniota 346
Amoeba 22
Amphibia 333
Amphilestes 398
Amphineura 153, 190
Amphioxus 288
Amphitherium 398
Amplexus 80
Ampyx 269
Amussium 169
Anamnia 346
Anapsida 348
Anarcestes 219
Anchiosaurus 365
Anchitherium 395
Ancyloceras 238
Ancylus 206
Angiospermae 518
Annelida 87
Annularia 479
Anodonta 177
Anomia 168
Anoplotherium 425
Antedon 102
Anthozoa 68
Anthracotherium 420
Anthropoidea 438
Antiarchi 310
Anura 343
Apoda 343
Aporrhais 202
Aptenodytes 382
Apteryx 381
Arabellites 88
Arachnomorpha 274
Araucaria 515
Arca 166
Arcestes 222
Archaeocidaris 115
Archaeocyathida 52, 56
Archaeocyathus 57
Archaeolithothamnium 456
Archaeopteris 498
Archaeopteryx 382
Archaeornis 384
Archegosaurus 341
Arctocyon 403, 418
Arctocyonidae 402
area 134
Argonauta 246
Arietites 225
Aristocystites 95
Arsinoitherium 425
Arthrodira 308
Arthrophyta 476
articulare 320
Articulata 141
Artiodactyla 419
Asaphus 263
Ascidiae 288
Ascon 52
Assilina 44
Astarte 181
Asterocalamites 477
Asteroidea 126
Asterophyllites 479
Asteroxylon 461
Asterozoa 125
Astroides 69
Astylospongia 54
Athyris 149
Atrypa 149
Aturia 215
Aucella 171
Aulacoceras 244
Australopithecus 438
Aves 379
Avicula 171
Axonolipa 64
Axonophora 64

### B

Bacillus 444
Bacteria 443
Baculites 224
Baiera 503
Balanoglossus 287
Balanus 274
Balaenoptera 434
Balena 433
Baluchitherium 415
basioccipitale 319
basisphenoideum 320
Belemnitella 245
Belemnites 242
Belemnoidea 242
Bellerophon 197
Bennettitales 505, 507
Bennettites 507
Bigenerina 37
Biloculina 39, 250
Birkenia 299
Bison 424
Blastoidea 99
Bothriocidaris 115
Bothriolepis 310
Bothrodendraceae 472
Bothrodendron 472
Bothryocrinus 101
Bovidae 424
brachiolae 96, 99
Brachiopoda 133
Bradyodonti 316
Bradysaurus 350
Branchiosaurus 340, 343
Branchiostoma 288
Brontops 417
Brontotherium 417
Bryophyta 459
Bryozoa 127
Buccinum 194, 203
Bunolophodon 429

### C

Cadoceras 227
Calamariaceae 478
Calamariae 477
Calamariales 477
Calamites 478
Calamoichthys 322, 326
Calamophyton 483
Calamostachys 478
Calcarea 54
Calceola 83
Calcispongia 54
Camelidae 421
Camelus 422
Camerata 106
canini 393
Caninia 80
Canis 24, 391, 402
Capitosaurus 341
Capra 423
Carcharodon 315
Cardiidae 251
Cardiinae 251
Cardioceras 228
Cardita 181
Cardium 27, 178
Carnivora 24, 401
Carpoidea 99
Catarrhini 438
Caturus 324
Cephalaspis 297
Cephalochorda 288
Cephalopoda 209
Ceratites 216, 221
Ceratodus 321, 332
Ceresiosaurus 354
Cerithium 201
Cervidae 423
Cestracion 314
Cetacea 431
Chaetetes 73
Chalicotheriidae 418
Chalicotherium 418
Chama 178
Chara 454
Charophyta 453
Cheilostomata 131
Cheirolepis 305, 322
Cheirurus 265
Chimaera 316
Chiroptera 401
Chiton 190
Chlamys 169
Chlorophyceae 449
Chondrichthyes 304, 311
Chondrostei 320, 321


* С заглавной буквы здесь начинаются лишь названия таксономических единиц.

Chonetes 142
chorda dorsalis 287
Chordata 24, 286
Choristites 149
Cidaris 116
Cirripedia 273
Cladodus 307
Cladoselache 307, 312
Cladoselachii 307, 312
Cladoxylon 486
clavicula 320
cleithrum 320
Clidastes 358
Climatius 311
Clymenia 219
Clypeaster 120
Coccolithophoraceae 447
Coccosteus 308
Coccus 444
Cochliodus 317
Coelenterata 59
Coelodonta 416
Coeloptychium 55
Collyrites 122
Compsognathus 364
Conchidium 147
Condylarthra 406, 410
Congeria 173
Conifera 513
Conoclypeus 120
Conularia 67
Conulus 119
Corbicula 182
Corbula 187
Cordaitales 499
Cordaites 499
Cormophyta 443
coronare 319
Coryphodon 407, 418
Coscinocyathus 57
Cosmoceras 231
Crania 141
Craspedites 230
Creodonta 402
Cricotus 340
Crinoidea 100
Cristellaria 37
Crocodilia 359
Crossopterygii 305, 320, 326
Crossotelos 340
crura 137
Crustacea 270
Cryptostomata 130
Ctenodus 332
Cucullaea 166
Cupressocrinus 108
Cuspiteuthis 243
Cyanophyceae 446
Cyathophyllum 81
Cycadaceae 505
Cycadales 505, 512
Cycadeoidales 510
Cycadeoidea 507
Cycadophyta 505
Cycas 512
Cyclostomata 129, 296
Cylindroteuthis 245
Cynognathus 374
Cyprina 182
Cypris 272
Cyrtoceras 214
Cystiphyllum 82
Cystoidea 95
Cystosoma 268
Czekanowskia 504

## D

Dadoxylon 502
Dalmanites 265
Dapedius 323
Decapoda 242
Deiphon 268
Delphinognathus 376
Deltatheridium 401
Dendroidea 64
dentalia 319
Dentalium 209
Desmodonta 186
Diadiaphorus 410
Diapsida 355
Diatomeae 448
Diatryma 387
Diceras 185
Dicotyledones 521
Dicotyles 425
Dictyonema 64
Dicynodon 375
Dicynodontia 375
Didacna 6, 19, 179
Didelphodus 394
Didelphys 395, 399
Dimetrodon 373
Dinichthys 309
Dinocephalia 357
Dinornis 387
Dinotherium 429
Diopatra 88
Diplodocus 365
Diplograptus 63
Diplopora 450
Diploporita 96, 98
Dipnoi 320, 328
Diprotodon 400
Dipterus 329, 338
Discina 141
Discinisca 142
Discocyclina 47
dissepimenta 76
Donax 183
Dorypyge 262
Drepanaspis 301
Dreissensia 174
Dreissensiidae 282
Dreissensiomya 141, 174
Duvalia 245
Duvilleiceras 232
Dvinosaurus 336, 341
Dysodonta 166

## E

Echidna 397
Echinodermata 91
Echinocorys 120
Echinoencrinus 97
Echinoidea 111
Echinosphaerites 97
Ectocochlia 211
Ectoprocta 128
ectopterygoideum 319
Edaphosaurus 372
Edentata 434
Edestus 314
Edrioaster 98
Eifelocrinus 107
Elasmotherium 416
Elasmosaurus 356
Elephas 426, 431
Eleutherozoa 92, 126
Embolomeri 338
Encrinurus 265
Encrinus 109
Endoceras 213
Endocochlia 241
Endoprocta 128
Endothyra 43
Ensis 184
Entomostraca 271
Eogyrinus 336
Eohippus 411
Eotitanops 417
epitheca 75
Equidae 410
Equisetales 481
Equisetum 476, 481
Equus 24, 413
Eryops 336
Estheria 271
ethmoideum 320
Euamphibia 334, 343
Euomphalus 194, 197
Eurypterida 276
Eurypterus 275
Euspongia 52
Eusthenopteron 318, 321
Eutheria 396, 400
exoccipitalia 320
Exogyra 168

## F

Favosites 73
Favularia 472
Felidae 403
Felis 403
Fenestella 130
Fissipedia 403
Fissurella 199
Flagellata 446
Flexibilia 106
Foraminifera 35
fossula 79
Frondicularia 36
frontale 319
Fusulina 40
Fusulinidae 40, 42

## G

Gangamopteris 498
Garnieria 226
Gastrioceras 220
Gastropoda 191
Geosaurus 360
Gibbula 191
Gigantostraca 276
Ginkgo 502
— biloba 502
Ginkgophyta 502
Giraffidae 423
Globigerina 38, 249
Globigerinella 251
Gloeocapsa 446
Gloeocapsomorpha 446
Glossopteris 498
Glyphioceras 220
Glyptodon 434
Glyptosphaerites 98
Gomphoceras 214
Goniatites 216
Goniophyllum 83
gonotheca 65
Graptolithida 62
Graptoloidea 64
Gryphaea 168
Gymnolaemata 128
Gymnospermae 488

## H

Halitherium 425
Halysites 73
Hamulina 224
Helicoprion 314
Heliolites 74
Heliopora 72
Helix 206
Hemichordata 287
Heptodon 419
Hesperornis 386
Heterangium 496
Heterodonta 177
Heterodontus 315
Hexacoralla 83
Hexactinellida 54
Hibolites 245
Hildoceras 225
Hipparion 413
Hippopotamus 420
Hippurites 185
Holocephali 316
Holoptychius 327
Holostei 320, 323
Holothuroidea 126
Homacodon 419
Homalodontotherium 409
Homo 440
Hoplites 232
Hyaemoschus 422
Hyaenodon 402
Hyaenodontidae 403
Hybodus 307, 314
Hydractinia 62
Hydrocorallinae 61
hydrotheca 63
Hydrozoa 60
Hyolithes 205
Hyperodapedon 358
Hyrachyus 414
Hyracoidea 425
Hyracotherium 393, 395, 411

## I

Ichthyopterygii 351
Ichthyornis 385
Ichthyosaurus 21, 351

Ichthyostega 338, 343
Ichthyostegopsis 338
Iguana 368
Iguanodon 367
Illaenus 263
Inrrticulata 140
incisivi 393
Indricotherium 415
Inoceramus 172, 280
Inostrancevia 374
Insecta 278
Insectivora 401

## J

jugalia 319

## K

Kaladacna 253
Kalligramma 279
Kannemeyeria 395
Kentriodon 433
Kiaeraspis 298
Kotlassia 348

## L

Labyrinthodontia 239
lacrimale 319
Lagena 36
Lama 421
Lamna 314
Lamellibranchiata 154
Larviformia 104
Latimeria 328
Leda 166
Leiodermaria 472
Lemuroidea 437
Lepas 272
Leperditia 273
Lepidocarpon 470
Lepidodendraceae 465
Lepidodendrales 465
Lepidodendron 465
Lepidophloios 470
Lepidophyta 463
Lepidosiren 321, 329, 345
Lepidostrobus 470
Lepidotus 323
Lepospondyli 338, 342
Leptolepis 325
Lima 170
Limnaea 205
Limnocardium 180
Limulus 261, 276
Lingula 136, 138, 140
Linopteris 495
Linthia 124
Lithistida 54
Lithophyllum 457
Lithostrotion 81
Lithostrotionella 82
Lithothamnium 456
Litopterna 410
Lituites 237
Lonsdaleia 82
Loxodonta 429
Lucina 177
Lycopodium 463, 472
Lyginopteris 495
Lysorophus 340
Lytoceras 224

## M

Machairodus 403
Macrocephalites 226
Macrodon 166
Macropetalichthys 293
Macropoma 328
Macroscaphites 238
Mactra 184
Madrepora 85
Magellania 138
Malacostraca 274
Mammalia 24, 389
Mandschurosaurus 369
Manticoceras 220
Marattiales 485
Marcoscaphites 238
Marsupites 110
Mastodon 431
Mastodonsaurus 341
maxillare 319
Medlicottia 221
Medullosa 496
Medusites 7
Megaceros 423
Megalaspis 263
Megalichthys 318
Megatherium 435
Melanodon 398
Membranipora 132
Menodus 418
Merostomata 274
Merriamia 353
Merychippus 412
Mesohippus 411
Mesonychidae 403
Metatheria 396, 398
Metazoa 24, 35
Miacidae 403
Miicraster 122
Milolidae 39, 47
Millepora 61
Miohippus 411
Mixosaurus 353
Modiola 173
Moeritherium 428
molares 393
Mollusca 153
Monocotyledones 521
Monodacna 179
Monograptus 64
Monophyllites 221
Montlivaultia 84
Moropus 419
Moschops 375
Multituberculata 397
Murex 203
Mya 187
Myliobatis 316
Myriacanthus 317
Myriapoda 278
Myrtillocrinus 107
Mytilus 172

## N

nasale 319
Nassa 203
Nasselaria 50
Natica 203
Nautiloidea 212
Nautilus 212
Navicula 448
Nectoportheus 358
Necturus 21
nema 63
Nematophytales 462
Nemathophyton 462
Neoceratodus 329, 345
Neornithes 385
Nerinea 202
Neritina 199
Neuropteris 486, 494
Nipponites 237
Nodosaria 36
Nothosaurus 354
Nothrotherium 435
Notidanus 315
Notoungulata 408
Nucula 165
Nummulites 44
Nummulitidae 44

## O

Obolus 140
Octocoralla 71
Octopoda 246
Odontopteris 494
Olenellus 261, 276
Olenus 262
Omomys 393
Operculina 44
Ophiacodon 395
Ophiopholis 125
Ophiuroidea 126
Ophthalmosaurus 353
Opisthobranchiata 204
Opisthoparia 261
opistho ca
Oppelia 218
Orbicella 84
Orbitoides 47
Orbulina 38
Ornithischia 363, 367
Ornithorhynchus 395, 397
Orodus 314
Orthis 137 144
Orthoceras 212
Orthosaurus 335
osculum 53
Osteichthyes 304, 317
Osteolepis 318, 327
Ostracoda 271
Ostracodermi 297
Ostrea 167
Otozamites 506
ovicella 28
Oxyaena 402
Oxyaenidae 403
Oxynoticeras 225

## P

Pachyodonta 184
Pachyteuthis 244
Pagetia 266
Palaeogyrinus 335, 340
Palaeomastodon 428
Palaeoniscus 322
Palaeornithes 384
Palaeospondylus 302
Palaeosyops 395
palatinum 319
Paradoxides 262
Parahippus 412
Parapronorites 221
parasphenoideum 319
Pareiasaurus 348
parietalia 319
Parkinsonia 231
Patella 199
Pecopteris 486, 494
Pecten 169
Pectunculus 166
Pelecypoda 154
Pelycosauria 37
Pelmatozoa 92, 99
Pentacrinus 103, 110, 280
Pentameracea 146
Pentamerus 147
Pentremites 99
Peripatus 278
Perisphinctes 229
Perissodactyla 410
Perna 172
Phaeophyceae 455
Phaneropleuron 329
Pharyngolepis 300
Phenacodus 406, 418
Phillipsia 264
Phoenicopsis 505
Pholas 187
Phororhacos 387
Phylactolaemata 128
Phylloceras 224
Phyllopoda 271
Phyllospondyli 338, 343
Pinacoceras 221
Pinnipedia 404
pinnula 102
Pisces 304
Pithecanthropus 440
Placenticeras 218
Placocystites 99
Placodermi 307
Placodus 354
Plagiaulax 398
Plagiostomi 313
Planorbis 195, 205
Plateosaurus 365
Platyrrhini 438
Platysomus 322
Plesiosaurus 355
Pleuracanthodii 313
Pleuracanthus 306, 313
Pleuromeia 474
Pleurotomaria 197
Pliohippus 413
Poebrotherium 421
Polymastodon 398
Polypora 131
Polypterus 322, 326
Polyptychites 230
Polystomella 48

Pontosphaera 448
Porambonites 145
Portheus 325
Porifera 52
postfrontale 319
postorbitale 319
postspleniale 319
Potamides 202
Procamelus 422
praearticulare 319
praefrontale 319
praemaxillare 319
praemolares 393
praeoperculum 319
praevomer 319
Priacodon 398
Primates 436
Proboscidea 426
Procamelus 422
Procervus 423
Productus 143, 249
Pronorites 220
proothica 320
Proparia 261
Prosobranchiata 197
Prosodacna 180
Protoceras 395
Protoceratops 371
Protolepidodendron 473
Protopterus 321, 329, 345
Prototheria 396
Protozoa 24, 35
Protracheata 278
Protylops 421
Prozeuglodon 432
Psephodus 317
Pseudobornia 483
Pseudomonas 445
Pseudomonotis 171
Psiloceras 225
Psilophytales 459
Psilophyton 459
Pteranodon 361
Pteraspis 300
Pterichthys 310
Pteridophyta 484
Pteridospermophyta 493
Pterodactyloidea 361
Pterodactylus 361
Pterophyllum 505
Pteropoda 204
Pterosauria 360
pterygoideum 319
Pterygotus 276
Ptylodus 397
Pulmonata 205
Pygaster 119
Pyrgo 39, 250

## Q

quadratojugale 319
Quasifusulina 42
Quenstedticeras 227
Quinqueloculina 39

## R

Radiolaria 50
radula 153, 191
Raja 315
Ramapithecus 438
Rastrites 64
Reptilia 346
Requienia 185
rhabdosoma 63
Rhachitomi 338, 341
Rhamphorhynchoidea 361
Rhamphorhynchus 361
Rhina 315
Rhinoceros 415
Rhinocerotidae 413
Rhipidocystites 99
Rhizopoda 35
Rhodophyceae 455
Rhombifera 96
Rhynchonella 135, 147
Rhynchonellacea 147
Rhynia 460
Rhytidolepis 472
Richthofenia 144
Rodentia 436
Rotalia 37
Rudistae 185
rugae 17
Rugosa 77
Ruminantia 420
Rustella 139

## S

Saccaminina 47
Salenia 117
Sargassum 455
Sauripterus 344
Saurischia 363
Sauropterygia 353
Scaphites 233, 238
Scaphopoda 209
Scaphyrhynchus 321
Scaumenacia 329
Schizodonta 174
Schizodus 176
Schizotreta 141
Schloenbachia 233
Schwagerina 41
Scutella 120
Scutosaurus 350
Scyphozoa 67
Selaginella 464, 472, 491
Semionotidae 324
Semionotus 323
Sepia 239, 246
septa 75
Sequoia 517
Serpula 87
Seymouria 348
sicula 63
Sigillaria 472
Sigillariaceae 472
Silicispongia 54
Simbirskites 231
Simosaurus 354
Sinanthropus 441
Siphonales 450
Siphonia 54
Siphonophora 66
Sirenia 425
Smilodon 403
Solen 141, 183
Solenogastres 154
Solenopora 458
Spaniodon 250
Spaniodontella 177, 250
species 252
Sphenodon 355
Sphenophyllales 481
Sphenophyllum 481
Sphenopteris 495
Spirialis 204
Spirifer 137, 149, 251
Spiriferacea 149
Spirillum 444
Spirorbis 87
Spirula 241
spleniale 319
Spondylus 170
Spumellaria 50
Squamata 358
squamosum 319
Staffella 43
Stegocephali 334
Stegosaurus 370
Steneosaurus 360
Stenodictya 279
Stephanoceras 226
Stereospondyli 338, 341
Stomatopora 129
Streptelasma 79
Stringocephalus 149
Stromatopora 62
Stromatoporoidea 62
Strophalosia 144
Strophomena 142
Strophomenacea 139, 142
Struthiomimus 364
Stylonurus 275
Subungulata 425
Suidae 420
Suina 420
supraangulare 319
supraoccipitale 320
— dermale 320
Surirella 448
Sycidium 455
Sycon 52
Synapsida 371
Synrhabdosoma 63
Syringopora 73

## T

tabula 73
tabularia 319
Tabulariae 62
Tabulata 72
Taeniopteris 596
Tapes 182, 252
Tapirus 395
Tarsioidea 437
Tarsius 437
Tasselata 472
Taxodium 517
Taxodonta 165
Teguliferina 143
Teleostei 320, 324
Tellina 182
Temnospondyli 339
Tentaculites 204
Terebratula 133, 147
Terebratulacea 147
Tetracoralla 57, 77
Tetrapoda 295
Textularia 37
Thallophyta 443
Thaumatosaurus 356
Thecoidea 98
Thelodus 302
Theriodontia 374
Theropoda 363
Thoatherium 410
Thylacosmilus 399
Thylacynus 14
Timanites 220
Tissotia 234
Tornatina 204
Tornoceras 220
Toxaster 122
Toxodon 408
Trachodon 368
Trachyceras 223
Tragulidae 422
Tragulus 422
Trepostomata 129
Triarthrus 257, 261
Triceratops 370
Triconodon 398
Trigonia 174
Trilobitae 257
Triloculina 264
Trinucleus 264
Trituberculata 398
Tritylodon 397
Trochiliscus 454
Trochammina 47
Trochus 199
Tropites 218, 223
Tubipora 71
Tubulariae 62
Tunicata 288
Turbo 199
Turrilites 225, 237
Turritella 201
Tyrannosaurus 364

## U

Uintacrinus 110
Uintatherium 407, 418
Ulemosaurus 375
Uncites 149
Undina 327
Unio 176
Urodela 343
Uronemus 329

## V

Valenciennesia 205
Ventriculites 55
Venus 182, 252
Vermes 87

Vermetus 208
Vertebrata 288
Virgatites 230
virgula 64
Viviparus 19, 199
Volborthella 212
Voltzia 515
Volvox 450

## W

Walchia 515
Waldheimia 134
Wielandiella 510
Williamsonia 511
Williamsoniales 510
Wiliamsonielia 511

## Y

Youngina 355

## Z

Zalambdalestes 401
Zamia 489
Zamites 506
Zaphrentis 78
Zoantharia 71, 74
Zygobeyrichia 272

БИБЛИОТЕКА
Геофизического Ин-та
Арм. Фил. Ак. Наук СССР

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие . . . . . 3

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ

**ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ЕЕ ЗАДАЧИ** . . . . . 5

*Глава* I. Введение . . . . . 5
*Глава* II. Палеонтология и эволюционное учение . . . . . 12
*Глава* III. Общий обзор животного мира и условий его жизни . . . . 22

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

**ПАЛЕОНТОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ** . . . . . 35

*Глава* IV. Простейшие . . . . . 35
*Глава* V. Губки . . . . . 52
*Глава* VI. Кишечнополостные . . . . . 59
*Глава* VII. Черви . . . . . 87
*Глава* VIII. Иглокожие . . . . . 91
*Глава* IX. Мшанки . . . . . 127
*Глава* X. Плеченогие . . . . . 133
*Глава* XI. Моллюски . . . . . 153
*Глава* XII. Определение окаменелостей . . . . . 249
*Глава* XIII. Членистоногие . . . . . 256
*Глава* XIV. Способы выяснения образа жизни вымерших организмов . 280
*Глава* XV. Общий очерк хордовых . . . . . 286
*Глава* XVI. Бесчелюстные и рыбы . . . . . 296
*Глава* XVII. Земноводные . . . . . 333
*Глава* XVIII. Пресмыкающиеся . . . . . 346
*Глава* XIX. Птицы . . . . . 379
*Глава* XX. Млекопитающие . . . . . 389

ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ

**ПАЛЕОНТОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ** . . . . . 443

*Глава* XXI. Слоевищные . . . . . 443
*Глава* XXII. Древнейшие наземные растения . . . . . 459
*Глава* XXIII. Плауновые . . . . . 463
*Глава* XXIV. Членистостебельные . . . . . 476
*Глава* XXV. Папоротниковые . . . . . 484
*Глава* XXVI. Голосеменные . . . . . 488
*Глава* XXVII. Покрытосеменные . . . . . 518

ЧАСТЬ ЧЕТВЕРТАЯ

**ВАЖНЕЙШИЕ ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ** . . . . . 524

*Глава* XXVIII. Вопросы дарвинизма в палеонтологии . . . . . 524
*Глава* XXIX. Основные этапы истории палеонтологических знаний . . . . 556
Русский алфавитный указатель . . . . . 565
Латинский алфавитный указатель . . . . . 569

Ведущий редактор *Маркус М. Г.*

Подписано к печати 7/XII—1940 г. Тираж 3500 экз. Л 69867.
59,5 уч. авт. л. 36 печ. л. Печ. зн. в печ. л. 67 024. Заказ 991.
Цена 24 руб. + пер. 2 руб.

Тип. «Красный Печатник». Ленинград, Международный пр., 75а.

2450