МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«**НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ТОМСКИЙ ПОЛИТЕХНИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ**»

Э.Д. Рябчикова, И.В. Рычкова

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Рекомендовано Сибирским региональным учебно-методическим центром высшего профессионального образования для межвузовского использования в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по направлению подготовки бакалавров 130100.62 «Геология и разведка полезных ископаемых»

Издательство
Томского политехнического университета
2012

УДК 56(075.8)
ББК 28.1я73
Р98

Рябчикова Э.Д.

Р98 Палеонтология: учебное пособие / Э.Д. Рябчикова, И.В. Рычкова; Томский политехнический университет. – Томск: Изд-во Томского политехнического университета, 2012. – 136 с.

ISBN 978-5-4387-0073-9

В учебном пособии «Палеонтология» охарактеризованы важнейшие группы ископаемой флоры и фауны, имеющие наибольшее геологическое значение. Изложены общие положения и основные понятия палеонтологии, в том числе формы сохранности организмов, закономерности развития органического мира Земли, среда обитания, условия и образ жизни организмов, роль организмов в осадконакоплении и породообразовании, значение организмов в геологической летописи Земли.

Учебное пособие рассчитано на студентов очной и заочной форм обучения, а также аспирантов, преподавателей геологических специальностей, геологов и научных работников.

УДК 56(075.8)
ББК 28.1я73

Рецензент
Доктор геолого-минералогических наук
профессор ТГУ

В.М. Подобина

ISBN 978-5-4387-0073-9

© ФГБУ ВПО НИ ТПУ, 2012
© Рябчикова Э.Д., Рычкова И.В., 2012
© Оформление. Издательство Томского политехнического университета, 2012

ВВЕДЕНИЕ

Палеонтология – это наука о вымерших животных и растениях, населявших Землю в прошлые геологические эпохи. Это наука биологического цикла, тесно связанная с геологией, на развитие которой она оказала большое влияние. Палеонтологический метод применяется для определения относительного («древнее – моложе») возраста земных слоев, является основным методом биостратиграфии (см. словарь терминов). Знание образа жизни животных и условий произрастания растений позволяет восстановить распространение морских и континентальных отложений, т. е. выяснить палеогеографическую обстановку. Захороняясь в земных слоях, вымершие организмы иногда образуют массовые скопления, формируя осадочные горные породы и некоторые типы полезных ископаемых. Поэтому палеонтология остается очень важной и необходимой наукой в работе геологов, помогает при поисках и разведке полезных ископаемых.

Предлагаемое учебное пособие рассчитано на студентов геологических специальностей, изучающих палеонтологию, и составлено в соответствии с программой курса «Историческая геология, основы стратиграфии и палеонтологии».

Учебное пособие состоит из частей: «Общие вопросы палеонтологии», «Систематическая часть», «Словарь терминов». Для удобства пользования учебным пособием в конце приведены указатели – предметный и латинских названий. Для простоты усвоения материала классификация органических остатков сведена в таблицы с рисунками и краткими описаниями родов (реже видов). Для закрепления материала по каждому разделу предлагаются тесты и контрольные вопросы.

В процессе работы над учебным пособием авторы старались использовать последние данные, полученные палеонтологами по различным группам организмов. Обобщив колоссальный труд ведущих специалистов с собственным многолетним опытом чтения курса лекций по соответствующей дисциплине, авторы старались сделать учебное пособие доступным и удобным для самостоятельного изучения ископаемых остатков в условиях резкого сокращения аудиторной нагрузки.

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Предмет и задачи палеонтологии

Палеонтология – это наука, изучающая организмы прошлых геологических эпох по различным сохранившимся от них остаткам в слоях земной коры. Слово «палеонтология» образовано от греч. *palaios* – древний, *onthos* – существо, *logos* – учение.

Палеонтологию определяют как науку о древних организмах. Поскольку вымершие организмы извлекаются из земных слоев, их называют *ископаемыми*. От древних организмов чаще сохраняются твердые части (скелеты), они как бы окаменели, поэтому их еще называют *окаменелостями*, или *фоссилиями* (лат. *fossilia*). Процесс превращения захоронившихся остатков организмов в окаменелости называется *фоссилизацией*.

Палеонтология как наука разделяется на следующие разделы:

- *палеоботанику* – науку об ископаемых растениях;
- *палеозоологию* – науку об ископаемых животных;
- *палеоихнологию* – науку, которая изучает продукты жизнедеятельности, следы организмов;
- *палеоэкологию* – науку, которая изучает взаимоотношение организмов с окружающей средой;
- *тафономию* – науку, изучающую закономерности захоронения.

Таким образом, некогда живые организмы превращаются в окаменелости, пройдя большой и сложный путь от зарождения до гибели и захоронения.

Условия и формы сохранности организмов

Чтобы организмы лучше сохранились до наших дней, нужны определенные условия: быстрое захоронение осадком; попадание организма в бескислородную среду (янтарь – смола хвойных деревьев, в нем встречаются цветки, насекомые; озокерит – горный воск, в нем обнаружен скелет шерстистого носорога).

Какие преобразования происходят с организмом после гибели? Мягкие ткани сгнивают, скелет начинает отвердевать, иногда начинается замещение первичного состава скелета пиритом (FeS_2) либо кремнеземом (SiO_2). Факторы среды, которые влияют на сохранность организмов: выветривание, соленость воды, быстро или нет занесен осадком, возможность раствориться.

Все организмы на Земле группируются в сообщества:

Биоценоз – комплекс организмов, совместно живущих при определенных факторах среды. *Биотоп* – территория, на которой развит биоценоз.

Палеобиоценоз – сообщество когда-то живших организмов, сохранившихся в ископаемом состоянии, часть биоценоза.

Танатоценоз – комплекс умерших организмов («сообщество смерти»).

Тафоценоз – комплекс захороненных организмов. Вместе могут захороняться организмы из разных биоценозов. Наука, изучающая закономерности перехода живого в ископаемое состояние, называется *тафономия.*

Ориктоценоз – комплекс ископаемых, фоссилизированных организмов.

Поэтому формы сохранности окаменелостей бывают разные:

Субфоссилии – это целый организм: ископаемые, сохранившие мягкое тело (животные) или органическое вещество (растения). К субфоссилиям относятся: трупы мамонтов во льду, носорог в озокерите, насекомые в янтаре, семена, орехи, шишки в торфяниках.

Эуфоссилии – скелет или его части: ископаемые, у которых мягкое тело сгнило. Среди них выделяют: раковины, целые скелеты или фрагменты скелетов; ядра (слепки) наружные и внутренние; отпечатки листьев, створок брахиопод или моллюсков, панцирей трилобитов.

Ихнофоссилии – следы жизнедеятельности, или биоглифы (следы динозавров, следы ползания червей).

Копрофоссилии – ископаемый помет животных. К копрофоссилиям можно отнести продукты жизнедеятельности бактерий и цианобионтов.

Хемофоссилии – органические ископаемые биомолекулы, позволяющие определить систематическое положение исходного организма.

Псевдофоссилии – минералогические и литологические образования, не относящиеся к ископаемым организмам (например, дендриты марганца).

Биономические зоны моря

Животные и растения, образующие биосферу Земли, встречаются повсюду: в водной среде, на суше, в воздухе. Большинство ископаемых животных встречаются в морских отложениях. На рис. 1 приведен профиль морского дна и биономические зоны моря.

Шельф – самая пологая часть морского дна (0–200, реже до 500 м).

Континентальный склон – элемент дна Мирового океана, следующий за шельфом, имеющий уклон.

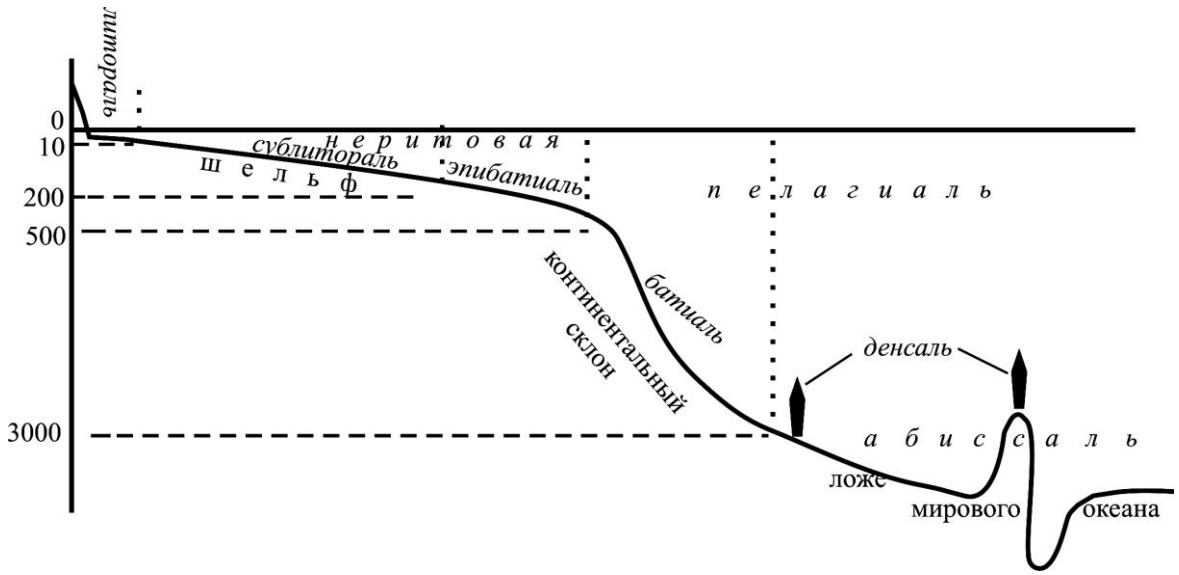


Рис. 1. Биономические зоны моря

Ложе Мирового океана – самая нижняя часть морского дна, осложненная глубоководными желобами (до 11 034 м в Марианской впадине).

К биономическим зонам моря относятся:

*Неритовая з*она моря – зона моря, распространенная над шельфом, делится на литораль, сублитораль, эпибатиаль.

Литораль – зона волноприбойных движений.

Сублитораль – зона моря, располагающаяся над шельфом, следующая за литоралью, постоянно покрытая водой.

Эпибатиаль – зона моря, примыкающая к шельфу, если пологий материковый склон продолжается глубже 200 м. Эпибатиаль следует за сублиторалью. Нижняя граница сублиторали проводится по исчезновению водорослей. Выделяется не во всех морях.

Батиаль – зона моря, распространенная над континентальным склоном.

Абиссаль – зона моря, распространенная над ложем Мирового океана.

Денсаль – зона интенсивной жизни, имеющая пятнистое распределение, среди батиали и абиссали. Расположена денсаль вокруг гидротермальных источников «черных курильщиков» и «белых курильщиков». В подобных «оазисах жизни» обитают многие организмы: бактерии, губки, черви, ракообразные и др.

Пелагиаль – зона открытого моря, в которой поселяются пелагические организмы (нектон, планктон).

Биономические группы организмов

Все разнообразие фауны Мирового океана делится на две группы: а) по образу жизни; б) по условиям обитания.

По образу жизни морских организмов выделяют: планктон, нектон и бентос.

Планктон – это организмы свободно переносимые течениями и ветрами, т. е. не имеющие органов активного передвижения. Различают: *фитопланктон* (растительный – водоросли) и *зоопланктон* (животный – личинки донных животных, рачки, икра рыбы и др.).

Нектон – это группа активно плавающих организмов: рыбы, моллюски, киты.

Бентос – обитатели дна океанов. Причем способы жизни на дне разные:

- одни передвигаются: членистоногие, морские ежи, морские звезды;
- другие прикрепляются: кораллы, губки, мшанки;
- третьи свободно лежат (сидячий бентос): некоторые брахиоподы.

Рассмотрим, как они распределены в толще воды.

Бентосные организмы в основном приурочены к шельфу материков, отмелям, обитают на глубине до 200 м. Батиаль бедна бентосом. Последние исследования дна океанов показали, что большое количество современного бентоса приурочено к глубоководным частям океана (желобам – до 6000 м) и к ультраабиссали. Это губки, двустворки, брюхоногие моллюски.

В пелагиали обитают планктонные и нектонные организмы (рыбы, киты).

По условиям обитания морских организмов выделяют: стеногалинные, стенотермные, стенобатные, эвригалинные, эвритермные, эврибатные.

Стеногалинные (*stenos* – узкий, ограниченный) – животные, не переносящие больших колебаний солености.

Стенотермные – животные, не переносящие больших колебаний температуры.

Стенобатные – животные, не переносящие больших колебаний давления.

Стенобионтные – животные, которые могут жить при определенных условиях (коралловые полипы).

Эвригалинные – животные, способные выдерживать значительные колебания солености («эври» – широкий). Например, рыбы (живут в море, а на нерест идут в реку).

Эвритермные – животные, способные выдерживать любые колебания температуры.

Эврибатные – животные, способные выдерживать любые колебания давления.

Эврибионтные – это организмы, которые могут существовать при значительных колебаниях факторов среды обитания.

Соленость в морях измеряется в единицах, называемых промилле (1 промилле равен 1 гграмм соли на литр воды). Соленость Мирового океана – 35 ‰, Красного моря – 43 ‰,Черного – 23 ‰, Каспийского – 17 ‰, Балтийского – 9 ‰.

Классификация животных и растений

Все современные и ископаемые организмы разделены на Надцарства, Царства, Подцарства, Типы, Классы и другие более дробные таксоны. В данном учебном пособии будут охарактеризованы в основном важнейшие для стратиграфии и палеонтологии группы организмов, а также отдельные роды и виды ископаемых животных, начиная с типов, приведенных в программе курса.

Наука о классификации – *таксономия*. Основателем современной классификации был шведский натуралист Карл Линней (1707–1778), который разработал принимаемую до сих пор систематику всех живых организмов. В классическом труде «Систематика природы» (1759) он впервые ввел бинарную номенклатуру, согласно которой организм получал двойное латинское название – род и вид. Например: *Homo sapiens* Linnaeus (*Род, вид,* фамилия ученого, впервые описавшего этот вид).

В настоящее время принимают следующие таксономические категории:

Надцарство, Царство, Подцарство, Тип (Отдел – для растений), Класс, Подкласс, Отряд, Семейство, Род, Вид.

Надцарство Eucaryota. Ядерные организмы
Царство Zoa. Животные
Тип Chordata. Хордовые
Подтип Vertebrata. Позвоночные
Надкласс Tetrapoda. Четвероногие
Класс Mammalia. Млекопитающие
Подкласс Eutheria. Высшие звери
Отряд Primates. Приматы
Семейство Hominidae. Люди
Род *Homo sapiens* Linnaeus. Человек разумный

Существует как естественная (филогенетическая), так и искусственная классификации.

Естественная классификация базируется на сумме признаков, стремится к установлению родственных взаимоотношений организмов.

Искусственная – основана на отдельно взятых морфологических признаках (споры и пыльца, листья и стволы классифицируются по-разному).

Международная стратиграфическая (геохронологическая) шкала

Окаменелости приурочены к определенным стратиграфическим подразделениям (системам, отделам, ярусам) – толщам горных пород, накопившимся в определенные отрезки времени. В XIX веке была создана Международная стратиграфическая (геохронологическая) шкала, в которой объединены эти два аспекта. Основой для построения этой шкалы послужил палеонтологический метод.

Стратиграфические подразделения:	Геохронологические подразделения:
1. Акротема	1. Акрон
2. Эонотема	2. Эон
3. Эратема	3. Эра
4. Система	4. Период
5. Отдел	5. Эпоха
6. Ярус Раздел	6. Век
7. Хронозона	7. Фаза
8. Звено	8. Пора
9. Ступень	9. Термохрон-криохрон

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

В органическом мире Земли выделяют два Надцарства – *Прокариоты* (ядро в клетке отсутствует) и *Эукариоты* (ядерные организмы). *Прокариоты* включают Царства: Вирусы, Бактерии, Цианобионты. *Эукариоты* включают Царства: Phyta (Растения), Fungi (Грибы), Zoa (Животные).

Надцарство Procariota. Доядерные организмы

К Надцарству Прокариот относят одноклеточные и многоклеточные организмы без обособленного ядра. Выделяют Царства: *Вирусы*, *Бактерии* и *Цианобионты.* Появились прокариоты в архее, примерно 3,8 млрд лет назад. С этого момента можно считать появление биосферы на нашей планете. Наиболее важное геологическое значение имеет Царство Цианобионтов.

Царство Cyanobionta. Цианобионты

Цианобионты появились в архейском акроне, живут в наше время. Это первые организмы в истории Земли, продуцирующие свободный кислород. Известь выделяющие формы образуют *строматолиты и онколиты*.

Строматолиты – прикрепленные постройки (пластообразные, желваковые, столбчатые) слоистого строения, продукты жизнедеятельности цианобионтов (рис. 1).

Онколиты – круглые желвачки концентрически-слоистого строения, образовавшиеся в подвижной водной среде, вероятно в литорали, при участии обволакивающих цианобионтов.

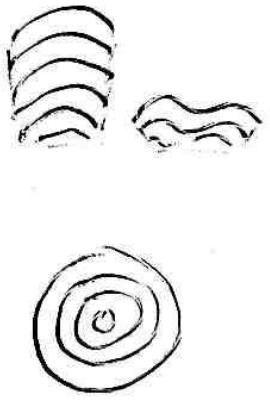


Рис. 1. Строматолиты и онколиты

Надцарство Eucaryota. Ядерные организмы
Царство Phyta. Растения (Протерозой – ныне)

К растениям относятся одноклеточные и многоклеточные организмы, имеющие *автотрофное* питание, ведущие неподвижный образ жизни, обладающие верхушечным ростом.

Ископаемые растения изучаются в разделе палеонтологии – *палеоботаника*. В Царстве растений выделяют два Подцарства: низших и высших растений.

Подцарство Thallophyta. Низшие растения

К низшим растениям относят водоросли: зеленые, диатомовые, золотистые, динофитовые, бурые, красные, харовые, краткая характеристика которых приведена в табл. 1.

Водоросли – это одноклеточные и многоклеточные организмы, которые живут в воде и в почве. Они имеют единое тело, не разделенное на корень стебель и листья. Размеры водорослей могут быть разные – от микроскопических до многометровых (достигают 60 м). Все водоросли содержат хлорофилл, т. е. являются фотосинтезирующими, а также имеют окрашивающие пигменты (с ними часто связано разделение водорослей на отделы – бурые, золотистые, зеленые, красные).

Подцарство Telomophyta. Высшие растения

Высшие растения отличаются от водорослей наличием дифференциации растений на органы (корень, стебель, листья), которые состоят из разнообразных тканей (проводящих, покровных, механических, основных).

Классификация высших растений в данном учебном пособии дана в соответствии с системой, предложенной С.В. Мейном, – по способу размножения растений.

Среди высших растений выделяют пять отделов: Bryophyta, Propteridophyta, Pteridophyta, Pinophyta (табл. 2), Magnoliophyta.

Таблица 1

Подцарство Thallophyta. Низшие растения

Отдел	Состав	Место обитания	Значение	Внешний вид
Красные (багряные) PR-Q	Карбонатный	Море (до 270 м), редко пресноводные	Образуют известняки	
Зеленые PR-Q	Хитиновый	Пресноводные, морские, в почве	Образуют горючие сланцы-кукерситы; предки высших растений (?)	род *Gloeocapsomorpha*
Динофитовые S-Q	Целлюлозный, пропитан известью или кремнеземом	Море, редко пресноводные	Стратиграфическое MZ-KZ, палеоклиматическое	
Харовые S_2-Q	Карбонатный	Пресные водоемы, опресненные лагуны	Образуют харовый туф, хароцит	
Золотистые – кокколитофориды T-Q	Карбонатный	Пресноводные, морские	Образуют 90 % писчего мела	
Диатомовые K-Q	Кремнистый	Пресноводные, морские, почва	Образуют диатомиты, трепелы, опоки	
Бурые ~~P~~-Q	Каротиноидный (желто-бурый пигмент фукоксантин)	Море, редко в пресных бассейнах	–	род *Laminaria* (морская капуста) род *Sargassum* (Саргассово море)

Таблица 2

Подцарство Telomophyta. Высшие растения

Отдел	Класс	Порядок	Род
Propteridophyta (Риниофиты (Псилофиты)) S-D	–		*Rhynia* D_1, *Sawdonia* D
Pteridophyta. Птеридофиты D-Q	Lycopodiopsida. Плауновидные D-Q	Lepidodendrales. Лепидодендроновые C-P-T_1	*Lepidodendron* C-P, *Sigillaria* C, *Angarodendron* $C_{1–2}$, *Knorria* C-P, *Stigmaria* C-P
	Equisetopsida. Членистостебельные, Хвощеподобные D_3-Q	Equisetales. Хвощовые (травянистые) C-Q	*Equisetum* Q, *Phyllotheca* C-P
		Calamitales. Каламитовые (древесные) C-P	*Calamites* C-P, *Paracalamites* C-P, *Annularia* C-P
	Polypodiopsida. Споровые папоротники D_2-Q	–	*Pecopteris* C-P, *Cladophlebis* J-K, *Coniopteris* J-K, *Sphenopteris* C-P
Pinophyta, Gymnospermae. Голосеменные D_3-Q	Pteridospermidae. Семенные папоротники C-P		*Callipteris* C-P, *Gondwanidium* C-P, *Angaropteridium* C-P, *Neuropteris* C-P, *Angaridium* C_2-P_1
	Cordaitales. Кордаитовые C-P		*Cordaites* C-P, *Artizia* C-P
	Coniferales. Хвойные C_2-Q		*Taxodium* K-KZ, *Taxodium distichum* P_3
	Ginkgoales. Гинкговые MZ-KZ		*Ginkgo sibirica* J-K, *Ginkgo biloba Q*
	Czekanowskiales. Чекановскиевые MZ		*Phoenicopsis* J-K, *Czekanowskia* J-K
	Bennettitales. Беннеттитовые T_2-K		*Pterophyllum* T_2-K
	Cycadales. Цикадовые MZ-KZ		*Nilssonia* MZ

Отдел Propteridophyta. Проптеридофиты (Rhyniophyta. Риниофиты (Псилофиты)) S-D

Проптеридофиты – первые наиболее примитивные высшие наземные растения. Некрупные растения, имели вид кустарников высотой до 70 см, у которых не было настоящих корней и листьев. Функцию корней выполняли подземные побеги. У некоторых проптеридофитов были шиповидные выросты. Несмотря на свою примитивность, это были настоящие наземные растения, что доказано наличием особых клеток «устьиц», осуществлявших дыхание атмосферным воздухом. Функцию фотосинтеза выполняли их шиповидные выросты и зеленые части побегов. Размножение происходило при помощи спор, располагавшихся в спорангиях.

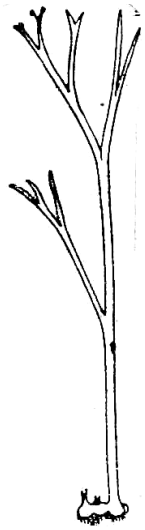


Рис. 2. Род Rhynia D_1

Род *Rhynia* D_1

Гладкие побеги с толстым стеблем, дихотомируют на две более тонкие оси. На концах побегов находятся вытянутые *спорангии* (рис. 2).

Род *Sawdonia* D

Побеги ветвящиеся, дихотомирующие, густо покрыты шипами. В средней части побегов латерально расположены спорангии (рис. 3).

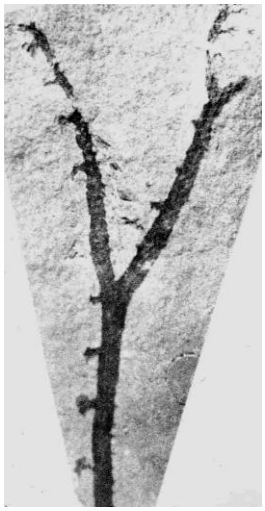


Рис. 3. Род Sawdonia D

Условия обитания. Проптеридофиты росли в мелководных прибрежных участках водоемов, т. е. частично находились в воде.

Геологическое распространение и значение. Проптеридофиты произошли от зеленых водорослей, вышли на сушу в начале силурийского периода и вымерли в конце девона, достигнув расцвета в раннем-среднем девоне. Имеют большое значение для стратиграфии силура–девона.

Проптеридофиты позволяют реконструировать физико-географическую обстановку силура–девона.

Скопления побегов образовывали так называемые барзасские угли и обнаружены в девонских отложениях Кузбасса.

Отдел Pteridophyta. Птеридофиты D-Q

Птеридофиты объединяют споровые растения. Среди ископаемых известны древесные и травянистые, среди современных остались только травянистые.

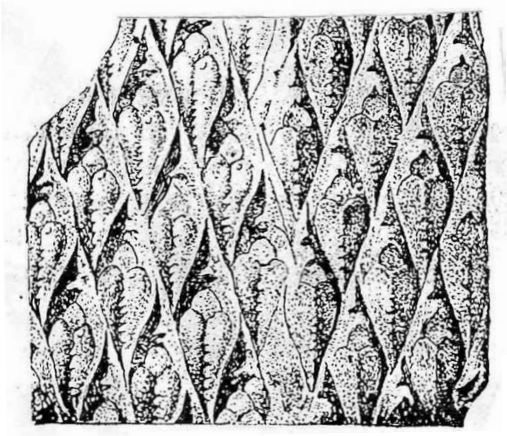
Класс Lycopodiopsida. Плауновидные D-Q

К этому классу относятся немногочисленные современные плауны, которые являются только травянистыми растениями (роды Lycopodium и Selaginella). Ниже подробно рассмотрим ископаемые древесные растения, наиболее важные для геологических исследований.

Порядок Lepidodendrales. Лепидодендроновые C-P-T_1

Вымершие крупные деревья до 40 м в высоту и 2 м в обхвате, не имевшие настоящих корней, функцию которых выполняли подземные части ствола – *стигмарии*. Листоподобные образования – *филлоиды* – располагались на стволе и по мере роста растения отпадали, оставляя листовой след (листовые подушки) и образуя чешуйчатый рельеф, отсюда название – «чешуедревы» (лат. *lepas* – чешуйка). Репродуктивные органы – *стробилы* – представляют собой шишки, расположенные на концах ветвей. По спирали в стробилах сидят *спорофиллы*, где находятся *спорангии* – вместилища спор. Споры лепидофитов треугольные, гладкие. Разделения на роды проведено по различному типу листовой подушки.

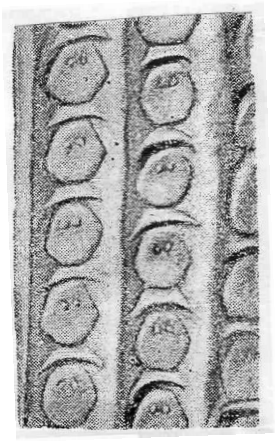
Род *Lepidodendron* C-P



Крупные деревья с ветвящейся кроной. Листья ланцетные.

Ствол и ветки покрыты ромбическими листовыми подушками (филлоидами) удлиненно-ромбической формы, расположенные по спирали (рис. 4).

Рис. 4. Род Lepidodendron C-P



Род *Sigillaria* С

Крупные деревья с ветвящимися и неветвящимися стволами.

Листовые подушки шестиугольные или овальные, располагаются вертикальными рядами (рис. 5). Сигиллярию называют «печатное дерево».

Рис. 5. Род Sigillaria С

Род *Angarodendron* $С_{1–2}$

Ствол не ветвящийся, диаметром до 10 см. Листовые подушки мелкие, от поперечно-ромбических до линзовидных (рис. 6).

В ископаемом состоянии внешний слой коры лепидодендроновых сохранялся не всегда. За счет распада коры деревьев, может даже и в прижизненном положении, обнажаются внутренние слои. Разным типам сохранности даются свои родовые названия.

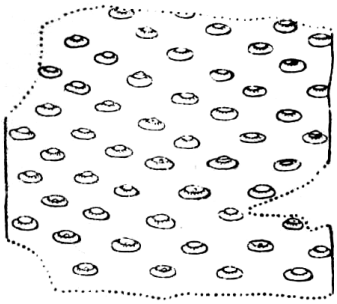


Рис. 6. Род Angarodendron $С_{1–2}$

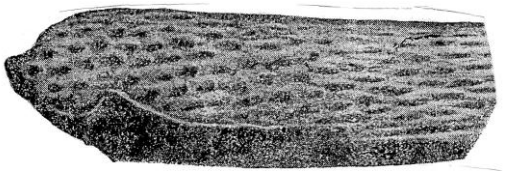


Рис. 7. Род Knorria С

Род *Knorria* С

Представляет собой форму сохранности лепидодендроновых. На месте листовых подушек видны выпуклые рубцы, разрушены более глубокие слои коры (рис. 7).

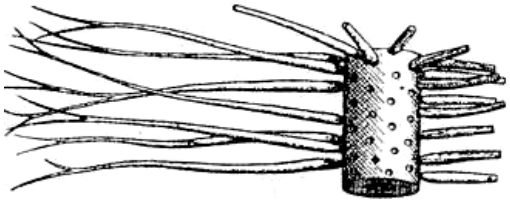


Рис. 8. Род Stigmaria С-Р

Род *Stigmaria* С-Р

Корневидные отростки лепидодендроновых. Служили для прикрепления ствола. Имели отростки (*стигмы*), наподобие волосков, которые осуществляли функцию питания. Отпадая, оставляли след в виде ямки (рис. 8).

Условия обитания. Современные плауновидные, представленные исключительно травянистыми растениями, широко распространенные в тропиках, но известны в умеренных и холодных зонах. Вымершие древесные лепидодендроновые растения обитали в условиях жаркого и влажного климата. Они росли в заболоченных участках рек или прибрежных аккумулятивных равнин экваториальных морей, образуя мангровые заросли. Стволы тропических лепидодендроновых были одной из основных групп для угленакопления в карбоне.

Геологическое распространение и значение. Лепидофиты имеют огромное значение для стратиграфии карбон-пермских отложений и восстановления континентальных условий осадконакопления, важны как основные углеобразователи. Появились в девоне от проптеридофитов, а их расцвет приходится на каменноугольный период. Лепидодендроновые вымерли главным образом в конце пермского периода. Исключением является род Pleuromeia, просуществовавший до середины триаса.

Класс Equisetopsida. Членистостебельные, Хвощовые D_3-Q

Особенность этих растений заключена в членистости стебля, что и обусловило название – членистостебельные: членики называются *междоузлиями,* места сочленения – *узлами*. Стебли у членистостебельных прямостоячие. Наружная поверхность стебля чаще гофрированная за счет продольных ребер. Ветви и листья собраны в мутовки, прикрепляются к узлам. Такой тип крепления называется *мутовчатым.* Листья по форме клиновидные, ланцетные от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров в длину. Листья иногда вытянуты вверх по направлению к верхушке, иногда расходятся по радиусу от стебля, образуя розетку. В классе выделяют несколько порядков, рассмотрим два из них.

Порядок Equisetales. Хвощовые (травянистые) C-Q

К этому порядку относят травянистые и кустарниковые многолетние растения, высота которых не более 1 м, а толщина до 15 мм.

Род *Equisetum* MZ-KZ

Единственный современный род, включает в себя до 32 видов. Обитатель северных и умеренных зон. Это травянистое многолетнее растение высотой до 1 м и толщиной стебля 1–15 мм (рис. 9).

Рис. 9. Род Equisetum Q

Род *Phyllotheca* С-Р

Листья линейные, расположены под острым углом к стеблю. В нижней части срастаются, образуя чашечку. Верхние части листьев линейные, иногда отгибаются (рис. 10).

Рис. 10. Род Phyllotheca С-Р

Порядок Calamitales. Каламитовые (древесные) С-Р

Каламитовые – вымершие древесные растения колоннообразной формы с размерами ствола от мелких до крупных форм и высотой ствола 20–30 м, полые внутри. Листья каламитовых были ланцетными, линейными и располагались так же, как и у травянистых – мутовчато.

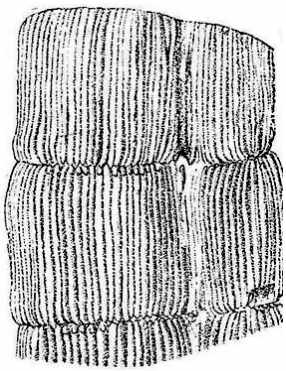


Рис. 11. Род Calamites С-Р

Род *Calamites* С-Р

Слепок ствола представлен продольными углублениями – отпечатками древесины. Ребра в соседних междоузлиях *чередуются* в узлах. Стволы достигали в диаметре 40 см, высоты 20 м (рис. 11).

Род *Paracalamites* С-Р

Слепок стебля с ребристой поверхностью, где ребра в соседних междоузлиях *противопоставлены* (рис. 12).

Рис. 12. Род Paracalamites С-Р

Род *Annularia* C-P

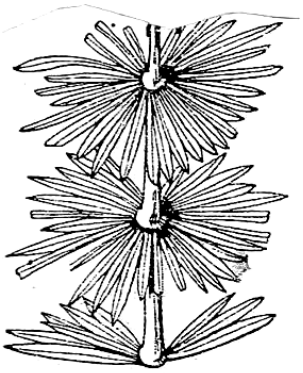


Рис. 13. Род Annularia C-P

Листья каламитовых. Мутовчатое расположение вокруг стебля. Форма листа ланцетная, имеется одна жилка (рис. 13).

Условия обитания. Современные членистостебельные распространены в основном в северной умеренной зоне, встречаются и в субтропиках. Ископаемые травянистые обитали в схожих обстановках. Каламитовые были индикаторами тропиков и субтропиков и росли в непосредственной близости от водоемов.

Геологическое распространение и значение. Среди членистостебельных для расчленения континентальных отложений верхнего палеозоя особенно важны каламитовые (древесные). Они хорошо известны из континентальных отложений карбона и перми Ангариды и Гондваны. Наряду с лепидодендроновыми, в карбоне–перми являлись активными углеобразователями. До настоящего времени дожили только травянистые формы.

Класс Polypodiopsida. Споровые папоротники D_2-Q

Группа споровых папоротников известна как в ископаемом состоянии, так и в современной флоре. Современные папоротники представлены в основном травянистыми, реже древовидными формами с высокими стволами, которые характерны для тропических зон.

Рассеченный лист папоротника называется *вайя.* Длина листьев до 30 м. По форме вайи разнообразные. Осевая часть вайи называется *рахис*. По бокам рахиса расположены *перья*. У дваждыперистых вай от главного рахиса отходят вторичные оси, к которым прикрепляются *сегменты,* или *перышки*. По форме перышки бывают разнообразные. При описании родов папоротников используются следующие морфологические признаки: форма вайи, форма и края перышек, тип прикрепления и тип жилкования перышек.

Форма вайи бывает простая, с одним рахисом (единождыперистая) и сложная – дваждыперистая, триждыперистая и т. д.

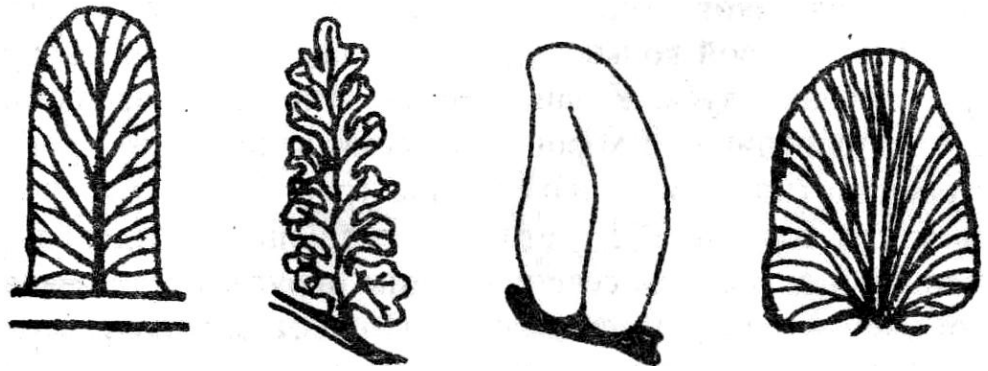
Форма перышек (сегментов) может быть округлая, овально-удлиненная с параллельными краями (округленная или приостренная), языковидная.

Края перышек – ровные, волнистые или сложно-рассеченные.

Типы прикрепления сегментов к рахису – пекоптеридное, сфеноптеридное, невроптеридное, при помощи шипа. *Пекоптеридным* называют прикрепление, когда сегмент сидит всем основанием (рис. 14, *а*).

Сфеноптеридное прикрепление осуществляется клиновидным основанием (рис. 14, *б*). *Невроптеридным* называется крепление перышка (сегмента) небольшим участком основания (14, *в*). Некоторые перышки (сегменты) крепятся коротким *шипом*, отходящим от рахиса (рис. 21).

Типы жилкования – перистое (от срединной жилки отходят ветвящиеся боковые), *веерное* (дихотомически ветвящиеся жилки верно отходят от основания перышка), *невроптеридное* (нижние жилки расходятся из точки крепления сегмента, надстраиваются следующими, создавая подобие срединной жилки, рис. 22).



а *б* *в* *г*

Рис. 14. Типы перышков папоротников (Л.В. Глухова, 2002)

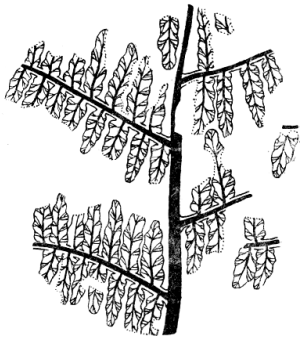


Рис. 15. Pecopteris leninskiensis P_3

Род Pecopteris C-P

Вайя сложноперистая. Перышки овально-удлиненные, края цельные или разделенные на лопасти. Тип крепления пекоптеридный. Жилкование перистое, с отчетливой срединной жилкой, боковые жилки могут дихотомировать несколько раз (рис. 15).

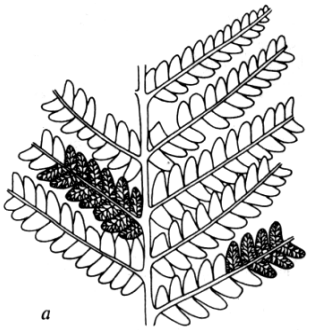


Рис. 16. Род Cladophlebis J-K

Род Cladophlebis J-K

Вайя сложноперистая. Перышки с серповидной изогнутостью, на концах округленные или заостренные. Прикрепление пекоптеридное. Жилкование перистое, на концах перышков – веерное (рис. 16).

Рис. 17. Род Sphenopteris C-P

Род *Sphenopteris* C-P

Вайя сложноперистая. Перышки со сфеноптеридным креплением с цельными или сильнорассеченными краями. Жилкование перистое или веерное (рис. 17).

Рис. 18. Род Coniopteris J-K

Род *Coniopteris* J-K

Вайя дважды- или триждыперистая. Перышки сфеноптеридные, надрезаны на лопасти, сильнорассеченные (рис. 18).

Условия обитания. Современные папоротники широко расселились в тропических зонах с высокой влажностью. Большого разнообразия достигли в юго-восточной Азии, где встречаются древовидные формы. Во влажных лесах умеренных зон обитают травянистые формы. Ископаемые формы произрастали во влажных лесах умеренных, но преимущественно тропических широт.

Геологическое распространение и значение. Споровые папоротники произошли от проптеридофит в среднем девоне. Многочисленными они становятся в карбоне и в мезозое, дожили до настоящего времени. Они принимали участие в углеобразовании, важны для стратиграфии верхнепалеозойских и мезозойских континентальных отложений и имеют большое значение для палеогеографии.

Отдел Pinophyta, или Gymnospermae. Голосеменные D_3-Q

Голосеменные отличаются от птеридофитов (споровых растений) появлением семени – измененных спорангиев, заключенных в специализированную оболочку. Голосеменные внешне характеризуются дифференциацией на стебель и листья. Среди голосеменных наибольшее распространение имеют древовидные формы.

Порядок Pteridospermidae. Семенные папоротники C-P

Вымершие древесные и травянистые растения. В ископаемом состоянии часто встречаются листья. Вайи схожи с вайями споровых папоротников. Это были теплолюбивые тропические формы.

Рис. 19. Род Callipteris С-Р

Род *Callipteris* С-Р

Вайя сложноперистая. Перья линейные, с параллельными краями, суживающимися к верхушке. Перышки разного типа: цельные и рассеченные на лопасти. К рахису прикреплены под углом 60–80°, жилкование перистое (рис. 19).

Род *Gondwanidium* С-Р

Вайя простоперистая, вытянуто-овальных очертаний. К верхушке и основанию вайи перышки уменьшаются. Перышки полуокруглые, овальные, языковидные с цельным или лопастным краем. Жилкование веерное или со срединной жилкой (рис. 20).

Рис. 20. Род Gondwanidium С-Р

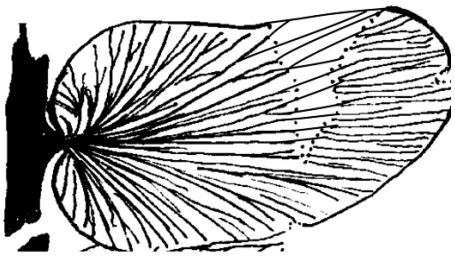


Рис. 21. Род Angaropteridium С-Р

Род *Angaropteridium* С-Р

Вайя простоперистая. Перышки округлой, овальной или яйцевидной формы, иногда с развитыми ушками. К рахису прикрепляются черешком. Жилкование веерное (рис. 21).

Рис. 22. Род Neuropteris С-Р

Род *Neuropteris* С-Р

Вайя сложноперистая, мелкая или крупная, до 2–3 м в длину. Перышки разных размеров, невроптеридного облика, перетянутые в основании, языковидной формы, прямые или слегка серповидно изогнуты. Прикрепляются перышки небольшим черешком. От срединной жилки идут боковые жилки, дугообразно изгибаясь, иногда дихотомируют (рис. 22).

Род *Angaridium* C_2-P_1

Вайя простоперистая или дважды-перистая, напоминающая перья, в очертании удлиненная. Перышки чередуются или попарно сближены, форма близка к ромбической. Перышки рассечены на лопасти. Жилкование перистое, со срединной жилкой. Боковые жилки многократно дихотомируют (рис. 23).

Рис. 23. Род Angaridium C_2-P_1

Условия обитания. Птеридоспермиды в позднем палеозое были широко распространены в основном во влажных тропических лесах и в умеренной зоне.

Геологическое распространение и значение. Первые птеридоспермиды появились в раннем карбоне. Имеют стратиграфическое значение для расчленения и корреляции верхнепалеозойских отложений. Важны для палеогеографической реконструкции континентальных отложений. Птеридоспермиды являлись важными углеобразователями в позднем палеозое.

Порядок Cordaitales. Кордаитовые C-P

Рис. 24. Род Cordaites C-P

Вымершие крупные деревья до 30 м в высоту, ветвящиеся в верхней части. Наряду с древовидными формами могли быть и кустарниковыми, и низкорослыми деревьями.

Чаще в ископаемом состоянии встречаются листья кордаитовых. По форме листья довольно простые ланцетовидной, линейной, лентовидной формы. Длина листьев колеблется от 1 до 100 см, ширина – от 1 до 15 см. Основание листьев узкое оттянутое. Жилкование листьев простое: параллельное у линейно вытянутых форм, веерное – у расширяющихся форм.

Род *Cordaites* C-P

Листья овальной, ланцетной формы. Жилкование параллельное или веерное. Род известен из разных климатических зон (рис. 24).

Род *Artizia* C-P

Слепок ствола кордаитовых. Представляет собой сердцевину, разбитую поперечными пережимами. Напоминают стопку монет.

Условия обитания. Кордаиты широко расселились в позднем палеозое. Большинство из них обитало на возвышенных участках, но также они произрастали и в низменных прибрежно-морских участках тропической зоны, где образовывали мангровые леса. Особенно широко кордаитовые были распространены в северном умеренном поясе, где образовывали «кордаитовую тайгу».

Геологическое распространение и значение. Первые кордаитовые известны из отложений нижнего карбона. В тропической зоне обитали в основном в карбоне, а на Ангариде – в перми. Большое значение играют для стратиграфии континентальных отложений карбона–перми. Важны для палеогеографических реконструкций континентальных отложений. Важную роль играли в углеобразовании (каменные угли Кузбасса сложены кордаитовыми).

Порядок Coniferales. Хвойные C_2-Q

Рис. 25. Род Taxodium K-KZ
Болотный кипарис

В основном это древесные растения: сосна, пихта, ель, лиственница, таксодиум (рис. 25). В современной растительности встречаются гиганты (секвойи 112 м с диаметром ствола 11 м) и карликовые хвойные с тонким стелющимся стеблем. В ископаемом состоянии часто встречается хвоя – листья хвойных. Они бывают шиловидные, чешуевидные, узкие уплощенные, широкие. *Шиловидные* листья с широким основанием расположены по спирали. Характерны для самых древних хвойных, но имеются и у современных форм. *Чешуевидные* листья прижаты к стеблю. Узкие уплощенные и более широкие листья имеют параллельные жилки. Размер листьев разнообразный: от мелких до 45 см длины (у болотной сосны) и 9 см в ширину.

Строение стебля схоже со строением кордаитовых. Кора и стебель хвойных имеет хорошую способность к фоссилизации, углефикации. Продукт жизнедеятельности хвойных – смола (янтарь), широко распространена в палеогеновых отложениях.

***Taxodium distichum* Heer Ꝑ$_3$**

Листья узкие, плоские с одной жилкой, 1–3 см в длину. Хвоя расположена на стебле перисто в одной плоскости (рис. 26).

Рис. 26. Taxodium distichum Heer Ꝑ$_3$

Условия обитания. Обитают хвойные растения в широтах умеренного и холодного климата. В геологическом прошлом хвойные растения с игольчатым обликом листьев обитали в засушливых областях, а с уплощенными и широкими – произрастали в умеренном и холодном климате.

Геологическое распространение и значение. Хвойные произошли от кордаитовых в среднем карбоне. Расцвета достигли в юре–мелу. Многочисленны в палеогене–неогене. В голоцене составляют подавляющую часть среди голосеменных (270 видов). Активно участвовали в образовании каменных углей (C, J) и бурых углей (Ꝑ). Многочисленны в современной растительности.

Порядок Ginkgoales. Гинкговые MZ-KZ

Вымирающие древовидные крупные растения высотой до 40 м и до 3 м в диаметре, с богатой кроной. В ископаемом состоянии широко известны листья. Они бывают *черешковые* и *бесчерешковые*. У черешковых есть упругий черешок длиной до 10 см и листовая пластинка. Лист широкотреугольный, веерoвидный или округлый, рассечен на две или более лопасти. Для листа характерно дихотомическое веерное жилкование. Листья линейно вытянутые, рассечены на доли.

***Ginkgo biloba* Linnaeus Q**

Листья черешковые. Листовая пластинка с волнистым или выемчатым краем, ширококлиновидные. Ветви отходят от ствола под прямым углом, образуя мутовчатое строение. Реликт современной флоры (рис. 27).

Рис. 27. Ginkgo biloba Linnaeus Q – реликт современной флоры

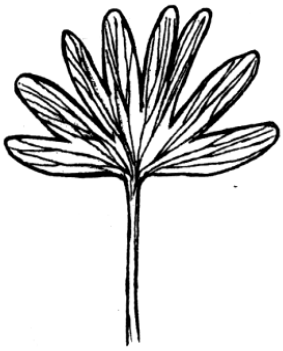


Рис. 28. Ginkgo sibirica Heer J

***Ginkgo sibirica* Heer J**

Листья веерообразные, с выемчатым краем, черешковые, рассечены на лопасти. Жилкование веерное, дихотомическое (рис. 28).

Условия обитания. Современные гинкговые имеют ограниченное распространение. В настоящее время они произрастают на юго-востоке Китая в субтропиках, культивируются в ботанических садах. В мезозое были широко распространены в лесах умеренной климатической зоны с теплым и влажным климатом.

Геологическое распространение и значение. Появились гинкговые в перми, в мезозое увеличивается разнообразие форм, особенно в северном полушарии. Расцвет гинкговых приходится на юрский период. Большинство представителей гинкговых вымерли в конце мезозоя. До настоящего времени дожил один вид – *Ginkgo biloba* Linnaeus, ареал распространения которого расположен на небольшой территории на юго-востоке Китая.

Гинкговые имеют значение для стратиграфического расчленения юрских и меловых отложений, а также для палеогеографических реконструкций. В мезозое они наряду с другими растениями являлись углеобразователями.

Порядок Czekanowskiales. Чекановскиевые MZ

Вымершие древовидные растения. В ископаемом состоянии встречаются вильчатые игловидные листья. Обитали в теплом и влажном климате.

Род *Phoenicopsis* J-K

Листья, собранные в пучок, были линейными, с тупой, иногда зубчатой верхушкой, параллельным жилкованием и крепились на побеге (рис. 29).

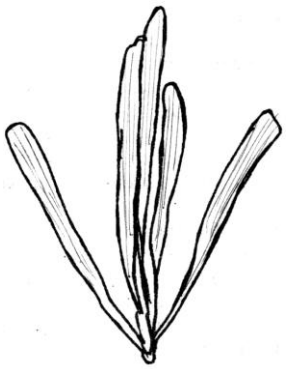


Рис. 29. Род Phoenicopsis J-K

Род *Czekanowskia* J-K

Листья очень тонкие, игловидные, дихотомирующие, с одной жилкой, собраны в пучок, крепятся на побеге (рис. 30).

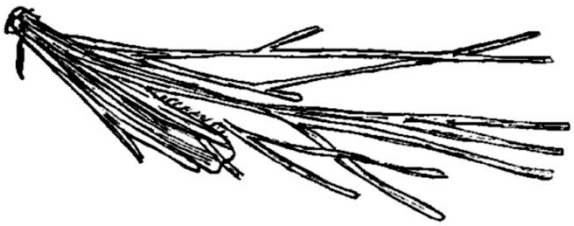


Рис. 30. Род Czekanowskia J-K

Условия обитания. Произрастали в лесах умеренной климатической зоны с теплым и влажным климатом.

Геологическое распространение и значение. Геохронологическое распространение чекановскиевых ограничено мезозойской эрой, это определяет их стратиграфическое значение (для расчленения и региональной корреляции). Зная условия их произрастания, можно с большей вероятностью восстановить климат, количество осадков, рельеф, т. е. палеогеографию. Кроме того, чекановскиевые, наряду с другими голосеменными растениями, принимали участие в накоплении бурых углей мезозойской эры.

Порядок Bennettitales. Беннеттитовые T_2-K

Вымершие, внешне схожие с современными цикадовыми. Это были невысокие деревья, имели ствол диаметром до 60 см, погруженный в почву. Листья похожи на папоротниковые и пальмовые. Листья крупные, перистые, выходили из верхушки ствола. По форме листья были ланцетные, размером от 10 до 50 см. Жилкование перистое, параллельное, веерное или сетчатое.

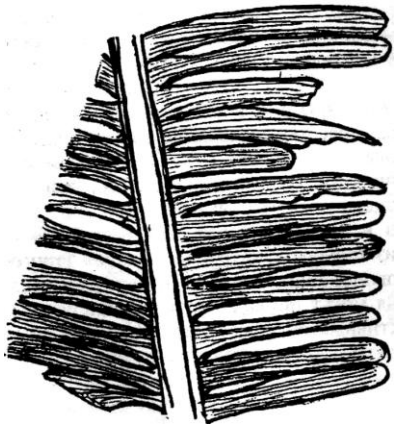


Рис. 31. Род Pterophyllum T_2-K

Род *Pterophyllum* T_2-K

Листья перистые, с линейными сегментами, прикрепленными к рахису. Жилкование параллельное (рис. 31).

Порядок Cycadalts. Цикадовые MZ-KZ

В современной флоре цикадовые представлены малочисленной группой. Отличаются от беннеттитовых устойством органов размножения.

Род *Nilssonia* MZ

Листья ланцетовидной формы, расширяющиеся к основанию. Край листа цельный, иногда рассеченный на сегменты. Жилки в сегментах параллельные, отходят от рахиса под прямым углом (рис. 32).

Рис. 32. Род Nilssonia MZ

Условия обитания. Современные цикадовые и ископаемые беннеттитовые – обитатели тропиков и субтропиков. Ископаемые цикадовые обитали также и в умеренной зоне, их находят на всех материках.

Геологическое распространение и значение. Появились беннетитовые и цикадовые в триасе, расцвета достигают в юре и раннем мелу. В конце мела разнообразие уменьшается, доживают до настоящего времени только цикадовые (девять родов пальм).

Большое значение имеют для стратиграфического расчленения континентальных отложений мезозоя; палеогеографическое – для восстановления физико-географических условий произрастания в субтропиках, тропико-экваториальной зоне. В меньшей степени имели значение в углеобразовании юры и мела.

Отдел Magnoliophyta. Покрытосеменные K-Q

Покрытосеменные – самые высокоорганизованные семенные растения. У них появляется новое образование – цветок. Они бесконечно разнообразны – древовидные, кустарниковые, травянистые, лианоподобные, эпифиты. Это вечнозеленые или листопадные деревья высотой до 50 м, лианы, кустарники, травы. Форма листьев чрезвычайно разнообразна: от колючек до широких пластин. Жилкование и расположение листа на стебле также многообразно.

Эволюция цветковых растений тесно связана с насекомыми, играющими важнейшую роль в опылении, и травоядными млекопитающими. Покрытосеменные, вероятно, являются потомками беннеттитовых.

Класс *Monocotyledones.* Однодольные K-Q

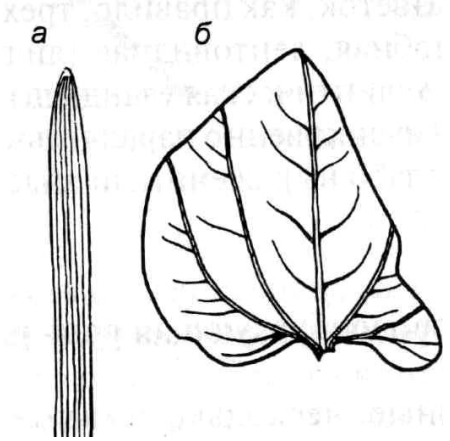


Рис. 33. Листья однодольных:
а – с параллельным,
б – с дугонервным жилкованием

Для них характерны одна семядоля и листья с *параллельным* или *дугонервным* жилкованием. Форма листа вытянутая, кинжалоподобная, лентовидная (рис. 33). Они представлены преимущественно травянистыми растениями (злаки, водные и болотные формы), реже кустарниковыми и древовидными (пальмы).

Класс *Dicotyledones.* Двудольные K-Q

Рис. 34. Лист двудольного, Acer trilobatum (Sternb.) A.Br. ~~P~~$_2$-N

Преобладающими признаками являются две семядоли в семязачатке и *сетчатое* жилкование листьев. Листья простые и сложные, состоящие из одной или нескольких пластин. К ним относятся травы, кустарники, лианы и деревья (рис. 34).

Условия обитания. Встречаются на всех широтах в самых разнообразных условиях.

Геологическое распространение и значение. Появились в конце раннего мела. В позднем мелу увеличивается разнообразие. В палеогене и неогене большинство остатков листьев определяются в составе современных родов. В современной флоре цветковые растения составляют подавляющее большинство. Покрытосеменные принимают участие в образовании торфа и бурых углей.

Тест по палеоботанике

1. Белый писчий мел на 90 % сложен водорослями:
   а) динофитовыми; б) бурыми; в) харовыми; г) золотистыми.
2. Первые наземные растения появились:
   а) в P; б) K; в) S; г) D.
3. Классификация растений С.В. Мейна основана:
   а) на разнообразии форм; б) делении на травянистые и древесные; в) способе размножения; г) климатических условиях обитания.
4. Геохронологическое распространение семенных папоротников:
   а) P-T; б) C-P; в) S-D; г) D-Q.
5. Проптеридофиты размножались с помощью:
   а) семян; б) цветков; в) спор; г) почкованием.
6. Основные углеобразователи каменноугольного периода:
   а) Propteridophyta; б) Magnoliophyta; в) Lycopodiopsida; г) Coniferales.

7. Корнеподобные части ствола лепидодендроновых называют:
   а) артизии; б) стробилы; в) стигмарии; г) спорангии.
8. Цветковые растения появились на Земле:
   а) в S; б) D; в) T; г) K.
9. Реликтом современной флоры можно считать:
   а) пальмовые; б) хвощеподобные; в) гинкговые; г) хвойные.
10. Назовите мезозойский папоротник:
   а) *Sphenopteris*; б) *Cladophlebis*; в) *Pecopteris*; г) *Gondwanidium.*

Царство Zoa (Animalia). Животные (Протерозой – современность)

К животным относятся одноклеточные и многоклеточные организмы, питающиеся как растительной, так и животной пищей (*гетеротрофы*). Исключение среди последних составляют одноклеточные простейшие, которые могут быть автотрофами.

Подцарство Protozoa. Простейшие, или Одноклеточные

Одноклеточные, или простейшие организмы имеют размеры тела от 0,1–1,0 мм до гигантских форм, достигающих в диаметре до 100 и даже 160 мм. Тело простейших состоит из протоплазмы и ядра (или нескольких ядер) и заключено в тонкую эластичную оболочку или лишено ее. Большинство одноклеточных имеют скелет, выделяемый протоплазмой.

Тип Sarcodina. Саркодовые Є-Q

(греч. *sarcos* – мясо)

Это морские (80 %) и пресноводные организмы (амеба). Передвигаются и захватывают пищу с помощью ложноножек, или псевдоподий. Многие строят раковину и поэтому сохраняются в ископаемом состоянии. В типе выделяют четыре класса. Особое геологическое значение имеют фораминиферы и радиолярии, строящие минеральный скелет.

Класс Foraminifera. Фораминиферы Є-Q *(*лат. *foramen* – отверстие; *fero* – нести).

К фораминиферам относят саркодовых (до 25 тысяч видов), обладающих раковиной с одним или несколькими мелкими отверстиями (*форамен*), через которые выходит протоплазма в виде тончайших нитевидных *псевдоподий* (*ложноножек*). Псевдоподии фораминифер служат для захвата пищи, передвижения, у некоторых родов участвуют в создании раковины. Считается, что они несут дыхательную функцию, осуществляя газообмен клетки с внешней средой.

Рис. 36. Разнообразие форм раковин фораминифер

Строение скелета. Форма раковин фораминифер чрезвычайно разнообразна (рис. 36). Скелет бывает чаще *секреционно-известковый*, выделяемый протоплазмой, реже организм использует мельчайшие частички песка, слюды, кальцита, зерен кварца, спикул губок, цементируя их органическим веществом. Такой скелет называется *агглютинированным*.

Раковина фораминифер может быть сплошной или пористой, одно- и многокамерной, одно-, двух- и многорядной, спирально-плоскостной, спирально-конической или клубковидной.

Наиболее просты по строению однокамерные раковины правильной (род *Lagena*) или неправильной формы. Многокамерные раковины состоят из многочисленных камер, отделенных друг от друга перегородками – *септами* – и соединяющихся отверстиями, называемыми *апертуры*. Наиболее распространены спирально-плоскостные и спирально-конические формы. Раковина, у которой каждая последующая камера прилегает к предыдущей, называется *эволютной* (род *Rotalia*). Раковина, в которой все обороты закрыты последним, носит название *инволютной* (роды *Fusulina* $C_{2–3}$ и *Nummulites* ₽-N).

Среди фораминифер встречаются как мелкие (преимущественно планктонные – род *Globigerina*) формы – до 1 мм, так и крупные (бентосные, т. е. живущие на дне), до 10–160 мм (роды *Fusulina* $C_{2–3}$ и *Nummulites* ₽-N).

Систематика фораминифер основана на разнообразии строения раковин. В классе выделяют 14 отрядов, описание двух из них приводится ниже (табл. 3).

Отряд Fusulinida. Фузулиниды C-P

Раковины известковые, многокамерные, спирально-плоскостные, обычно инволютные, веретенообразные или шаровидные, с известковой пористой стенкой. Раковина разделена на камеры многочисленными перегородками – септами, которые у большинства фузулинид в нижней части образуют складки. У более развитых форм наблюдаются разнообразные дополнительные скелетные образования в виде валиков, уплотнений, складок. Названные элементы строения раковины изучаются в

ориентированных прозрачных шлифах, на внешней стороне раковины они не видны.

Отряд Nummulitida. Нуммулитиды K_2-Q

Раковины известковые, многокамерные, спирально-плоскостные или циклические, часто достигающие крупных размеров (до 120–160 мм), обычно 3–10 мм. Раковина, состоящая из ряда оборотов, имеет дисковидную, чечевицеобразную или монеткообразную форму. Стенки скелета пористые, но септы, спиральные валики, столбики пронизаны сложной системой каналов (рис. 37).

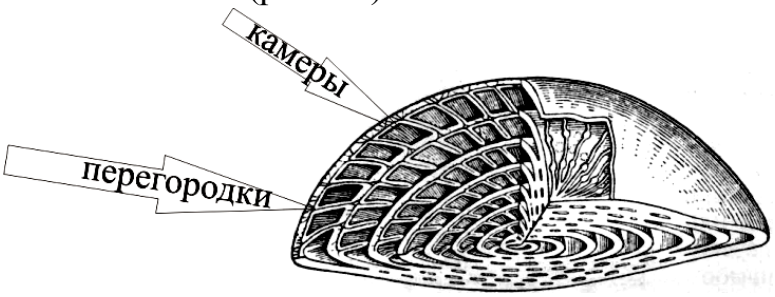
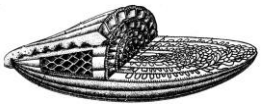
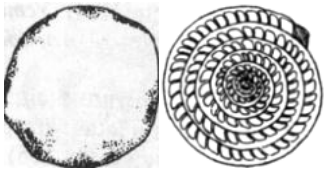


Рис. 37. Схема строения нуммулитид

Таблица 3

Класс Foraminifera. Фораминиферы Є-Q

Отряд	Род	Характеристика рода
Fusulinida. Фузулиниды C-P	*Fusulina* $C_{2–3}$ 	Раковина *секреционная*, известковая, спирально-плоскостная, *инволютная*, вытянута по оси навивания. Размер до 20 мм. Вели подвижный бентосный образ жизни
Nummulitida. Нуммулитиды K_2-Q	*Nummulites* ~~P~~ –N 	Раковина крупная (до 100 мм), монетковидной формы, секреционная, известковая, спирально-плоскостная, инволютная, сжатая по оси навивания. Являются гигантами среди фораминифер. Обитатели субтропических морей, ведут подвижный бентосный образ жизни

Образ жизни и условия обитания. Фораминиферы обитают в морях нормальной солености, очень редко встречаются в опресненных или осолоненных бассейнах и пресных водах. Большинство из них относятся к подвижному бентосу и характерны для шельфа (0–200 м). Все крупные фораминиферы – нуммулитиды и большая часть фузулинид – относятся к подвижному бентосу. Они заселяли обширные участки мелководных мо-

рей и океанов: в карбоне и перми – фузулиниды, в палеогене – нуммулитиды. Изредка встречаются на глубинах до 1000 м. Планктонные фораминиферы обитают преимущественно в верхних слоях морской воды тропического и субтропического поясов. Падая на дно, раковины планктонных фораминифер принимают существенное участие в образовании органогенных илов (глобигеринового и др.). Ниже глубины 4 000 м их известковые раковины растворяются под влиянием температуры и высокого давления.

Геологическое распространение. Фораминиферы встречаются в отложениях всех систем, начиная с кембрийской. В раннем палеозое (кембрий, ордовик, силур) они были представлены примитивными однокамерными агглютинированными и секреционно-известковыми формами, которые не играли значительной роли в формировании горных пород и не имели стратиграфического значения. В позднем палеозое (девон, карбон, пермь) фораминиферы достигли большого разнообразия. В карбоне и перми господствовали фузулиниды, раковины которых нередко слагают мощные толщи фузулиновых известняков.

Фузулиниды являются хорошими руководящими ископаемыми карбона и перми (роды *Fusulina* C_{2-3} и *Schwagerina* P_1). В мезозое были широко распространены разнообразные агглютинированные, особенно известковые многокамерные формы, среди которых большую роль играли роталииды и глобигериниды.

Геологическое значение. Фораминиферы имеют большое стратиграфическое значение для определения относительного возраста и корреляции слоев осадочных горных пород. Вымершие отряды (фузулиниды) помогают в определении возраста крупных стратиграфических подразделений (систем, отделов). Определение фораминифер до видов дает возможность датировать ярусы. Фораминиферы – это организмы, очень чутко реагирующие на любое изменение режима бассейна (температура, газовый режим, давление, соленость), поэтому в биостратиграфии по ним проведено зональное расчленение разрезов.

Фораминиферы имеют большое палеогеографическое значение. По фораминиферам проводят палеозоогеографические реконструкции, восстанавливают колебания климата прошлого, их используют как показатели глубин. Фораминиферы мелководной зоны имеют грубозернистую агглютинированную раковину, в глубоководных участках морского бассейна раковины тонкозернистые. Секреционно-известковые раковины появляются в более прогретых участках дна в тропической зоне до 4,5 км, глубже распространены только агглютинированные фораминиферы.

В позднемеловую эпоху роталииды, глобигериниды и в меньшей степени другие фораминиферы участвовали в формировании мощных толщ писчего мела.

Следует еще раз отметить, что главным составным элементом этих толщ были мельчайшие известковистые остатки фитопланктона – кокколитофориды. Глобигериновые илы и в настоящее время (в голоцене) накапливаются на огромных пространствах океанического дна в тропико-экваториальном поясе.

В палеогеновом периоде главными породообразующими организмами являлись нуммулитиды, раковинами которых сложены нуммулитовые известняки. Они используются как строительный материал (египетские пирамиды, фундаменты и стены домов в Симферополе, Севастополе и Бахчисарае).

Таким образом, класс фораминифер имеет большое значение как в стратиграфических, палеогеографических исследованиях, так и в породообразовании.

Класс Radiolaria. Радиолярии Є? O-Q (лат. *radiolus* – лучик)

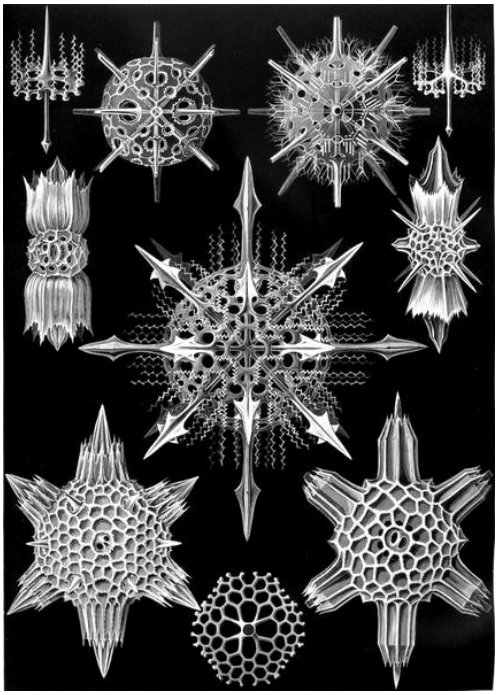


Рис. 38. Класс Radiolaria

К радиоляриям относятся одноклеточные, микроскопических размеров (не более 1 мм) планктонные морские саркодовые, имеющие ажурный секреционный кремниевый скелет (рис. 38). Радиолярии чрезвычайно разнообразны, особенно в тропических морях. Насчитывают более 7 000 видов, в т. ч. около 1 000 ископаемых.

Строение скелета. Скелет радиолярий облегченный, сетчатый, с многочисленными иглами, что позволяет им «парить» в воде, т. е. вести планктонный образ жизни. Форма скелета очень разнообразна: шарообразная, звездчатая, реже в виде башенки, колокола или шлема. Скелет служит защитой и опорой цитоплазмы, но главное значение их скелета заключается в приспособлении к пассивному плаванию в толще морской воды. Кремниевый скелет позволяет им хорошо сохраняться в ископаемом состоянии.

Образ жизни и условия обитания. Стеногалинные, планктонные, пелагические организмы, среди которых есть стенобатные, приуроченные к опресненной воде и эврибатные, живущие на разных глубинах вплоть до абиссальных. Современные радиолярии в основном населяют тепловодные бассейны.

Геологическое распространение. Единичные находки радиолярий известны с кембрия (недостоверные находки отмечаются даже в рифее),

более достоверны находки с ордовика. Из пяти отрядов радиолярий чаще других встречаются представители отрядов Spumpellaria и Naccelaria. В кайнозое (особенно эоцене и миоцене) радиолярии достигают большого разнообразия, широкого распространения и высокой сложности строения скелета.

Геологическое значение. Радиолярии имеют породообразующее значение, т.к. они участвовали в образовании кремнистых осадочных пород – *радиоляритов, опок, диатомитов*. Реже встречаются в вулканитах, туфах, фосфоритах, кремнистых глинах. Однако, по сравнению с фораминиферами, они играли гораздо меньшую роль в формировании горных пород.

В целом, радиолярии имеют значительно меньшее геологическое значение, чем фораминиферы, что объясняется меньшим количеством видов, приуроченностью к органическим типам осадков, слабой изменчивостью.

Контрольные вопросы по типу Sarcodina

1. Каковы основные типы раковин фораминифер?
2. Образ жизни и условия обитания фораминифер?
3. Геологическое значение отрядов фузулинида, нуммулитида?
4. В чем различие радиолярий и фораминифер?
5. Какой из двух классов простейших имеет большее значение в геологии?

Подцарство Metazoa. Многоклеточные

Основное отличие многоклеточных от простейших заключается в том, что их тело состоит из большого количества клеток и межклеточного вещества, которые образуют различные ткани и органы. Известны следующие типы тканей, имеющие разное строение и функции: эпитемальная, соединительная, кровь (плазма – жидкая соединительная ткань), мышечная и нервная. Органы состоят из комплекса тканей и регулируются нервной и кровеносной системами. Различают органы движения, пищеварения, дыхания, кровообращения, выделения и размножения. Для многоклеточных характерно половое размножение с эмбриональным развитием, а низшим многоклеточным – половое и бесполое поколение. Многоклеточные разделяются на две группы: низшие и высшие.

Низшие многоклеточные

К низшим многоклеточным относят губок и археоциат. Тело их состоит из клеток, не дифференцированных на ткани и органы.

Тип Porifera. Пороносцы RF-Q

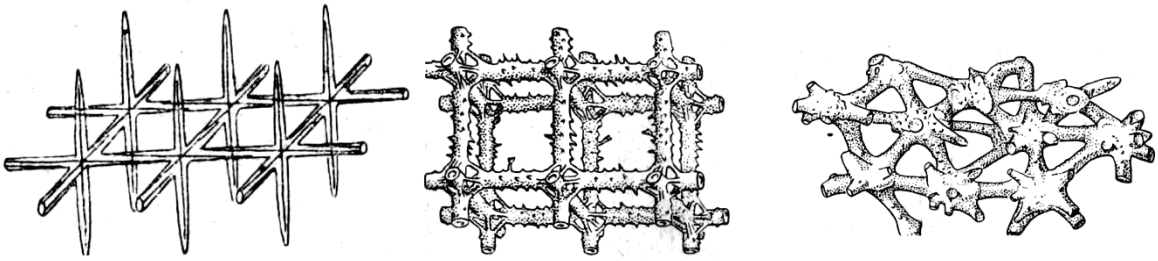
(лат. *porus* – пора; *fero* – нести)

Это водные, преимущественно морские прикрепленные, свободно лежащие, одиночные или колониальные организмы. В ископаемом состоянии встречаются с рифея до наших времен. В основу систематики (классификации) губок положены состав и особенности строения скелета. Классификация типа сложна и противоречива. В последнее время выделяют три класса: Spongia. Губки V-Q; Sclerospongia. Склероспонгии O-Q; Sphinctozoa. Сфинктозоа ~~Є~~-Q [9]. Основу типа составляет класс губок, поэтому с названием Porifera в качестве синонима используют название Spongia (Губки). Особенно многочисленны и разнообразны губки были в морях мезозойской эры. Форма губок необычайно разнообразна: мешковидная, бокаловидная, древовидная, шарообразная, грушевидная и др. Колониальные губки имеют вид лепешек, натеков, корок, кустов. Размеры их тела колеблются от нескольких миллиметров до двух метров и более.

Строение скелета. Одним из основных признаков губок является наличие своеобразной, присущей только данным животным системы каналов, пронизывающих их тело. Каналы начинаются более или менее крупными порами на поверхности тела, с чем связано название типа – Porifera, или пороносцы. Система каналов получила название воднососудистой, или *ирригационной* системы. Стенка тела снаружи выстлана плоскими покровными клетками, а изнутри – воротничково-жгутиковыми клетками *хоаноцитами.* Между ними находится бесструктурное студенистое вещество – *мезоглея*, составляющая основу тела. В мезоглее располагаются разнообразные клетки: пищеварительные, половые, скелетные и др. Свободная центральная полость губки имеет на вершине одно или несколько отверстий – *оскулюм* (устье). Вода, насыщенная кислородом и микроорганизмами (продуктами питания), поступает в тело губки через поры, проходит сквозь ирригационную систему и выбрасывается через оскулюм. Ток воды, происходящий непрерывно, вызывается движением жгутиков *(хоаноцитов).*

Скелет губок может быть минеральный, органический или смешанный. Органический, склеропротеиновый скелет состоит из *спонгина* (эластичные волокна из белкового вещества). Минеральный скелет состоит из отдельных иголочек (*спикулей*) и по составу может быть известковым или кремниевым. Только минеральный скелет позволяет губкам сохраняться в ископаемом состоянии. У известковых губок спикулы состоят из одного кристалла кальцита; по форме выделяются одноосные, трехосные и четырехосные спикулы (рис. 39). Основными являются трехосные спикулы, образующие их три иголочки расположены в разных плоскостях.

Обычно спикулы рассеяны в мезоглее, иногда соединяются концами, образуя решетчатый (фаретронный) скелет (рис. 39, *а*).



фаретронный скелет — *а*

диктиональный скелет — *б*

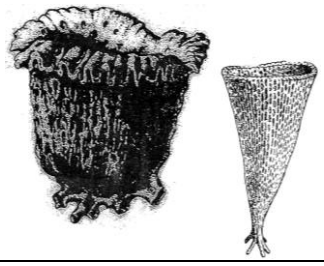
литистидный скелет — *в*

Рис. 39. Разнообразие в строении скелета губок

Спикулы кремниевых губок состоят из опала, по размерам делятся на крупные (макросклеры) и мелкие (микросклеры). По форме макросклеры могут быть одноосными, трехосными, четырехосными и многоосными. Одноосные спикулы имеют вид палочки с различно построенными концами. Трехосные – имеют шесть лучей, расположенных в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, которые, срастаясь, образуют сложный и прочный *диктиональный* скелет (рис. 39, *б*). Грубые и крупные четырехосные спикулы часто плотно соединяются друг с другом, образуя связный (*литистидный*) скелет (рис. 39, *в*). Классификация класса губок приведена в табл. 4.

Таблица 4

Класс Spongia. Губки V-Q

Подкласс	Род	Характеристика рода
Silicispongia. Кремниевые V-Q	*Ventriculites* K_2 	Скелет кремниевый, крепление ризоидами, имеются трехосные (шестилучевые) спикули, которые срастаются в правильный каркас – диктиональную решетку

Образ жизни и условия обитания. Губки ведут прикрепленный образ жизни (крепление осуществляется *ризоидами*), реже – свободнолежащий. Встречаются на различных глубинах морских и пресноводных бассейнов от сублиторали до абиссали.

Геологическое распространение. Недостоверные скопления спикул губок известны из отложений рифея, достоверные – с венда. Губки существуют и в настоящее время.

Геологическое значение. Стратиграфическое значение губок не очень велико, но они важны для стратиграфии меловых отложений. Закономерное распределение губок по глубинам позволяет по ним определить глубины морских палеобассейнов.

Скопления спикул губок образовывали горные породы – спонголиты, кроме того, губки принимают участие в образовании яшм, опок, кремнистых сланцев.

Тип Archaeocyathi. Археоциаты $Є_1$

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

Это исключительно вымершие, морские одиночные или колониальные беспозвоночные животные, имели форму кубка. Одиночные организмы имеют размеры от 0,6 до 40,0 см в высоту и от 0,5 до 25,0 см (50?) в диаметре (обычно 1,0…2,5 см). Археоциаты были прикрепленными бентосными организмами, биофильтраторами, населявшими мелководные участки морей.

Строение скелета. О строении мягкого тела археоциат ничего не известно. У одиночных археоциат скелет имеет различную форму: коническую бокаловидную, цилиндрическую, блюдцеобразную, полусферическую. Обычно они имели форму кубка различной ширины. Колониальные археоциаты состояли из сросшихся одиночных форм и имели массивный или ветвистый скелет.

В отличие от губок, у археоциат пористый скелет не содержит спикулы, он состоит из одной или двух стенок (двух кубков, вложенных один в другой) и различных скелетных образований. Прикреплялись археоциаты *каблучком прирастания.*

Обычно скелет археоциат состоит из двух пористых стенок: наружной и внутренней, в пространстве между стенками – *интерваллюме* – находятся различные скелетные элементы: перегородки, днища, стерженьки и т. д. В центральной полости скелетные элементы отсутствуют. Вертикальные элементы скелета представлены правильными радиально расположенными вертикальными перегородками – *септами* – или искривленными пластинками – *тениями*. Горизонтальные скелетные образования – простые или гребенчатые *днища*.

Изучение археоциат производят в шлифах (в продольном и поперечном сечениях), аншлифах и на поверхности породы, протравленной кислотой.

Классификация типа Archaeocyathi основана на числе стенок, строении интерваллюма и центральной полости. Общепризнанно разделение типа на два класса: Regulares – правильные – и Irregulares – неправильные (табл. 5).

Класс Regulares. Правильные Є$_1$

Одиночные и колониальные, одностенные или двустенные с различной формой кубков: цилиндрической, блюдцеобразной и др. Интерваллюм заполнен скелетными элементами: септами, днищами, стерженьками.

Класс Irregulares. Неправильные Є$_1$

Одиночные и колониальные неправильной формы археоциаты. Интерваллюм заполнен пористыми днищами, тениями, *пузырчатой тканью*.

Таблица 5

Тип Archaeocyathi. Археоциаты Є$_1$

Класс	Отряд	Род	Характеристика рода
Regulares. Правильные Є$_1$	*Ajacicyathida* Є$_1$	*Aldanocyathus* Є$_1$	Одиночный кубок цилиндрической формы. В интерваллюме – *септы*
Irregulares. Неправильные Є$_1$	*Archaeocyathida* Є$_1$	*Archaeocyathus* Є$_1$	Одиночный кубок (редко колониальные). В интерваллюме – *тении*

Образ жизни и условия обитания. Археоциаты вели прикрепленный образ жизни, прирастая к субстрату нижней частью кубка. Расселение археоциат на новое место происходило в личиночную стадию. Личинка после некоторого пребывания во взвешенном состоянии в *пелагиали* оседала на дно и превращалась во взрослую особь. Археоциаты являются древнейшими рифостроящими животными организмами, обитавшими в теплых нормально-соленых морях на глубинах 20–30 м. Единичные особи могли поселяться на глубине от 10 до 100 метров. Археоциатовые рифовые постройки достигают нескольких десятков метров.

Геологическое распространение. Археоциаты известны только из отложений раннего кембрия. За короткое геологическое время достигли большого разнообразия, расселились на значительных пространствах мелководных морей. В конце раннекембрийской эпохи вымерли.

Геологическое значение. Археоциаты имеют важное значение для определения геологического возраста, расчленения и сопоставления отложений нижнего кембрия как отдельных регионов Сибири, Монголии,

Австралии, Северной Америки, так и глобальной корреляции. Знание образа жизни и условий обитания археоциат позволяет реконструировать палеогеографическую обстановку, восстанавливать границу моря и суши.

Настоящие многоклеточные

К настоящим, или высшим (Eumetazoa) многоклеточным относят рассматриваемые ниже типы животных, которые имеют дифференцированные ткани и органы, развивающиеся из двух- или трехзародышевых листков: *эктодермы, энтодермы и мезодермы.* На этом основании настоящих многоклеточных разделяют на две группы: двуслойные, или радиально-симметричные (*Radiata*), и трехслойные, или двусторонне-симметричные (*Bilateralia*).

Радиально-симметричные, или Двухслойные

К этой группе относят многоклеточных животных, имеющих радиальную симметрию тела, т. е. через имеющуюся у них ось симметрии можно провести несколько плоскостей. Среди высших многоклеточных радиально-симметричные являются наиболее примитивными, их ткани развиваются из двух зародышевых листков – эктодермы и энтодермы. Радиальная симметрия возникла в связи прикрепленным или пелагическим (планктон) образом жизни.

К радиально-симметричным животным относятся два типа: книдарии, или кишечнополостные, и гребневики.

Тип Cnidaria. Стрекающие V-Q

(греч. *cnidos* – нить)

Стрекающие, или кишечнополостные (*Coelenterata*), – это исключительно водные животные (морские и пресноводные), к которым относятся гидроидные и коралловые полипы, медузы и др. Мешковидное тело книдарий имеет гастральную полость, которая делится перегородками на камеры и имеет одно отверстие, выполняющее функцию как вводного – ротового, так и выводного – анального. Ротовое отверстие окружено щупальцами, несущими стрекательные капсулы, каждая из которых имеет внутри свернутую нить с ядовитой жидкостью. При защите и нападении нить молниеносно распрямляется, парализует жертву и щупальцами заталкивает ее в глотку. Кроме пищеварительной системы, книдарии имеют мышечную, нервную, скелетную системы; размножаются почкованием или делением. В типе выделяют три класса: гидроидные (V-Q), сцифоидные (V-Q), коралловые полипы (V-Q). Рассмотрим ниже класс коралловых полипов.

Класс Anthozoa. Коралловые полипы V-Q (a*nthos* – цветок, *zoa* – животное), т. е. животные, похожие на цветы, были разноцветными при жизни.

Исключительно морские организмы**,** стеногалинные, прикрепленный и сидячий бентос, вымершие и современные, скелет известковый. Отдельный организм называют *коралловый полип,* а его скелет – кораллит.

Выделяют шесть подклассов, вымершие среди них: Tabulatoidea, Tetracoralla, Heliolitoidea и группа Chaetetoidea (табл. 6).

Подкласс Tabulatoidea. Табулятоидеи Є-P (лат. *tabula* – доска; греч. *oides* – вид, форма).

Это исключительно колониальные животные, вели неподвижный образ жизни. Колонии массивные (стенки одного кораллита плотно прилегают к другому), ветвистые, цепочечные. В сечении кораллиты могут быть округлыми, эллиптическими, многоугольными, достигая в поперечнике до 10 мм, а вся колония – до 1,5 м. Во внутренней полости кораллитов имеются горизонтальные днища (табули) и вертикальные перегородки (септы), чаще септальные шипики.

Подкласс Tetracoralla. Четырехлучевые кораллы; Rugosa. Ругозы O-P (греч. *tetra* – четыре; *korallion* – коралл или лат. *ruga* – морщинистый).

Палеозойские одиночные и колониальные животные с известковым скелетом. Форма одиночных кораллов – роговидная, цилиндрическая, призматическая. Длина не более 25 см, в поперечнике 6 см. Колонии массивного типа состояли из призматических кораллитов, в поперечнике до 4 см, а сами колонии – до 1,5 м. Скелет состоял из днищ, септ, пузыревидных образований, столбиков.

Септы закладывались закономерно. Сначала образовывалась одна септа, которая распадалась на одну короткую и одну длинную на противоположном крае. Затем появлялись четыре боковые. В четырех из шести полученных секторов закладывались новые септы.

Поперечное сечение одиночных кораллов круглое, многоугольное, четырехугольное. У некоторых форм имеются крышечки (род *Calceola*). У одиночных четырехлучевых кораллов хорошо развит покровный морщинистый слой – *эпитека*. Его наличие обусловило второе название подкласса – ругозы.

Подкласс Heliolitoidea. Гелиолитоидеи O_2-D_2 (греч. *helios* – солнце; *lites* –искаженное от *lithos* – камень)

Гелиолитоидеи – колониальные животные. Формы колоний разнообразные, состоящие из кораллитов и промежуточного скелета. Кораллиты цилиндрические, с 12 или 6 септами, напоминают солнышко в поперечном сечении. Промежуточный скелет в виде пузыревидных образований или полигональных трубок представлял собой либо видоизмененные краллиты, либо боковые разрастания кораллитов.

Группа Chaetetoidea. Хететоидеи O-N (греч. *chaite* – волос)

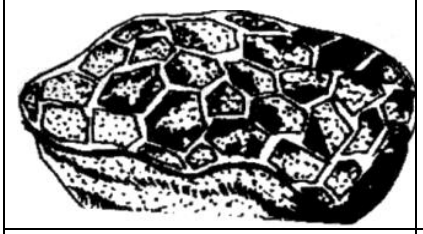
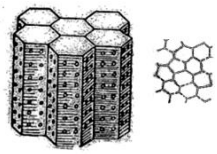
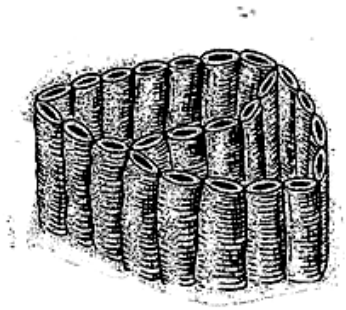
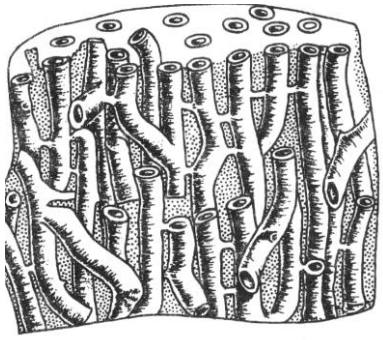
Хететоидеи являются предметом постоянной дискуссии. Чаще всего хететоидей относят к типу Cnidaria, классу Anthozoa. Некоторые ис-

следователи рассматривают хететоидей среди мшанок, водорослей или губок [9].

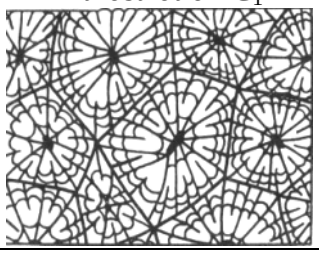
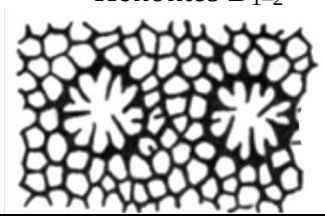
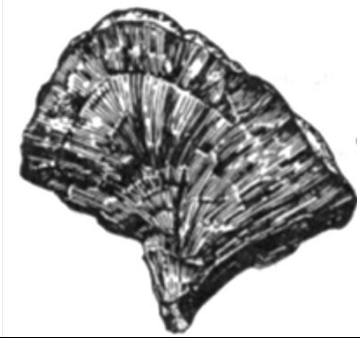
Хететоидеи – колониальные животные. Колонии массивные, представлены известковыми тонкими, волосовидными (0,15…1,00 мм) трубочками (кораллитами). Поперечные сечения трубочек округлые.

Таблица 6

Класс Anthozoa. Коралловые полипы V-Q

Подкласс	Род	Характеристика рода
Tabulatoidea. Табуляты Є-P	*Michelinia* D-P (C_1 Кузбасса) 	Массивная булкообразная колония. Кораллиты крупные (до 8 мм) призматической формы, днища пузырчатые
	Favosites S-D 	Колония дисковидная, полусферической формы. Кораллиты многоугольные, сотовидные, плотно прилегают друг к другу, днища плоские, горизонтальные
	Halysites O-S 	Колония цепочечная, кораллиты овальные в поперечном сечении, мелкие (1–2 мм), днища вогнутые, горизонтальные
	Syringopora O_3-C 	Колония кустистая, состоит из изолированных цилиндрических кораллитов, соединяющихся тонкими горизонтальными трубками. Днища воронковидные

Окончание табл. 6

Подкласс	Род	Характеристика рода
Tetracoralla. Четырехлучевые кораллы; Rugosa. Ругозы O-P	*Caninia* C	Одиночный коралл, цилиндрической формы или роговидно изогнут, с морщинистой эпитекой. Длинные тонкие септы начинаются не от самого края и не доходят до центра. Прикрепленный бентос
	Triplasma altaicus D_1	Одиночный коралл, короткие толстые септы расположены по краю. Прикрепленный бентос
	Lithostrotion C_1 	Колониальный коралл. Колония массивная, полусферическая. Септы короткие, чередуются с длинными, которые достигают столбика в центре. Свободнолежащий бентос
Heliolitoidea O_2-D_2	*Heliolites* $D_{1–2}$ 	Колонии разнообразной формы, состоят из кораллитов округлой и призматической формы с 12 септами и промежуточного скелета
Chaetetoidea O-N	*Chaetetes* D-P 	Колония хететоидей массивная, полусферическая. Кораллиты волосовидные, плотно прилегают друг к другу. Прикрепленный бентос

Образ жизни и условия обитания. Табуляты и тетракораллы – обитатели теплых мелководных морей, преимущественно верхней части суб-

литорали. Участвовали в рифообразовании. Кораллы очень требовательны к условиям обитания: они не переносят опреснения воды или наличия в воде взвешенных частичек ила, поэтому они селились вдали от берега.

Геологическое распространение. Появились табуляты в среднем кембрии, а тетракораллы и гелиолитоидеи – в ордовике. Большого разнообразия достигают в середине палеозоя. Вымирают в конце палеозойской эры.

Геологическое значение. Табуляты, тетракораллы и гелиолитоидеи имеют большое биостратиграфическое значение для палеозойских отложений, являются руководящими формами.

Кораллы, как животные стенобионтные, используются при реконструкции палеогеографических условий осадконакопления. По линиям роста эпитеки ругоз можно подсчитать количество дней в году в прошлые геологические эпохи. В этом случае кораллы выступают как «геологические часы».

Огромна роль кораллов и в породообразовании. Рифовые постройки кораллов становились коралловыми известняками, которые являются ловушками нефти и газа.

Тест по типам Sarcodina, Archaeocyathi, Porifera, Cnidaria

1. Септы, тении, интерваллюм, каблучок прирастания – термины, определяющие строение представителей типа:
   а) Cnidaria; б) Porifera; в) Archaeocyathi; г) Sarcodina.
2. Каков состав скелета губки рода *Ventriculites* K_2:
   а) известковый; б) кремниевый; в) органический; г) фосфатный.
3. Время распространения ругоз (тетракораллов):
   а) C-P; б) O-S; в) O-P; г) MZ-KZ.
4. Род *Aldanocyathus* относится к типу:
   а) Sarcodina; б) Spongiata; в) Coelenterata; г) Archaeocyathi.
5. Литистидный (фаретронный) скелет характерен:
   а) для археоциат; б) гидроидных; в) фораминифер; г) губок.
6. Септы, днища, пузырчатая ткань, морщинистая эпитека характерны:
   а) для радиолярий; б) ругоз; в) губок; г) археоциат.
7. Появившись в докембрии, губки достигли максимального расцвета:
   а) в ордовике–девоне; б) мезозое; в) кайнозое; г) палеозое.
8. Роды *Calceola* D_2, *Triplasma* S_2-D_1, *Lithostrotion* C_1 относятся к подклассу:
   а) Silicispongia; б) Tabulatoidea; в) Regularia; г) Tetracoralla.
9. Образ жизни нуммулитид, фузулинид:
   а) нектон; б) бентос подвижный; в) планктон; г) бентос прикреплённый.

Двусторонне-симметричные, или Трехслойные

К этой группе относят многоклеточных животных, обладающих тремя зародышевыми листками – эктодерма, энтодерма и мезодерма. Эктодерма дает начало покровным образованиям, в том числе и наружному скелету. Энтодерма способствует образованию пищеварительной системы. За счет мезодермы формируется внутренний скелет, кровеносная и др. системы. К двусторонне-симметричным относят первичноротых и вторичноротых животных, к которым принадлежат ниже рассмотренные типы.

Тип Annelides. Кольчатые черви V-Q

(лат. *annellus* – колечко)

Это одиночные обитатели морских, пресноводных водоемов и живущие в наземных условиях. Тело сегментировано. Хорошо развита пищеварительная, половая, мышечная, нервная, кровеносная, выделительная и дыхательная система.

Выделяют два класса: Polychaeta (многощетинковые) и Oligochaeta (малощетинковые). Полихеты – в основном морские черви, они имеют наибольшее значение (табл. 7). Полихеты ползают по дну, сверлят горную породу, выделяют трубочку и поселяются в ней. Трубочки могут быть изогнуты или спирально-завитыми.

Таблица 7

Класс Polychaeta. Многощетинковые Є-Q

Род	Характеристика рода
Serpula S-Q	Трубочки цилиндрические, изгибающиеся. Образуют скопления (известковую породу – серпулит)
Spirorbis O-Q	Трубочки спирально-плоскостные, размер до 5 мм

Образ жизни и условия обитания. Кольчатые черви ведут разнообразный образ жизни: ползают, зарываются, плавают и, выделяя известковый скелет, прикрепляются. Современные морские аннелиды живут на глубинах моря до 10 000 м, входят в сообщество обитателей денсали, образуя вокруг «черных курильщиков» плотные поселения.

Геологическое распространение. Первые кольчатые черви были бесскелетными, исключая сабеллитид, которые имели хитиновые оболочки и известны с венда (венд–современность).

Геологическое значение. Массовые скопления известковых трубочек рода *Serpula* образуют серпуловые известняки – серпулиты. Следы ползания червей и поедания грунта называют *биоглифы.* Огромную массу морского субстрата кольчатые черви пропускают через себя, тем самым обогащая осадок различными минеральными веществами. Черви обуславливают процесс *биотурбации* осадка.

Тип Bryozoa. Мшанки O-Q

(греч. *bryon* – мох; *zoa* – животные)

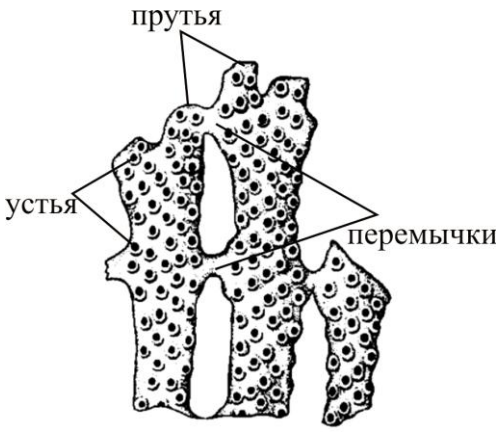


Рис. 40. Строение колонии мшанок

Исключительно колониальные животные, прикрепленные, иногда подвижные обитатели нормально-морских, солоноватых и опресненных водоемов.

Строение скелета. Колонии мшанок кустистые, массивные, сетчатые (веерообразные, спиральные и др.), обрастающие (рис. 40). Известковый состав скелета характерен для морских мшанок, а органический – для пресноводных мшанок.

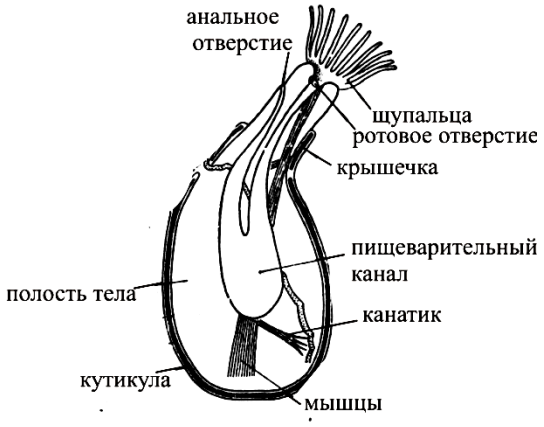


Рис. 41. Строение зооида

Колонии состоят из прутьев, соединенных друг с другом поперечными перемычками. На прутьях расположены микроскопические (менее 1 мм) ячейки (*автозоеции* и *гетерозоеции*), в которых имеются отверстия (устья). В ячейках находятся *зооиды (автозооиды* и *гетерозооиды),* выполняющие различные функции. Из устьев выдвигается наружу передняя часть зооида с щупальцами вокруг ротового отверстия (рис. 41). Автозоеции имеют разнообразную форму: колбовидную, боченковидную, цилиндрическую. У автозоеций иногда имеется крышечка, закрывающая ротовое отверстие. Отсюда разделения типа на два подкласса: покрыторотые и голоротые.

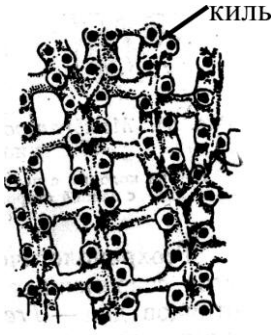
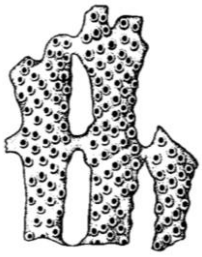
Класс Gymnolaemata. Голоротые *O-Q*

Класс объединяет всех вымерших мшанок и некоторых современных. Ротовое отверстие у представителей класса не прикрыто. Щупальца располагаются по всей окружности ротового отверстия. Скелет преимущественно известковый.

Выделяют семь отрядов класса голоротых. Приведем краткую характеристику одного из них (табл. 8).

Таблица 8

Класс Gymnolaemata. Голоротые O-Q

Отряд	Род	Вид	Диагностика рода
Fenestellida. Фенестеллида O_2-P	*Fenestella* S-P 	*Fenestella plebeja* M'Coy C_1	Колония сетчатая, веерообразная. Автозоеции расположены на прутьях в два ряда по обе стороны киля
	Polypora S-P 	*Polypora sibirica* Jan. C_1	Колония сетчатая, веерообразная. На прутьях нет срединного киля, более чем два ряда ячеек

Образ жизни и условия обитания. Мшанки ведут бентосный образ жизни, прикрепляясь к морскому субстрату, либо свободно лежат на дне, некоторые формы обрастают различные предметы, единичные формы перемещаются по дну. Размножаются почкованием. Обитают в морях различной солености на всех широтах и глубинах.

Геологическое распространение. Мшанки появились в ордовике, многочисленными были в морях палеозойской эры, живут до ныне.

Геологическое значение. Среди голоротых пять отрядов вымершие: Cystoporida O-P, Trepostomida O-T, Rhabdomesida O-P, Fenestellida O_2-P, Cryptostomida O_2-P. Мшанки важны для стратиграфического расчленения палеозойских отложений.

Мшанки имеют значение для палеогеографических реконструкций прошлых геологических эпох, в меньшей степени – для стратиграфии.

В палеозойских морях мшанки наряду с кораллами участвовали в рифообразовании. Фенестеллиды и криптостомиды образуют известняки в палеозое, начиная с силура.

Тип Brachiopoda. Брахиоподы Є-Q

(греч. *brachis* – плечо; *podos* – нога)

Брахиоподы – одиночные двусторонне-симметричные животные, преимущественно морские (иногда встречаются в солоноватоводных или опресненных бассейнах), имеющие двустворчатую раковину, ведущие придонный образ жизни. Внутренняя полость раковины разделена на две неравные части. Ближе к переднему краю расположена *мантийная полость с лофофором* (рис. 42). Лофофор – это две спирально свернутые руки (*брахиоли*), поддерживаемые ручным (*брахиальным*) аппаратом, который представляет собой известковые образования, прикрепленные к внутренней стороне спинной створки. У основания рук находится ротовое отверстие. Брахиоподы являются биофильтраторами, т. е. питаются, пропуская через свое тело ток воды со взвешенными частицами. Лофофоры должны постоянно поддерживать ток воды. Но они служат не только для собирания пищи, но и для дыхания.

Рис. 42. Продольный разрез раковины и мягкого тела брахиопод (И.В. Михайлова, О.Б. Бондаренко, 2007)

Кроме пищеварительной системы, у брахиопод имеются выделительная, нервная, половая и кровеносная системы. Наличие или отсутствие *замка* вместе с другими признаками положено в основу классификации брахиопод. Они разделены на два крупных класса: Articulata. Замковые Є-Q и Inarticulata. Беззамковые Є-Q.

Строение раковины замковых брахиопод. Форма раковин брахиопод разнообразная: субтреугольная, субтрапециевидная, шарообразная, овально-удлиненная. Расстояние от макушки до переднего края –

длина раковины, ширина – это расстояние между самыми удаленными боковыми точками раковины, а толщина – расстояние между створками. В строении брахиопод выделяют *спинную и брюшную створки*. Отличительные особенности двух створок показаны в табл. 9.

Таблица 9

Отличия брюшной и спинной створок брахиопод

Признаки брюшной створки	Признаки спинной створки
Макушка лучше выражена, более загнута	Макушка выражена слабее
Имеется дельтирий или форамен	Отсутствует отверстие для ножки
Имеется два зуба	Имеется две зубные ямки
Иногда имеется синус	Иногда имеется седло

Соотношение створок может быть: двояковыпуклое, вогнуто-выпуклое, плоско-выпуклое, выпукло-плоское. Первое слово относится к спинной створке (рис. 43).

Рис. 43. Соотношение створок брахиопод:
с – спинная створка, б – брюшная створка
(И.А. Михайлова, О.Б. Бондаренко, 1997)

На брюшной створке имеется *синус* – продольное углубление, расширяющееся к лобному (переднему) краю. На спинной створке расположено *седло* – треугольное возвышение (рис. 44). Скульптура раковин замковых брахиопод различная. Ребра могут быть радиальные и концентрические, сочетание их дает сетчатую скульптуру, у некоторых родов присутствуют шипы.

Рис. 44. Схема строения раковины брахиопод
(И.А. Михайлова, О.Б. Бондаренко, 1997, с дополнением)

Класс Inarticulata. Беззамковые Є-Q

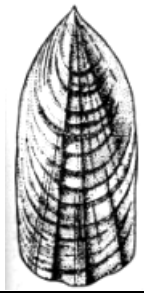
Форма раковин беззамковых брахиопод бывает: язычковидная, округленно-овальная и др. Соотношение створок двояковыпуклое. Наружная поверхность раковин гладкая, иногда с линиями роста. Состав раковин может быть хитиново-протеиновый, органически-фосфатный или известковый. Большинство беззамковых брахиопод прикрепляются к субстрату на морском дне или зарываются в грунт при помощи ножки, которая выходит между створками (табл. 10).

Отряд Lingulida Є-Q

Раковина лингулид язычковидная или округлой формы. Беззамковые брахиоподы ведут бентосный образ жизни, зарываясь с помощью ножки в грунт, или прикрепляются ко дну.

Таблица 10

Отряд Lingulida Є-Q

Род	Характеристика рода
Lingula O-KZ 	Раковина хитиново-фосфатная, язычковидной формы. Створки слабовыпуклые, с тонкими концентрическими линиями нарастания. Раковина чаще имеет темный, до черного, цвет. Современные формы характерны преимущественно для литоральной зоны, но могут встречаться на глубине 40–100 м
Obolus $Є_2$-O_1	Раковина хитиново-фосфатная, округлой формы. Створки слабовыпуклые, с концентрическими линиями нарастания или с тонкой радиальной штриховкой. Черный цвет обусловлен повышенным содержанием фосфата. Скопление раковин *Obolus* привело к образованию месторождения фосфора в оболовых песчаниках ордовика Прибалтики и Ленинградской области

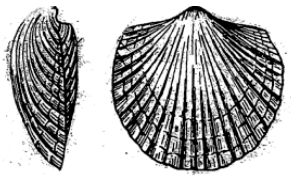
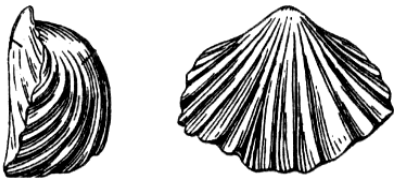
Класс Articulata. Замковые Є-Q

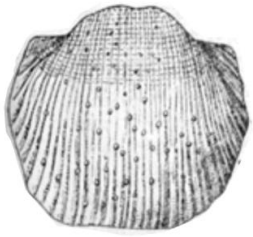
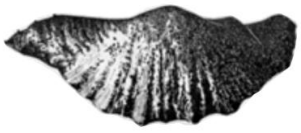
Форма раковин замковых брахиопод очень разнообразна: субтреугольная, субтрапециевидная, овальная, шарообразная и др. (табл. 11).

В примакушечной части брюшной створки замковых брахиопод, в основании дельтирия иногда выступают два зуба, а на спинной – две ямки, благодаря чему осуществляется смыкание створок. Створки открываются и закрываются с помощью мускулов. Отверстие для выхода ножки, расположенное на брюшной створке, называется *дельтирий* (если треугольное) или *форамен* (если округлое).

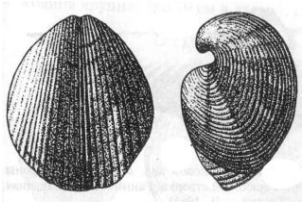
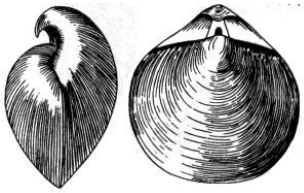
Таблица 11

Класс Articulata. Замковые Є-Q

Отряд	Род или вид	Характеристика рода
Orthida Є-P	*Orthis caligramma* O_1 	Створки ортид слабо двояковыпуклые, округлой формы. Скульптура – резкие радиальные ребра, с осложненными линиями роста. Замочный край прямой
Pentamerida $Є_2$-D	*Conchidium* S	Раковина резко неравностворчатая, двояковыпуклая. Макушка клювовидно загнута, замочный край изогнут. Четкие радиальные ребра. Срединная септа доходит до переднего (лобного) края
	Zdimir D_2	Раковина похожа на род *Conchidium.* Отличия: ребра дихотомируют, в примакушечной части часто размыты. Срединная септа доходит до середины раковины, срезаясь к лобному краю
Rhynchonellida O_2-Q	*Rhynchonella* J_3	Раковина выпукло-вогнутая, со стороны макушки – треугольная. Макушка маленькая, сильно загнута. Резко выражены седло и синус. Радиальные складки, тонкие ребра
	Camarotoechia $D_{2–3}$ 	Раковина выпукло-уплощенная округлая, в области синуса от трех до пяти ребер

Отряд	Род или вид	Характеристика рода
Strophomenida O-J_1	*Strophomena* O_2-S	Раковина выпукло-вогнутая, вытянута в ширину. Замочный край почти прямой. Скульптура – тонкие радиальные ребра и линии нарастания
Chonetida O_3-P	*Rugosochonetes* C_1	Раковина плосковыпуклая, вытянута в ширину, замочный край прямой. Наружная поверхность с радиальными струйками
Productida D-P	*Productus* C 	Раковина вогнуто-выпуклая, вытянута в длину, замочный край прямой. Скульптура сложная: в примакушечной части сетчатая, затем радиальная, имеются следы от шипов, игл, которые не позволяли организму погружаться в илистый осадок дна
	Gigantoproductus C_1 	Раковина крупная, до 40 см в длину, вогнуто-выпуклая, замочный край прямой. Скульптура радиально-ребристая, грубая
Atrypida O_2-D	*Atrypa* S-D	Раковина атрипид выпукло-плоская, округлая. Скульптура сетчатая (радиальные ребра пересекаются с линиями нарастания), замочный край изогнутый
Athyridida O_2-J	*Athyris* D-C_1	Раковина двояковыпуклая, овальной формы, замочный край изогнутый. Скульптура – тонкие линии роста

Окончание табл. 11

Отряд	Род или вид	Характеристика рода
Spiriferida O_2-J_1	*Acrospirifer cheehiel* (K o n.) D_2g	Раковина округло-треугольная. Низкая арея, замочный край прямой. Скульптура из 6–7 грубых ребер. Хорошо выражены гладкие седло и синус
	Syringothyris C_1	Очень высокая арея, на которой расположен дельтирий. Скульптура – много мелких ребер. Синус и седло гладкие
	Choristites mosquensis C_2m 	Раковина округлая, субтрапециевидная. Низкая арея. Много мелких ребер, в том числе на синусе и седле
Terebratuli-da D-Q	*Stringocephalus* D_2 	Раковина крупная, гладкая, почти шарообразная. Макушка брюшной створки клювовидно загнутая. Форамен под макушкой
	Terebratula ~~P~~-N	Раковина удлиненно-овальная, гладкая, с линиями нарастания. Форамен в макушке

Отряд Orthida Є-P (греч. *orthos* – прямой). Раковина ортид двояковыпуклая, плоско-выпуклая, замочный край прямой. Форма створок округлая. Скульптура радиальная, концентрическая. Имеется дельтирий или форамен. Характерная форма – *Orthis caligramma* O_1.

Отряд Pentamerida $Є_2$-D (греч. *pente* – пять; *meros* – часть). Раковина двояковыпуклая, сильно вздутая, овально-удлиненная. Смычной край изогнут. Створки иногда гладкие, чаще с радиальными ребрами. Седло и синус почти всегда отсутствуют. Имеется срединная септа, вдоль которой раковина часто раскалывается. Большое скопление пентамерид образовывало конхидиумовые банки. Характерные роды: *Conchidium* S, *Zdmir* D_2.

Отряд Rhynchonellida O_2-Q (греч. *rhynchos* – клюв; *ella* – уменьшительное окончание). Раковина ринхснелид двояковыпуклая, смычной край изогнутый, седло и синус резко выражены. Скульптура радиальная, тонкая, иногда раковина гладкая. Имеется форамен. Характерные роды: *Rhynchonella* J_3, *Camarotoechia* $D_{2–3}$.

Отряд Strophomenida O-J (греч. *strophos* – согнутый; *menos* – месяц). Раковина строфоменид выпукло-вогнутая, плосковыпуклая, слабодвояковыпуклая, прямой замочный край. Скульптура тонкая радиальная. Характерный род – *Strophomena* O_2-S.

Отряд Chonetida O_3-P (греч. *chone* – чашка). Раковина плосковыпуклая, вытянута в ширину. Макушки слабо выступающие. Скульптура в виде тонких радиальных ребер. Арея узкая, замочный край прямой, имеется дельтирий. Прикреплялись ножкой или свободно лежали на дне. Характерный род – *Rugosochonetes* C_1.

Отряд Productida D-P (лат. *productus* – продолженный). Раковина продуктид вогнуто-выпуклая, резко неравностворчатая. Форма створок удлиненно-овальная, смычной край прямой. Скульптура различная – радиальная в виде грубых ребер, тонкая радиальная, концентрическая, сетчатая, присутствуют шипы, иглы. Ножка атрофирована, отверстие для ножки отсутствует. Свободный бентос: лежали на дне, опираясь на иглы, которые препятствовали погружению в рыхлый грунт. Характерные роды: *Productus* C, *Gigantoproductus* C_1.

Отряд Atrypida O_2-D (греч. *a* – отрицание; *trypa* – отверстие). Раковина выпукло-плоская, смычной край изогнутый, форма створок округлая. Скульптура сетчатая – пересечение радиальных и концентрических ребер. Имеется форамен для выхода ножки. Характерный род – *Atrypa* S-D.

Отряд Athyridida O_2-J (греч. *a* – отрицание; *thyris* – щит). Раковина двояковыпуклая. Форма створок овальная. Скульптура концентриче-

ская. Имеется округлое отверстие для ножки – форамен. Характерный род *Athyris* D-C_1.

Отряд Spiriferida O_2-J_1 (лат. *spira* – изгиб, спираль; *fero* – нести). Раковина спириферид двояковыпуклая, форма створок субтреугольная, субтрапециевидная, замочный край прямой. Имеются ушки – удлинения створок. Скульптура радиальная. Хорошо развиты седло и синус. На брюшной створке имеется арея с дельтирием. Характерные формы: *Acrospirifer cheehiel* (Kon.) D_2g, *Syringothiris* C_1, *Choristites mosquensis* C_2m.

Отряд Terebratulida D-Q (лат. *terebratus* – просверленный). Раковина теребратулид двояковыпуклая, овально-удлиненная, иногда шарообразная. В брюшной створке или под макушкой брюшной створки имеется форамен, смычной край изогнутый. Скульптуры почти нет, раковина гладкая. Характерные роды: *Stringocephalus* D_2, *Terebratula* ~~P~~-N.

Образ жизни и условия обитания. Брахиоподы ведут бентосный образ жизни, прикрепляясь к морскому субстрату мускульной ногой. Некоторые представители типа свободно лежали на дне, благодаря шипам или иглам не погружаясь в придонный ил (отряд Productida), ножка у них была атрофирована. В основном обитали в сублиторальной зоне теплых морей. Исключение составляет *Lingula*, приспособившаяся зарываться в грунт удлиненной ножкой, – обитает в пределах литорали.

Геологическое распространение. Брахиоподы существуют с кембрия. Но палеозойский этап развития этих беспозвоночных был богаче. В это время жили многочисленные представители типа. Многие отряды вымирают в конце палеозойской эры (Pentamerida, Orthida, Chonetida, Productida, Atrypida).

Геологическое значение. Вымершие отряды брахиопод имеют большое стратиграфическое значение для палеозойских отложений. Многие виды являются руководящими формами. По брахиоподам проведено зональное расчленение палеозойских отложений Алтае-Саянской складчатой области.

Поскольку палеозойские брахиоподы занимали мелководные участки морского дна, жили в теплых морях, они важны и для построения палеогеографических реконструкций прошлых геологических эпох. Крупные размеры раковин, грубая скульптура, хорошая сохранность ископаемых брахиопод позволяют делать выводы о небольшой глубине обитания (вероятно, не более 20–50 м), нормальной солености теплого моря.

Брахиоподы нередко поселялись на морском дне большими группами, образовывая целые скопления, которые называются *банки*. Наряду с другими ископаемыми, формировали органогенные постройки, что в дальнейшем привело к накоплению мощных толщ брахиоподовых известняков.

Тест по типу Brachiopoda

1. Геохронологический возраст отряда Rhynchonellida:
   а) O_3-J_1; б) C-P; в) O_2-Q; г) O-T.
2. Раковины брахиопод от пелеципод отличаются:
   а) скульптурой; б) наличием или отсутствием макушки; в) наличием или отсутствием замка; г) ориентировкой плоскости симметрии.
3. Наличие шипов или игл на раковине характерно для отряда:
   а) Pentamerida; б) Atrypida; в) Productida; г) Rhynchonellida.
4. Хитиново-фосфатную раковину имеет род:
   а) *Lingula*; б) *Spirifer*; в) *Atrypa*; г) *Productus*.
5. Выпукло-плоская раковина характерна для рода:
   а) *Syringotyris*; б) *Atrypa*; в) *Productus*; г) *Rhynchonella*.
6. Образ жизни брахиопод в основном:
   а) подвижный бентос; б) прикрепленный и свободный бентос; в) планктон; г) нектон.
7. Брахиоподы играют важную роль для стратиграфического расчленения и корреляции:
   а) MZ; б) PZ; в) KZ; г) PZ и MZ.
8. Геохронологический возраст отряда Productida:
   а) O-T; б) Є-P; в) S-D; г) D-P.
9. Седло и синус характерный признак отряда:
   а) Pentamerida; б) Atrypida; в) Strophomenida; г) Spiriferida.
10. Месторождение фосфоритов в ордовике Прибалтики обусловлено большим скоплением раковин брахиопод рода:
   а) *Lingula*; б) *Orthis*; в) *Atrypa*; г) *Obolus*.

Тип Arthropoda. Членистоногие V-Q

(греч. *arthron* – сочленять; *podos* – нога)

Это самый многочисленный тип из беспозвоночных. К нему принадлежат современные крабы, раки, скорпионы, пауки, насекомые, клещи и вымершие трилобиты. Представители типа обладают пищеварительной, нервной, кровеносной, дыхательной, половой, мышечной, выделительной системами. Развита пара простых или сложных глаз. Сложные (фасеточные) глаза состоят из множества (до 30 000) хрусталиков. Тело защищено наружным хитиновым панцирем, пропитанным карбонатом кальция. Для большинства членистоногих характерно сбрасывание этого панциря (линька). Мягкое тело растет в короткие промежутки времени, пока новая наружная оболочка тела не затвердеет и не превратится в панцирь.

Тип Arthropoda подразделяется на четыре подтипа: трилобитообразные, ракообразные, хелицеровые, трахейные. Охарактеризуем подтип трилобитообразных и один класс ракообразных.

Подтип Trilobitomorpha. Трилобитообразные

Класс Trilobita. Трилобиты PZ (лат. *tri* – три; греч. *lobos* – доля)

Трилобиты – это морские, одиночные, двусторонне-симметричные животные, вымершие, с наружным хитиновым панцирем, пропитанным карбонатом кальция. Подвижный бентос.

Строение скелета. Панцирь трилобита разделен вдоль на три части: головной отдел (*цефалон*), туловищный (*торакс*), хвостовой отдел (*пигидий*); и поперек: осевая часть (*рахис*), две боковые (*плевры*) (рис. 45).

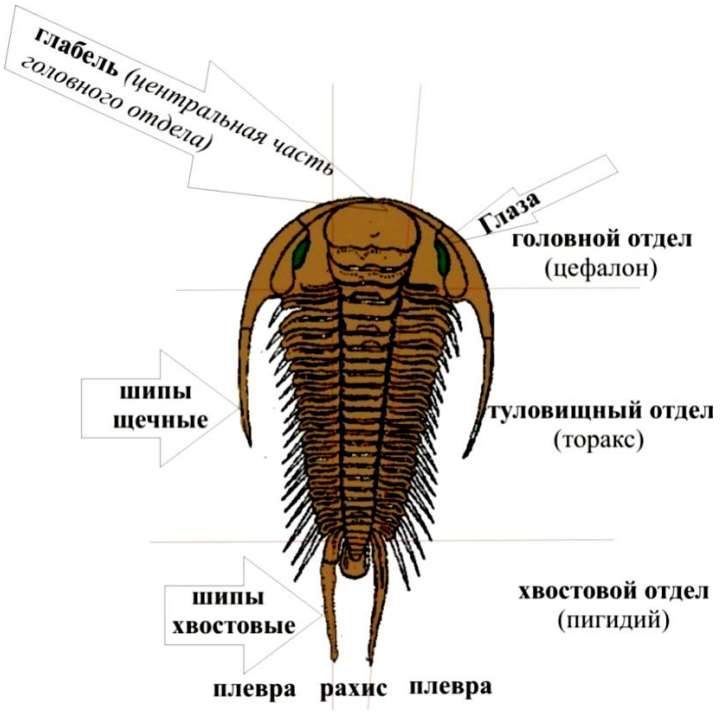


Рис. 45. Строение панциря трилобита

Головной отдел (*цефалон*) имеет трапециевидную, округлую, овальную и др. формы. Центральная часть головного отдела (*глабель*) является продолжением рахиса и возвышается над цефалоном. Глабель также может иметь различную форму: шаровидную, бочонкообразную, грушевидную. В основании глабели часто имеется *затылочное кольцо*. Боковые части головного щита – *щеки*, на которых расположены глаза. Щеки могут быть закругленными или заканчиваться щечными шипами. У некоторых трилобитов глаза были расположены на «стебельках» (род *Asaphus*). Иногда вокруг головного щита имелась уплощенная краевая кайма – *лимб*.

Туловищный отдел (*торакс*) содержал от 2 до 44 туловищных сегментов. В осевой части сегменты приподняты, а по бокам уплощены. Иногда каждый сегмент заканчивался краевым шипом. Рахис гладкий, либо несет осевые шипы. Снизу от каждого сегмента отходит пара раздвоенных конечностей. Верхняя ветвь служила для плавания и дыхания, а нижняя для передвижения.

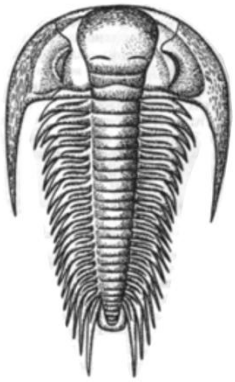
Хвостовой щит (*пигидий*), как и туловищный, иногда был округлый, а иногда сегментированный. Сегменты заканчивались двумя или множеством хвостовых шипов.

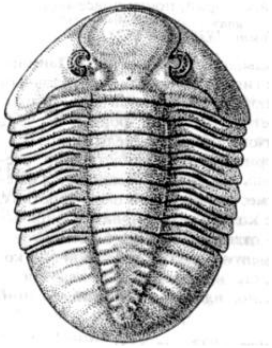
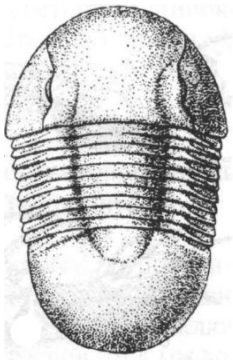
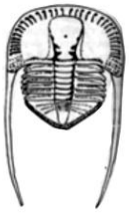
По мнению некоторых палеонтологов, одна особь трилобита в течение своей жизни линяла до 30 раз. Поэтому в ископаемом состоянии чаще встречается панцирь трилобита по частям, и одна особь может быть представлена несколькими панцирями, отвечающими разным стадиям онтогенеза.

По числу туловищных сегментов выделяют два подкласса: малочленистые и многочленистые (табл. 12).

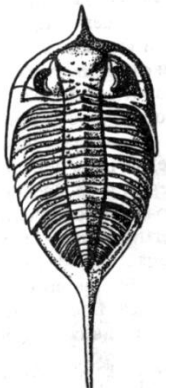
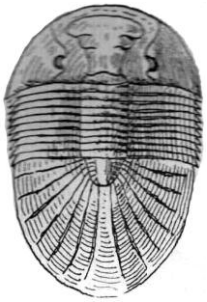
Таблица 12

Класс Trilobita. Трилобиты PZ

Подкласс	Род	Диагностика рода
Miomera. Малочленистые Є-O	*Agnostus* Є$_3$	Панцирь агностид до 1,3 см в длину с двумя сегментами в туловищном отделе и равновеликими головным и хвостовым отделами
Polymera. Многочленистые Є-P	*Paradoxides* Є$_2$ 	Панцирь крупный, до 30 см в длину. Глабель цилиндрической формы. Большой головной щит с краевой каймой и длинными щечными шипами. Маленький хвостовой щит с длинными шипами
	Olenoides Є$_2$	Панцирь крупный, до 9 см в длину. Глабель бочонкообразная, сильно выпуклая, часто с тремя характерными бороздками. Хвостовой щит сегментирован. Вокруг пигидия шипы одинаковой длины

Подкласс	Род	Диагностика рода
Polymera. Многочленистые Є-Р	*Asaphus* $O_{1–2}$ 	Панцирь средних размеров до 12 см в длину. Хвостовой и головной отделы равновеликие. Глабель грушевидной формы, гладкая. Глазки располагались на стебельках. Имеется восемь туловищных сегментов. Рахис хвостового щита сегментирован. Вели зарывающийся образ жизни, выставляя наружу стебельчатые глаза
	Illaenus O 	Панцирь средних размеров (до 6 см). Гладкие головной и хвостовой отделы, похожие по форме и размерам. Торакс состоит из 10 туловищных сегментов. Глабель почти не выражена. Глаза узкие, дуговидные, смещены на боковые стороны головного отдела. Хвостовой отдел полукруглый, гладкий, с едва намечающимся рахисом
	Phacops S-D	Панцирь до 10 см в длину. Головной щит округлой или субтрапециевидной формы, бугорчатый. Шизохроические (фасеточные) глаза расположены у края головного щита
	Trinucleus $O_{1–2}$ 	Панцирь небольшой, до 2 см в длину. Вокруг головного щита широкая краевая кайма, инкрустированная бугорками, оканчивается длинными щечными шипами, выходящими за пределы панциря

Окончание табл. 12

Polymera. Многочленистые Є-Р	*Dalmanites* O-D_1 	Панцирь средних размеров, до 7 см в длину. Головной отдел округлой формы с краевой каймой, длинными щечными шипами, примыкающими к тораксу. Хвостовой щит сегментирован с краевой каймой (четко очерчен в породе) с длинным срединным шипом
	Bronteus D 	Панцирь до 10 см. Головной щит полукруглый, вытянут в ширину. На глабели три пары бороздок. Хвостовой щит с веерообразно расходящимися широкими ребрами. На панцире многочисленные бугорки. Синоним рода *Scutellum*

Подкласс Miomera. Малочленистые Є-О (греч. *meion* – меньший; *meros* – часть). Мелкие трилобиты – не более 2,5 см, обычно от 4 до 10 мм. Количество туловищных сегментов не больше трех. Обитали только в кембрии–ордовике.

Подкласс Polymera. Многочленистые Є-Р (греч. *poly* – много; *meros* – часть). Трилобиты от средних до крупных размеров (до 70 см). Количество туловищных сегментов у полимер от 5 до 44. Существовали весь палеозой, но большого разнообразия достигли в раннем палеозое. Беспанцирные трилобиты известны из венда.

Образ жизни и условия обитания. Трилобиты вели подвижный бентосный образ жизни: ползали по дну, зарывались в мягкий грунт. Немногочисленны и пелагические формы. Большинство обитали в мелководных участках теплого моря в верхней части сублиторали.

Геологическое распространение. Трилобиты известны исключительно из отложений палеозоя. Особенно многочисленны были трилобиты в кембрии (70 родов). Они считаются «царями» кембрийских морей. Кембрийские трилобиты имеют крупные размеры (до 70 см), у них крупный головной отдел и маленький хвостовой. В ордовике в ходе

эволюции трилобиты приобрели равновеликий хвостовой и головной отделы и приспособились сворачиваться. Вероятно, это была защитная реакция на появившихся в ордовике опасных хищников – головоногих моллюсков. В силуре–девоне резко уменьшается разнообразие трилобитов, а в карбоне–перми наступает угасание класса (*Phillipsia* – последний трилобит, известный из отложений этого возраста).

Геологическое значение. Трилобиты – важнейшая группа для биостратиграфии нижнепалеозойских отложений. Многие трилобиты являются руководящими формами. Как обитатели морского мелководья, они помогают при палеогеографических реконструкциях. Большого породообразующего значения не имеют, хотя иногда встречаются **трилобитовые** известняки.

Подтип Crustaceomorpha. Ракообразные Є-Q

Класс Ostracoda. Остракоды (греч. *ostracon* – раковина, панцирь)**, или Ракушковые рачки Є-Q**

Остракоды представляют собой мелких, специализированных ракообразных.

Строение раковины. Раковина микроскопических размеров, тонкая, прозрачная, известкового состава, представляет собой две створки, которые закрывали тело рачка, сидевшего внутри. Раковина может быть гладкой или со скульптурой. Створки соединяются вдоль верхнего смычного края с помощью связки. Одна из створок обычно больше другой (рис. 46).

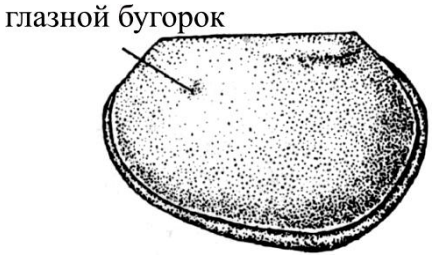


Рис. 46. Класс Ostracoda Є-Q

Образ жизни остракод и условия обитания. Остракоды обитают в водоемах различной солености, ведут бентосный и планктонный образ жизни.

Геологическое распространение. Начиная с кембрия, остракоды пользовались широким распространением. Палеозойские остракоды характеризуются относительно крупными размерами (до 2 см в длину), а мезозойские и кайнозойские обладали мелкими раковинами, не более 3 мм.

Геологическое значение. Остракоды играют огромное значение для биостратиграфии нефтегазоносных отложений палеозоя и мезозоя и для стратиграфии четвертичных отложений. Большие скопления остракод слагают известковые породы.

Тест по типу Arthropoda

1. Образ жизни трилобитов:
   а) планктон; б) нектон; в) прикрепленный бентос; г) подвижный бентос.
2. К классу Trilobita относится руководящая форма:
   а) *Caninia* C-P_1; б) *Asaphus* $O_{1–2}$; в) *Monograptus* S-D_1; г) *Atrypa* S-D.
3. Глабель, рахис, цефалон, торакс, пигидий, щеки подвижные и неподвижные, фасеточные глаза характерны для:
   а) морских ежей; б) трилобитов; в) морских пузырей; г) брахиопод.
4. Геохронологический возраст класса Trilobita:
   а) O-P; б) S-T; в) Є-P; г) Є-Q.
5. Центральная часть головного отдела называется:
   а) рахис; б) глабель; в) цефалон; г) пигидий.
6. Панцирь у трилобитов имеет состав:
   а) хитиновый; б) хитиновый, пропитанный карбонатом кальция; в) известковый; г) фосфатный.
7. Количество сегментов в туловищном отделе у трилобитов подкласса Miomera:
   а) 2–3; б) 2–6; в) 5–12; г) более 3.

Тип Echinodermata. Иглокожие Є-Q

(греч. *echinos* – еж; *derma* – кожа)

Иглокожие – это морские, стеногалинные, одиночные животные. Среди современных иглокожих выделяют пять классов: морские звезды, морские ежи, морские лилии, голотурии и офиуры. Отличительной особенностью типа является наличие пятилучевой симметрии и амбулакральной (водно-сосудистой) системы. Пятилучевая симметрия хорошо видна у морских звезд. У морских ежей проявлена в наличии пяти амбулакральных и межамбулакральных полей, а у морских лилий число рук всегда кратно пяти. В расположении амбулакральной, кровеносной, нервной и половой системах также наблюдается пятилучевая симметрия.

Строение иглокожих. Известковый скелет у иглокожих внутренний – множество пластинок сочлененных между собой, сверху покрыты кожицей. Строение иглокожих рассмотрим на примере современного морского ежа (рис. 47).

Амбулакральная, или водно-сосудистая, система состоит из *каменистого, кольцевого и пяти радиальных каналов*. Вход воды в эту систему осуществляется через отверстия в *мадрепоровой пластинке (мадрепорит)*. Вбираемая через нее вода поступает в каменистый канал (назван так потому, что стенки его пропитаны карбонатом кальция), затем в

кольцевой канал, от которого отходят пять радиальных каналов. От радиальных каналов в стороны отходят веточки с пузырьками, в которых находится амбулакральная жидкость. Радиальные каналы заканчиваются щупальцами, которые выходят через отверстия. Для передвижения животное регулирует поступление воды в амбулакральную систему, что и приводит в движение щупальца – ножки животного. Амбулакральная система является слепой, осуществление с внешней средой происходит только через мадрепорит.

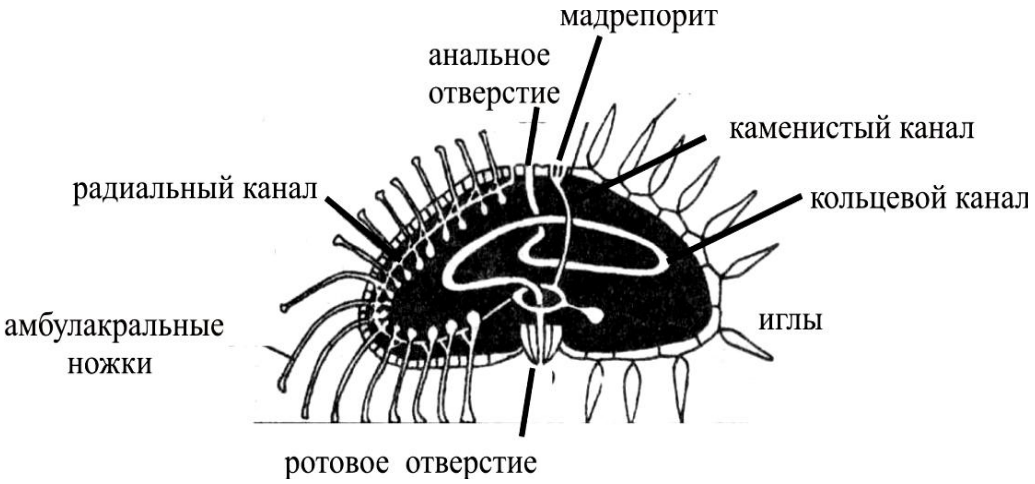


Рис. 47. Строение морского ежа

Амбулакральная система иглокожих выполняет не только функции движения, но и дыхания, осязания, светоощущения. Пищеварительная система сквозная, начинается с ротового отверстия, которое снабжено челюстным аппаратом (*аристотелев фонарь* – это пять сочлененных зубов), и заканчивается анальным отверстием.

Класс Cystoidea. Морские пузыри O-D. Полностью вымерший класс, самый первый и примитивный из иглокожих, давший начало другим иглокожим. Классификация морских пузырей приведена в табл. 13.

Таблица 13

Класс Cystoidea. Морские пузыри O-D

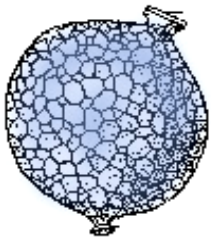
Подкласс	Род	Диагностика рода
Rhomboporita. Ромбопоровые O-D	*Echinosphaerites* $O_{2–3}$ 	Чашечка шарообразной формы. Многоугольные таблички сочленены неподвижно.

Рис. 48. Схема строения морских пузырей

Строение скелета морских пузырей. Известковый скелет состоял из *стебля*, *чашечки* и редко *брахиолей* (рук). Чашечка (размером 2–8 см) имела шарообразную, овальную или грушевидную форму. Ротовое отверстие находилось в центре верхней стороны (рис. 48). Анальное отверстие, расположенное сбоку, было прикрыто пятиугольной *анальной пирамидкой*. Брахиоли находились в непосредственной близости от ротового отверстия. Редко в ископаемом состоянии сохраняются стебель и брахиоли.

Образ жизни и условия обитания. Морские пузыри свободно лежали на дне или прикреплялись к субстрату стеблем. Они собирали пищу с помощью брахиолей. Формы стеногалинные.

Геологическое распространение. Цистоидеи, появившись в ордовике, вымерли в девоне.

Геологическое значение. Имеют важное стратиграфическое значение для ордовикских отложений. Кроме того, цистоидеи – индикаторы нормальноморского палеобассейна, сублиторальной зоны моря. Нередко образовывали целые поселения, которые сформировали эхиносферитовые известняки.

Класс Crinoidea. Морские лилии O-Q

Строение скелета. Скелет морской лилии состоит из *стебля, чашечки и рук* (число кратно пяти). Весь скелет образован многочисленными известковыми пластинками (рис. 49).

Рис. 49. Строение морских лилий

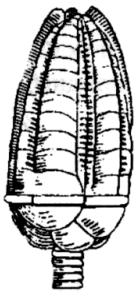
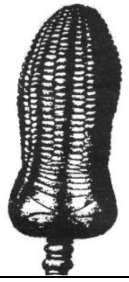
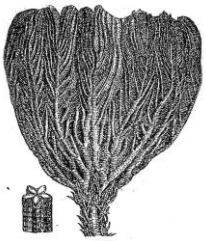
Стебель морских лилий сложен многочисленными члениками, соединенными между собой. Членики обладают радиальной симметрией. В сечении бывают округлые, пятиугольные, звездчатые (рис. 50).

Рис. 50. Членики морских лилий

Чашечка радиально-симметричная, состоит из правильно расположенных двух или трех поясов табличек. В центре чашечки расположено ротовое отверстие, анальное – сбоку. От чашечки отходят сначала пять рук, потом они ветвятся. Вместе с руками чашечка составляет *крону*. Чашечка может быть различной формы: коническая, бокаловидная, дисковидная, шаровидная.

Таблица 14

Класс Crinoidea. Морские лилии O-Q

Род	Диагностика рода
Cupressocrinus D_2ef 	Стебель в сечении четырехугольный. Круглый осевой канал. Чашечка низкая, полушаровидная, уплощенная, отделена от рук кольцом. Имеется пять крупных рук, крона закрытая
Poteriocrinus D-P	Стебель в сечении округлый. Осевой канал стебля круглый. Чашечка бокаловидная, трехрядная. Руки длинные, дважды дихотомирующие
Encrinus T_2 	Стебель в сечении округлый. Центральный канал круглый. Чашечка средняя, крона закрытая. Имеется 10 рук. На каждой из рук наблюдается зигзагообразная бороздка
Pentacrinus MZ 	Стебель короткий, в сечении пятиугольный. Чашечка маленькая. Руки неоднократно ветвятся, образуя большую крону, снабжены пиннулами

Руки состоят из члеников и предназначены для сбора пищи. Они снабжены короткими членистыми придатками – *пиннулами*. В процессе

эволюции замечено увеличение длины рук (у некоторых современных форм доходит до 17 метров). Морские лилии наряду с головоногими моллюсками (кальмарами) являются самыми крупными беспозвоночными животными. Классификация морских лилий приведена в табл. 14.

Образ жизни и условия обитания. Морские лилии ведут неподвижный образ жизни, прикрепляясь к морскому дну. В мезозое появились формы, которые утратили стебель и перешли к планктонному образу жизни. В современных морях большинство морских лилий бесстебельчатые и ведут свободный бентосный образ жизни, поселяясь на небольших глубинах. Стебельчатые морские лилии переместились на большие глубины.

Геологическое распространение. Морские лилии появились в ордовике, произошли от цистоидей, достигли большого разнообразия в морях позднего палеозоя. Дожили до наших дней.

Геологическое значение. После гибели морские лилии распадались на множество члеников, слагая криноидные известняки. Поскольку это животные стеногалинные, то они важны в палеогеографических реконструкциях морского бассейна. Некоторые криноидеи являются руководящими формами.

Класс Echinoidea. Морские ежи O-Q

Морские ежи – это подвижные, стеногалинные, правильной и неправильной формы (плоские, шатрообразные, конусовидные, шляпообразные, сердцевидные) иглокожие (табл. 15). Панцирь разделен на пять амбулакральных и пять межамбулакральных полей. На более узких амбулакральных полях находятся поры для выхода амбулакральных ножек. Широкие интерамбулакральные поля несут бугорки, на которые крепятся длинные и короткие иглы.

Таблица 15

Отличия правильных морских ежей от неправильных

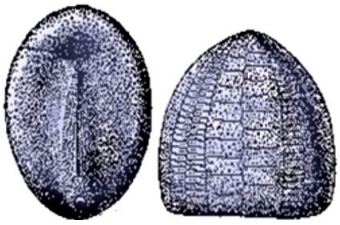
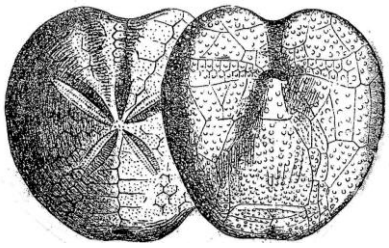
Правильные морские ежи	*Неправильные морские ежи*
Форма скелета шаровидная	Форма разнообразная: сердцевидная, шляпообразная, конусовидная и др.
Пятилучевая симметрия	Двусторонняя симметрия
Ротовое отверстие в центре нижней стороны, анальное диаметрально противоположно	Ротовое и анальное отверстия на нижней стороне
Челюстной аппарат расположен вертикально	Челюстной аппарат расположен наклонно или отсутствует

У морских ежей просматривается переход от пятилучевой симметрии к двусторонней. Классификация морских ежей приведена в табл. 16.

Строение морских ежей рассмотрено выше.

Таблица 16

Класс Echinoidea. Морские ежи O-Q

Род	Диагностика рода
Cidaris T_3-KZ	Правильный морской еж. Панцирь шаровидный, уплощенный. Амбулакральные и межамбулакральные поля расположены меридионально
Echinocorys K_2-Ꝑ$_1$ 	Неправильный морской еж. Шатровидной формы, двусторонне-симметричный. Вели малоподвижный образ жизни на мягких грунтах
Micraster K_2-Ꝑ$_1$ 	Неправильный морской еж. Сердцевидной формы. Панцирь двусторонне-симметричный. Ротовое отверстие щелевидное, смещено вперед по радиусу-амбулакру, челюсти отсутствуют. Вели малоподвижный образ жизни на мягких грунтах
Clypeaster Ꝑ$_2$-Q	Неправильный морской еж, шляпообразной формы. Ротовое отверстие в центре нижней стороны, анус смещен на бок. Амбулакральные поля лепестковидные. Ведут малоподвижный образ жизни на илистом грунте
Scutella KZ	Неправильный плоский морской еж. Радиусы-амбулакры петлевидные. Ротовое отверстие в центре нижней стороны, анус смещен на бок. Обитатель прибрежно-морской полосы

Образ жизни и условия обитания. Морские ежи, как и все представители типа, стеногалинные животные, обитатели мелководья. Ведут подвижный бентосный образ жизни: ползают, реже зарываются в грунт. Некоторые представители вели малоподвижный образ жизни (*Clypeaster),* некоторые зарывались в грунт с помощью игл (*Micraster*). Собирали мелкий органический детрит, измельчали с помощью «аристотелева фонаря». Длинные иглы служат для движения и защиты.

Геологическое распространение. Древние морские ежи появились в ордовике. В юрском и меловом периодах пережили период расцвета. Ордовик–современность.

Геологическое значение. Морские ежи – руководящие формы для мезозоя и кайнозоя. Они являются обитателями морского мелководья, илистого грунта, поэтому помогают в восстановлении палеогеографических условий осадконакопления. Плоские формы рода *Scutella* показывают литоральную, или прибрежно-морскую, зону моря.

Тест по типу Echinodermata

1. Время существования морских пузырей (класс Cystoidea):
   а) O-D; б) MZ; в) C-P; г) O-Q.
2. Название системы, которая характерна только для представителей типа иглокожих (Echinodermata):
   а) нервно-мышечная; б) выделительная; в) амбулакральная; г) дыхательная.
3. Мадрепорит у иглокожих – это:
   а) вход в амбулакральную систему; б) челюстной аппарат; в) поры на амбулакральных пластинках; г) глазные пластинки.
4. Прикрепленный образ жизни из иглокожих ведут:
   а) плоские морские ежи; б) криноидеи; в) морские звезды; г) голотурии.
5. Сердцевидный морской еж называется:
   а) *Cidaris* T_3-KZ; б) *Scutella* ~~P~~-Q; в) *Micraster* K_2-~~P_1~~; г) *Clypeaster* ~~P_2~~-Q.
6. Пятиугольный в сечении стебель имеет морская лилия рода:
   а) *Encrinus* T_2; б) *Poteriocrinus* D-P; в) *Cupressocrinus* D_2ef; г) *Pentacrinus* MZ.
7. Геохронологический возраст класса Crinoidea:
   а) S-T; б) D-Q; в) C-Q; г) O-Q.
8. Криноидные известняки образуют:
   а) морские ежи; б) морские пузыри; в) морские лилии; г) морские звезды.
9. В литоральной части морского бассейна обитает:
   а) *Cupressocrinus*; б) *Clypeaster*; в) *Scutella*; г) *Cidaris.*

Тип Mollusca. Мягкотелые V-Q

(лат. *molluscus* – мягкотелый)

Моллюски – одиночные трехслойные первичноротые животные, обитающие в морях, солоноватоводных, опресненных и пресноводных бассейнах, а также на суше. Они распространены от тропических областей до крайнего севера. Мягкотелые, или моллюски, составляют ясно обособленную группу, и уже больше ста лет назад их начали рассматривать как самостоятельный тип животных. В настоящее время насчитывается примерно 180 000 видов, в том числе около 50 000 ископаемых.

Мягкое тело моллюсков не сегментировано, у большинства из них тело состоит из головы, туловища и ноги. Нога представляет собой разросшуюся стенку туловища. Голова и нога есть не у всех представителей типа. Для моллюсков характерна твердая минеральная раковина (за редким исключением). Внутренние органы (мягкое тело моллюска) заключены в складку кожи – *мантию*, которая выделяет раковину в процессе роста. Начальная стадия развития моллюска (*онтогенез*) напоминает развитие аннелид (кольчатых червей), которые, вероятно, являются их предками.

Моллюски известны с конца вендского периода. Они широко распространены во времени и пространстве, как уже упоминалось выше, поэтому их изучение играет важную роль для познания развития органического мира и определения возраста горных пород, содержащих их остатки.

На основе строения раковины и мягкого тела в типе выделяют восемь классов: Monoplacophora, Scaphopoda, Tentaculita, Hyolita, Loricata, Bivalvia, Gastropoda, Cephalopoda.

Особо важное геологическое значение имеют классы Bivalvia, Gastropoda и Cephalopoda.

Класс Bivalvia. Двустворчатые моллюски Є-Q.

К двустворчатым (пластинчатожаберным – Lamellibranchiata, или топороногим – Pelecypoda) относятся одиночные, двусторонне-симметричные, лишенные головного отдела животные. Мягкое тело их покрыто мантией и известковой раковиной, состоящей из двух створок. Нога у большинства бивальвий имеет клиновидную или топоровидную форму, но у некоторых представителей класса нога редуцирована.

Строение мягкого тела. Нога, удлиненное мускулистое образование, размещается на брюшной стороне туловища в передней части тела. Нога служит для ползания, зарывания или сверления, имеет килевидную («топорообразную»), языкообразную форму. У прикрепленных разновидностей бивальвий (*Ostrea, Mytilys, Inoceramus* и др.) нога отсутству-

ет. Туловище располагается над ногой. В нем размещаются пищеварительная (ротовое отверстие, пищевод, желудок, кишечник, анус), кровеносная («сердце» и сосуды), упрощенная нервная, выделительная, половая системы. Все внутренние органы окружены кожистой оболочкой – мантией (рис. 51). Складки ее плотно прилегают друг к другу, формируя мантийную полость, которая сообщается с внешней средой только в определенных местах: на переднем конце тела существует отверстие для ноги, сзади расположены два *сифона* – нижний жаберный и верхний анальный, или выводной. Мантия, прирастая к внутренней поверхности раковины, образует *мантийную линию с изгибом (мантийным синусом*) в заднем крае. Глубина мантийного синуса связана с длиной сифонов и отражает глубину зарывания двустворки.

Рис. 51. Строение мягкого тела двустворки

Рис. 52. Строение раковины двустворки

Строение раковины. Раковина бивальвий состоит из двух створок. В каждой створке различают *макушку* – это начальная часть створки; *спинной или замочный край* – верхний; *брюшной край* – это нижний край раковины; *передний край* – определяют по наибольшему приближению макушки; *задний край* – определяют по положению мантийного синуса (рис. 52).

Створки называют *правой и левой*. Чтобы определить, какая створка правая, какая левая, раковину равностворчатого моллюска ориентируют макушкой вверх, задним концом тела к себе: тогда створка, что находится справа, будет правой.

Рис. 53. Внутренняя скульптура раковины бивальвий

Раковина может открываться и закрываться. Приоткрывание створок происходит благодаря упругости связки (она стягивает макушки створок), а закрывание производится *мускулами-аддукторами*, от которых остаются отпечатки на внутренней поверхности раковины (рис. 53). Прочность и постоянство направления смыкания обеспечивает замочный аппарат (*замок*), описание которого дается ниже.

Размеры раковин варьируют в широких пределах: от долей до тысячи миллиметров (современный род *Tridacna*). Величина раковины, толщина стенок, характер скульптуры могут служить косвенным доказательством благоприятных или неблагоприятных условий обитания.

Форма раковин разнообразная и является одним из основных диагностических признаков. Известны шаровидные или близкие к ним («сердцевидки»), овальные, ножевидные, округлые, треугольные и конусоообразные (группа рудистов), уплощенные, дисковидные (рис. 54). Встречаются раковины сложной формы, представляющие собой комбинацию различных геометрических тел.

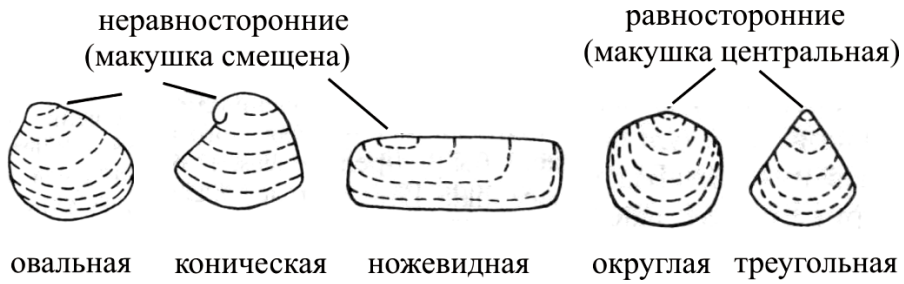


Рис. 54. Форма раковин двустворок (И.А. Михайлова, О.Б. Бондаренко, 1997)

Раковины двустворок могут быть равносторонними и неравносторонними (рис. 55). *Равносторонними* называют створки, макушка которых равноудалена от переднего и заднего краев раковины.

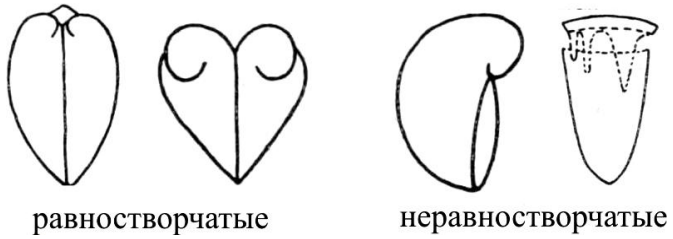


Рис. 55. Равностворчатые и неравностворчатые створки бивальвий (И.А. Михайлова, О.Б. Бондаренко, 1997)

Двустворки бывают *равностворчатыми и неравностворчатыми*. Те из них, которые ведут прикрепленный образ жизни, имеют *неравностворчатые* раковины, например *Hippurites* K_2, *Diceras* J_3, *Inoceramus* J-K, *Ostrea* K-KZ и др. У равностворчатых двустворок, ведущих подвижный образ жизни, плоскость симметрии проходит между створками.

Наружная поверхность створок бывает гладкой, покрытой линиями нарастания или скульптированной (рис. 56). Скульптура главным образом радиальная, если ребра, складки, кили расходятся от макушки (*Arca* J_3-Q, *Pecten* Ꝑ$_2$-Q), и концентрическая – лучеобразно идущая параллельно брюшному краю (*Buchia* J_2-K_1, *Inoceramus* J-K, *Venus* Ꝑ$_2$-Q и др.). Реже встречается сетчатая скульптура.

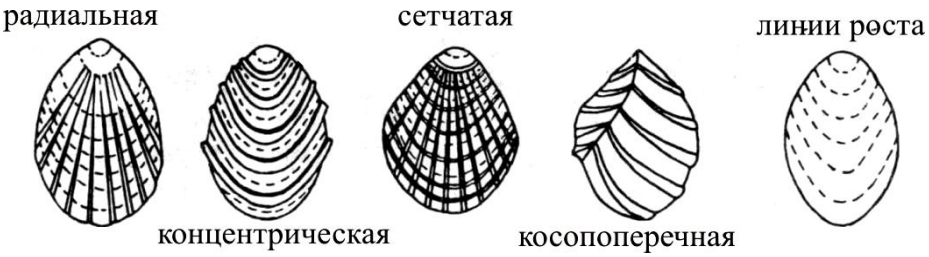


Рис. 56. Скульптура створок бивальвий (И.А. Михайлова, О.Б. Бондаренко, 1997)

Типы замков бивальвий. Замок, соединяющий створки, состоит из чередующихся выступов – *зубов* – и углублений – зубных ямок. Замок располагается вдоль спинного края, под макушкой. Зубы одной створки входят в соответствующие зубные ямки другой створки. Различают следующие типы замков:

1. Таксодонтный, или рядозубый, зубы которого имеют почти равные размеры и расположены в один ряд – прямой или изогнутый (род *Arca* J_3-Q).

2. Гетеродонтный, или разнозубый, в котором различают зубы основные (кардинальные) и боковые (латеральные) (род *Cardium* N-Q).

3. Схизодонтный, или расщепленнозубый, у которого один из кардинальных зубов раздвоен и покрыт насечками (роды *Trigonia* T_3-K_1, *Unio* J-Q).

4. Пахиодонтный, или толстозубый. Зубы не равны по величине и сильно утолщены.

5. Дисодонтный замок. Зубы совсем отсутствуют. Створки раскрываются при помощи связки, а захлопываются мускулом в случае опасности под действием нервного импульса (роды *Ostrea* K-Q, *Inoceramus* J-K, *Pecten* Ꝑ$_2$-Q и др.).

Систематика ископаемых двустворок основана главным образом на особенностях строения замка. Выделяют от шести до десяти отрядов, из которых мы рассмотрим пять, названных по соответствующим типам замка: Taxodonta, или рядозубые; Heterodonta, или разнозубые; Schizodonta, или расщепленнозубые; Pachyodonta, или толстозубые; Dysodonta, или беззубые (табл. 17). Классификация и краткая характеристика родов приведены ниже в табл. 18.

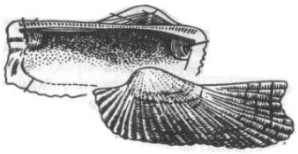
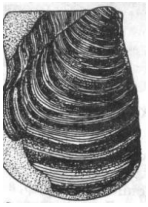
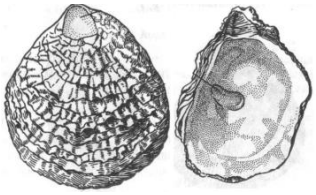
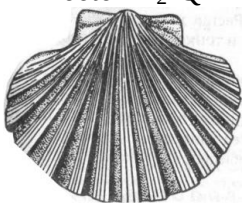
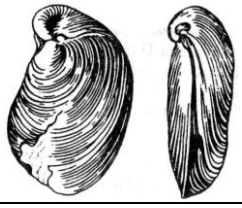
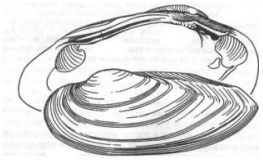
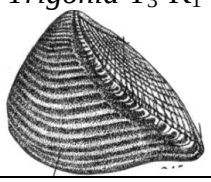
Таблица 17

Типы замков бивальвий

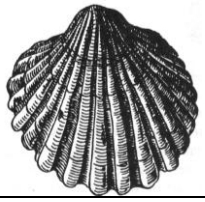
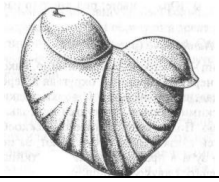
Тип замка	Внешний вид
Taxodonta. Рядозубый	
Heterodonta. Разнозубый	ямка для связки боковой зуб кардинальный зуб
Schizodonta. Расщепленнозубый	расщепленный зуб
Dysodonta. Беззубый	связка сводящий мускул
Pachyodonta. Толстозубый	

Таблица 18

Класс Bivalvia. Двустворчатые моллюски Є-Q

Отряд	Род	Диагностика рода
Taxodonta. Рядозубые $Є_2$-Q	*Arca* J_3-Q 	Раковина равностворчатая, трапециевидная, равномускульная, скульптура радиальная. Замочный край прямой, равен длине раковины. Обитают на скалистых грунтах, крепятся с помощью биссусных нитей
Dysodonta. Беззубые O-Q	*Inoceramus* J-K 	Раковина от равностворчатой до неравностворчатой. Створки толстые, с резкой концентрической скульптурой в виде ребер и складок. Прикрепленный или свободно лежащий бентос
	Ostrea K-KZ  *«устрица»*	Раковина средних и крупных размеров, неравностворчатая, с толстым пластинчатым слоем. Скульптура причудливой формы, разная. Прикрепленный и свободно лежащий бентос на скалистом и каменистом грунте
	Pecten $Ꝑ_2$-Q  *«морской гребешок»*	Раковина крупная, реже средних размеров, неравностворчатая, округлой формы с ушками. Наружная поверхность раковины с радиальными ребрами. Ведут подвижный образ жизни, иногда свободно лежат на дне
	Buchia J_2-K_1 	Раковина маленькая, неравностворчатая, округлая, вытянута в ширину, с тонкой концентрической скульптурой. Левая створка более выпуклая, с клювовидно загнутой макушкой
Schizodonta. Расщеплено-зубые O-Q	*Unio* J-Q 	Раковина средних размеров, гладкая, равностворчатая, вытянута в длину, темно-зеленого и бурого цветов. Пресноводные
	Trigonia T_3-K_1 	Раковина тригонии средних размеров, имеется *киль*, относительно которого по обе стороны разная скульптура: концентрическая и радиальная. Ползающий, иногда прикрепленный бентос

Окончание табл. 18

Отряд	Род	Диагностика рода
Heterodonta. Разнозубые S-Q	*Cardium* N-Q 	Раковина при взгляде с боку имеет сердцевидную форму, маленьких и средних размеров, округлая с радиальными ребрами. Нижние края ребер иногда шиповатые
	Venus $Ꝑ_2$-Q	Раковина толстостенная, округленно-треугольная, с концентрической скульптурой
Pachyodonta. Толстозубые; Rudistae. Рудисты J_3-K	*Diceras* J_3 	Раковина крупная, с роговидно загнутыми макушками обеих створок. Свободный или прикрепленный бентос
	Hippurites K_2	Раковина конусовидная, неравностворчатая. Нижняя створка высококоническая, а верхняя – крышечковидная. Высота раковины иногда достигает 1 м. Прикрепленный бентос

Образ жизни и условия обитания. Двустворки исключительно водные животные, в основном морские, реже пресноводные (семейство Unionidae). По завершении личиночной стадии они ведут придонный образ жизни. Одни из них ползают или зарываются в мягкий мелкоилистый грунт при помощи ноги (равностворчатые), но большинство двустворок – сидячий или прикрепленный бентос. Прикрепляются бивальвии различными способами: путем цементации нижней створки, прирастая ко дну макушкой одной из створок (Rudistae) или приклеиваясь к камням, раковинам биссусовыми нитями в мелководной зоне моря (род *Mytilus*). Многие обитатели прибрежного мелководья приспособились к сверлению норок в твердом скалистом грунте.

Некоторые двустворки за счет ритмичного открывания и закрывания створок приспособились к перемещению в придонной толще воды. Представители семейства Pectenidae могут непродолжительное время плавать или прыгать, с силой выталкивая воду створками. Во взрослом состоянии они лежат на дне.

По способу питания двустворок разделяют на четыре группы: фильтраторы, грунтоеды, «хищники» и древоточцы (род *Pholas*).

Захороняются двустворки чаще в карбонатных породах, где раковины их сохраняются в целом виде. В конгломератах и песках литорали раковины сильно раздроблены, иногда до стадии детрита. На глубинах от 20 до 50 м часто образуются массовые поселения, в ископаемом состоянии их называют фацией устричных банок. Рудисты при массовом распространении в теплых мелководных морях участвуют в создании рифовых фаций.

Геологическое распространение. Первые двустворки появились еще в раннем кембрии (криптодонты, т. е. «скрытозубые»), в среднем кембрии – «таксодонты». Развитие бивальвий осуществлялось различными темпами: на протяжении палеозойской эры появились все отряды, кроме рудистов. Есть роды, известные с ордовика до нашего времени, например род *Pteria*. В мезозойскую эру, с позднего триаса и особенно в юрском и меловом периодах, появляются представители разных отрядов, виды которых существовали непродолжительное время (*Inoceramus* J-K, *Trigonia* T_3-K_1, *Buchia* J_2-K_1). Период жизни некоторых видов кайнозойских двустворок достигал до 1,5 млн лет [1]. В кайнозое разнообразие двустворок несколько меньше, чем в мезозое.

Геологическое значение. Как известно, особо важное стратиграфическое значение имеют роды и виды, просуществовавшие непродолжительное время и распространившиеся широко в пределах ареала обитания. Для расчленения и датировки палеозойских отложений бивальвии большой роли не играют по сравнению с другими ископаемыми. В мезозое и кайнозое количество быстро эволюционировавших родов и видов значительно возрастает. Для триаса это *Monotis ochotica* T., для отдельных эпох и веков юрского-мелового периодов это виды *Inoceramus balticus* Boehm. K_2, *Trigonia cardissoides* Lamarck J_2, *Buchia mosquensis* Rouillier J_3v^1 и др.

Для палеогеографических реконструкций важны размеры, степень сохранности раковин, характер их скульптуры, характер захоронения (*тафономический анализ*). Устричные банки, скопления рудистов свидетельствуют о небольших глубинах, нормальной солености моря. Самые крупные бивальвии, существующие в современных океанах, например *Tridacna* (1 м длиной), обитают на глубине от 5 до 15 м.

Породообразующее значение двустворок также достаточно велико. Имея известковую раковину, скопления двустворок впоследствии образуют ракушняковые известняки (зачастую вместе с гастроподами), устричные банки из таких родов, как *Ostrea, Gryphea, Inoceramus* и др. Рудисты поздней юры–мела участвовали в строении рифов. Так, *Hippurites* K_2 мог достигать до метра в высоту. Известняки служат хорошим строительным материалом и ловушками для нефти.

Тест по классу Bivalvia

1. Класс Bivalvia разделяют на отряды на основании:
   а) образа жизни; б) типа строения раковины; в) типа зубного аппарата; г) скульптуры раковины.
2. Двустворки обитают только в:
   а) морских бассейнах; б) морских, пресноводных и солоноватоводных бассейнах; в) морских, пресноводных бассейнах и на суше; г) пресноводных бассейнах.
3. Самый древний отряд двустворок:
   а) Dysodonta; б) Taxodonta; в) Pachyodonta; г) Schizodonta.
4. Вымерший отряд двустворок:
   а) Taxodonta; б) Rudistae; в) Dysodonta; г) Heterodonta.
5. У какого рода толстые зубы:
   а) *Hippurites*; б) *Cardium*; в) *Ostrea*; г) *Trigonia*.

Класс Gastropoda. Брюхоногие ₵-Q (греч. *gaster* – желудок, *podos* – нога)

Гастроподы – самый многочисленный класс в типе Mollusca, насчитывающий более 100 тысяч видов, ископаемых описано примерно 15 000 видов. Но палеозойские брюхоногие изучены слабо. Гастроподы обитают в самой различной обстановке: в морях нормальной солености, в опресненных, солоноватоводных, пресных водоемах и на суше от приполярных областей до тропиков. Размеры раковин варьируются от 0,1 до 300 мм. В Большом Барьерном рифе Австралии обнаружена раковина длиной 60 см. Мягкое тело заключено в цельную раковину различного вида: обычно спирально-коническую, реже спирально-плоскостную или колпачковидную. У некоторых брюхоногих раковина отсутствует. С внешней средой животное сообщается через устье (*апертура*). Устье у спирально-конических и спирально-винтовых раковин расположено справа, если раковину ориентировать макушкой вверх, а устьем к себе. Такие раковины называют правозавитые. Гораздо реже встречаются левозавитые раковины (*Spiratella* $₽_2$-Q).

Строение мягкого тела. Главная особенность гастропод в том, что мягкое тело сравнительно отчетливо разделено на три отдела:

- более или менее хорошо обособленную *голову* с парными щупальцами и глазами;
- кожно-мускульный висцеральный (внутренностный) мешок, или *туловище*;
- мускульную *ногу*, уплощенную снизу и приспособленную для ползания.

В ротовой полости есть язычок, покрытый огромным количеством роговых зубчиков – «терка», или *радула*. Служит для перетирания пищи.

Для гастропод характерна асимметрия мягкого тела и раковины. Внутренностный мешок занимает всю полость раковины и закручен вместе с ней в спираль. Нога гастропод втягивается внутрь раковины и закрывается *крышечкой* (известковой или роговой), располагающейся на задней части ноги. Крышка есть не у всех гастропод.

Среди гастропод встречаются как водные, дышащие жабрами, так и наземные виды, которые дышат легкими.

Строение раковины. Раковина гастропод состоит из трех слоев: наружный – органический, придающий разную окраску раковине; средний – призматический, состоящий из арагонита; внутренний – перламутровый, выделяемый мантией, присутствует не у всех гастропод. Раковина гастропод бывает четырех типов: в основном спирально-коническая («улитковидная»), реже спирально-плоскостная, колпачковидная и очень редко – спирально или червеобразно завитая (род *Vermetus* N-Q). В строении спирально-конической раковины различают: *макушку*, или *вершину* (начальная точка роста); *последний оборот*, которому принадлежит устье; *завиток*, или *протоконх*, – вся остальная часть раковины, расположенная между макушкой (вершиной) и последним оборотом (рис. 57). Линии между оборотами называются *шовными (шов)*. Скульптура раковины чрезвычайно разнообразна, но в целом это: утолщение, выросты, шипы, ребра, параллельные или перпендикулярные шовным линиям. Раковина может быть и гладкая.

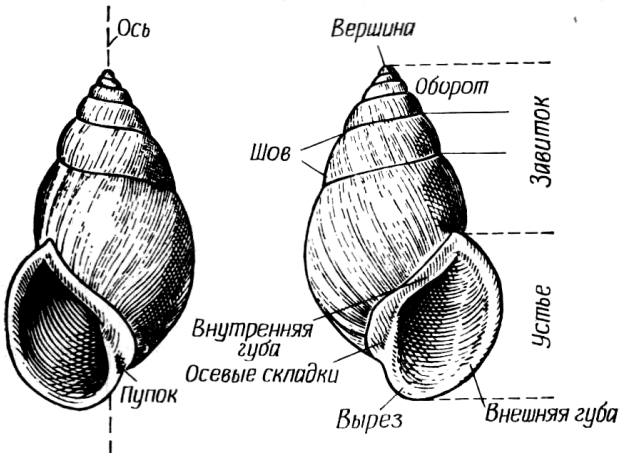


Рис. 57. Строение раковины гастропод (Полевой атлас…, 1955)

Устье может быть *голостомным* (*цельнокрайним)* (рода *Turritella, Lymnaea* и др.) или *сифоностомным* – вытянутым в трубку. Таким устьем обладают хищные (плотоядные) гастроподы, например род *Murex* KZ.

Классификация брюхоногих моллюсков основана на способе дыхания и расположения жабр относительно сердца. Выделяют три подкласса: Prosobranchia. Переднежаберные Є-Q; Opistobranchia. Заднежабер-

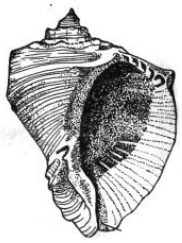
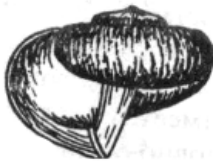
ные C-Q и Pulmonata. Легочные C-Q. Наиболее многочисленны и разнообразны переднежаберные, которые разделены на три отряда. Классификация класса приведена в табл. 19.

Таблица 19

Класс Gastropoda. Брюхоногие ~~Є~~-Q

Подкласс	Отряд	Род	Диагностика рода
Prosobranchia. Переднежаберные ~~Є~~-Q	Archaeogastropoda ~~Є~~-Q	*Bellerophon* S-T_1	Раковина бочонкообразная, спирально-плоскостная, состоит из быстровозрастающих оборотов, перекрывающих друг друга. Устье широкое, округлое, с выемкой на последнем обороте. Ползали по дну
		Euomphalus S-P_1	Раковина дисковидно-уплощенная, близкая к спирально-плоскостной форме. Обороты угловатые, образуют широкий завиток. Устье округленно-многоугольное
		Patella ~~P~~$_2$-Q *«морское блюдечко»*	Раковина колпачковидная, макушка почти спиральная. Скульптура четкая, радиально-ребристая. Малоподвижный бентос, литораль. Присасываются к поверхности валунов.
		Vermetus N-Q	Раковина «червеобразная». Начальный оборот закручен в правильную спираль
	Mesogastropoda O-Q	*Turritella* K-Q	Раковина спиральнозавитая, высокая, башенковидная. Скульптура – спиральные ребра. Устье округлое. Высота завитка в несколько раз больше высоты последнего оборота. Малоподвижный бентос, литораль

Окончание табл. 19

Подкласс	Отряд	Род	Диагностика рода
Prosobranchia. Переднежаберные ЄQ	Neogastropoda K-Q	*Rapana* Ꝑ$_3$-Q 	Раковина толстостенная, спирально-завитая, с невысоким ступенчатым завитком. Скульптура – спиральные ребра, бугорки
Opisthobranchia. Заднежаберные C-Q	Pteropoda. Крылоногие KZ	*Spiratella* Ꝑ$_2$-Q 	Раковина маленькая, до 2 мм, гладкая, с низким протоконхом и крупным последним оборотом. Левозавитая, состоящая из вздутых быстровозрастающих оборотов
Pulmonata. Легочные C-Q	–	*Planorbarius* Ꝑ$_2$-Q *«катушка»*	Раковина тонкая, гладкая, спирально-плоскостная, асимметричная с вдавленным протоконхом. Устье овальное
		Lymnaea KZ *«прудовик»*	Раковина тонкая, гладкая, спиральнозавитая, с острой макушкой, веретеновидная, с большим последним оборотом. Обороты быстровозрастающие. Устье овальное, голостомное
		Helix N-Q *«виноградная улитка»*	Раковина тонкая, спиральнозавитая, шаровидная, с большим последним оборотом. Почти гладкая раковина с цветными полосами

Подкласс Prosobranchia. Переднежаберные Є-Q

К отряду **Archaeogastropoda (Є-Q)** относятся наиболее примитивные брюхоногие, имеющие такие типы раковин, как колпачковидная (род *Patella* $Ꝑ_2$-Q), спирально-плоскостная (род *Bellerophon* S-T_1) и спирально-коническая с мантийной щелью.

Отряд Mesogastropoda (O-Q) объединяет роды, имеющие раковину спирально-плоскостную, в основном спирально-коническую, редко колпачковидную или червеобразную (род *Vermetus* N-Q). Брюхоногие с червеобразной раковиной перешли к пассивному сидячему образу жизни, в отличие от других ползающих родов. Некоторые мезогастроподы, наряду с легочными, приспособились к обитанию в пресноводных бассейнах (род *Viviparus* J_2-Q).

Отряд Neogastropoda (K_2-Q) включает хищных брюхоногих, обладающих спирально-конической или спирально-винтовой раковиной, для которых характерен хорошо развитый сифональный канал (роды *Murex* KZ, *Buccinum* KZ) или разрез на внешней губе (род *Rapana* $Ꝑ_3$-Q).

Подкласс Opistobranchia. Заднежаберные C-Q

Отряд Pteropoda. Крылоногие Ꝑ-Q. Отряд объединяет мелких «голых» или с небольшой раковиной гастропод. Это своеобразные заднежаберные, у которых нога видоизменена в два крыловидных плавника, благодаря чему они ведут пелагический образ жизни, после гибели оседают на дно (род *Spiratella* $Ꝑ_2$-Q).

Подкласс Pulmonata. Легочные C-Q

Это легочные брюхоногие, имеющие спирально-коническую раковину (*Lymnaea* J-Q, *Helix* N-Q), некоторые не имеют раковины (голые слизни), отдельные роды обладают асимметричной, почти спирально-плоскостной раковиной (*Planorbarius* $Ꝑ_2$-Q), но *умбо (пупок*) с одной стороны больше заглублен.

Образ жизни и условия обитания. В настоящее время гастроподы встречаются как в морских, так и в лагунных и пресноводных водоемах, некоторые приспособились к обитанию в наземных условиях и распространены во всех климатических зонах. Гастроподы селятся в морях от литорали до абиссали, достигая наибольшего разнообразия в неритовой области моря. Большинство морских гастропод ведут бентосный подвижный образ жизни, реже прикрепляются ко дну и являются биофильтраторами (род *Vermetus*). Среди подвижных есть растительноядные, хищники, падалееды и грунтоеды. Колпачковидные формы присасываются к грунту. Птероподы обитают в пелагической области морей, т. е. ведут планктонный образ жизни.

Геологическое распространение. В кембрийском периоде появились переднежаберные гастроподы, в каменноугольном периоде от них

произошли заднежаберные и легочные, однако максимального распространения гастроподы достигли в кайнозое.

Геологическое значение. В стратиграфическом отношении гастроподы используются для установления возраста в основном кайнозойских отложений, так как именно в это время они достигли расцвета. В мезозое они встречаются реже, а для стратиграфии палеозоя их роль незначительна вследствие слабой изученности. Большое значение брюхоногие моллюски имеют для восстановления физико-географических условий, т. е. в палеогеографии. Это объясняется разнообразием условий их обитания. Иногда гастроподы создают значительные скопления после гибели и образуют птероподовые известняки и ракушечники.

Тест по классу Gastropoda

1. Класс Gastropoda разделяют на подклассы на основании:
   а) образа жизни; б) типа строения раковины; в) способа дыхания и расположения жабр; г) способа размножения.
2. Легочное дыхание имеет род:
   а) *Rapana*; б) *Spiratella*; в) *Patella*; г) *Helix*.
3. Самые древние представители гастропод:
   а) Mesogastropoda; б) Pulmonata; в) Archaeogastropoda; г) Opisthobranchia.
4. Породообразующее значение имеют:
   а) *Patella*; б) *Pteropoda*; в) *Lymnaea*; г) *Turritella*.
5. Какой из названных родов имеет конвергентное сходство с родом *Serpula*:
   а) *Euomphalus*; б) *Rapana*; в) *Spiratella*; г) *Vermetus*.

Класс Cephalopoda. Головоногие Є$_3$-Q (греч. *kephale* – голова; *podos* – нога)

Головоногие – это морские стеногалинные двусторонне-симметричные животные с хорошо обособленной головой и самой высокоразвитой нервной системой среди беспозвоночных. Их часто называют приматами моря. Среди цефалопод известно 600 видов современных и около 10 000 ископаемых видов. Головоногих делят на наружнораковинных и внутреннераковинных. К современным наружнораковинным головоногим принадлежит род *Nautilus*, а внутреннераковинные представлены тремя отрядами: кальмары, каракатицы и осьминоги. Вымершие головоногие моллюски объединяют аммонитов, белемнитов, ортоцератоидей, эндоцератоидей и другие группы. Размеры мягкого тела современных кальмаров достигают 18 м: 6 м мешковидное тело с го-

ловой и 12 м щупальца. Раковины ископаемых аммонитов юрского периода в тропических морях достигали двух метров в диаметре.

Строение мягкого тела. Головоногие имеют двусторонне-симметричное мешковидное тело с хорошо обособленной головой. *Нога,* сросшаяся с *головой,* преобразована в *щупальца* и *воронку*. Воронка представляет из себя коническую трубку, которая одним концом сопряжена с мантией, а другим обращена во внешнюю среду. Через воронку из мантийной полости моллюск выбрасывает воду и движется реактивно задним концом тела вперед. Щупалец может быть до 100. Они расположены вокруг ротового отверстия. На щупальцах находятся присоски, с помощью которых животное удерживает добычу. У кальмаров имеются конхиолиновые крючочки ловчих рук – *онихиты*.

Цефалоподы по способу питания – хищники. В ротовой полости у них, как и у гастропод, расположена *радула* для измельчения пищи. Щупальца служат для передвижения, захвата пищи и защиты от врагов. Животные дышат жабрами, расположенными в мантийной полости.

Высокого уровня развития достигают нервная и кровеносная системы и органы чувств. Головные нервные узлы образуют подобие головного мозга, прикрытого сверху хрящевидной капсулой. Зрение головоногих стереоскопическое. Глаза гигантских кальмаров достигают 30 см, в то время как у кита всего 10 см. У некоторых современных цефалопод есть чернильный мешок, служащий для защиты.

Строение раковины. Раковина головоногих моллюсков может быть прямая, изогнутая или спирально-свернутая (рис. 58), двусторонне-симметричная, известковая, открывающаяся наружу устьем (апертурой). При опасности головной отдел вместе с щупальцами втягивается в раковину и закрывается *капюшоном*.

В раковине выделяется наружная сторона – *брюшная*, внутренняя – *спинная*, а также боковые стороны.

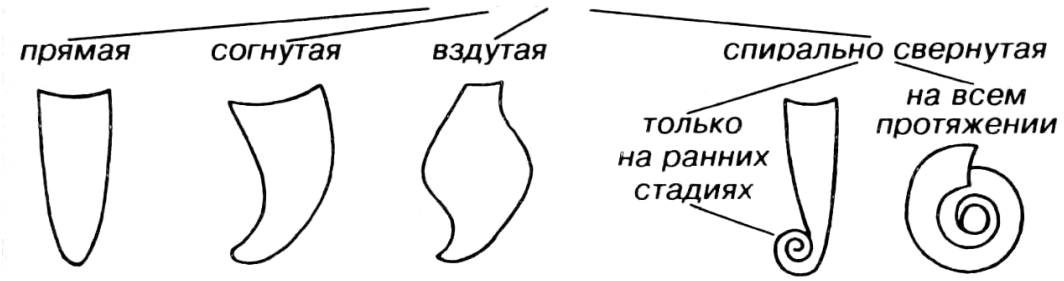


Рис. 58. Форма раковин головоногих моллюсков (И.А. Михайлова, О.Б. Бондаренко, 1997)

Раковины головоногих моллюсков разделены на камеры перегородками (септами), которые бывают различных очертаний (рис. 59).

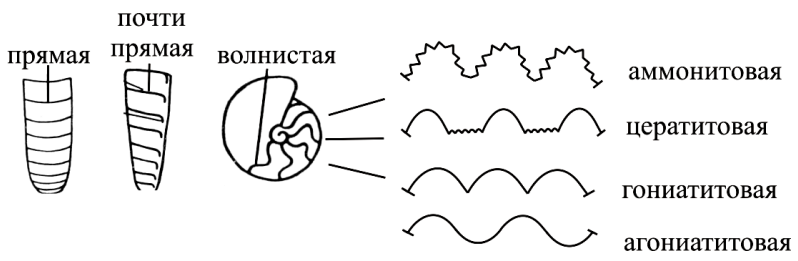


Рис. 59. Типы перегородочных (лопастных) линий головоногих моллюсков

Рассмотрим строение раковины на примере современного наружнораковинного моллюска рода *Nautilus*. Раковина, выделяемая мантией, представляет собой спирально-свернутую трубку, состоящую из нескольких оборотов, расположенных в одной плоскости (рис. 60).

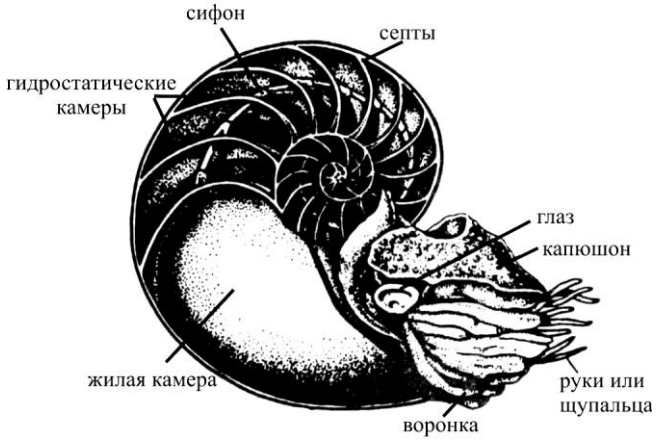


Рис. 60. Строение раковины современного наутилуса

Обороты разделены септами (перегородками) на камеры. След от прикрепления перегородки к раковине изнутри называется *перегородочная (лопастная) линия*. Мягкое тело помещается в так называемой *жилой камере*, которая занимает примерно 1/3 последнего оборота. Остальные камеры заполнены жидкостью или газом. Они называются *гидростатические* и все вместе образуют *фрагмокон*. Количество жидкости в последних регулируется сифоном, что позволяет цефалоподам перемещаться в толще воды. От заднего конца мягкого тела протягивается тонкий кожистый тяж – *сифон*. У *наутилуса* сифон расположен в центре. В тех местах, где сифональная трубка проходит через перегородки, их края отгибаются назад, образуя короткие септальные трубки.

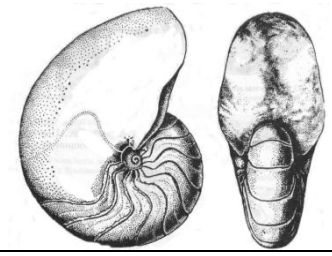
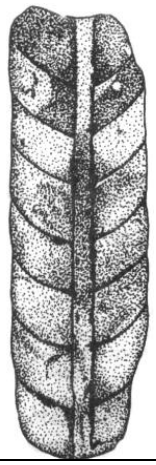
Систематика класса основана на строении раковины для ископаемых (вымерших) цефалопод и на строении мягкого тела для современных.

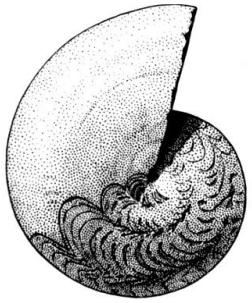
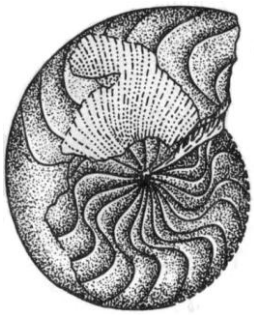
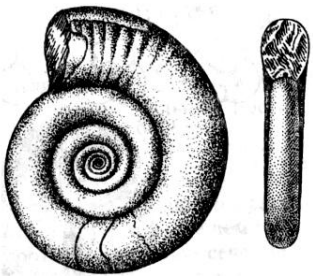
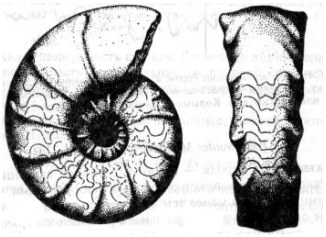
Класс Cephalopoda разделяют на семь подклассов: Nautiloidea $Є_3$-Q, Orthoceratoidea O-T, Endoceratoidea O, Ammonoidea D-K, Coleoidea C-Q,

Actinoceratoidea O-C_2, Bactritoidea D-P. Рассмотрим первые пять из них, имеющих большое значение для стратиграфии. Классификация класса головоногих моллюсков приведена в табл. 20.

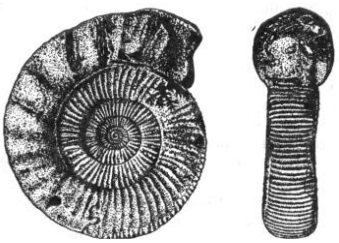
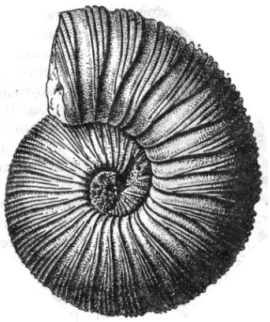
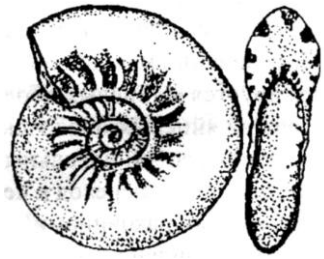
Таблица 20

Класс Cephalopoda. Головоногие $Є_3$-*Q*

Подкласс	Род	Диагностика рода
Nautiloidea $Є_3$-KZ	*Nautilus* $Р_3$-Q 	Раковина спирально-плоскостная, полуинволютная, гладкая. Сифон узкий субцентральный. Перегородочная линия наутилоидного типа с широким седлом
Orthoceratoidea O-T	*Orthoceras* O_2 	Раковина прямая, перегородочная линия прямая, перегородки равномерно вогнутые, сифон центральный, узкий
Endoceratoidea O	*Endoceras* O	Раковина крупная, прямая, гладкая. Поперечное сечение круглое или слегка сжатое. Перегородочная линия прямая. Перегородки равномерно вогнутые. Сифон прилегает к брюшной створке, очень широкий

Подкласс	Отряд	Род	Диагностика рода
Ammonoidea. Аммоноидеи D-K	Goniatitida. Гониатиды D-P	*Timanites* D_3 	Раковина инволютная, дисковидная, с высоким поперечным сечением, с заостренной *килеватой* брюшной стороной. Пупок очень узкий. Наружная поверхность гладкая. Гониатитовая лопастная линия
		Tornoceras $D_{2–3}$ 	Раковина инволютная, с относительно высокими оборотами, полностью перекрывающими друг друга. Пупок очень узкий. Поперечное сечение удлиненно-овальное, брюшной край закруглен. Наружная поверхность гладкая. Гониатитовая лопастная линия
	Clymeniida. Климениидыы D_3	*Clymenia* D_3 	Раковина эволютная, с округленными оборотами, соприкасающимися друг с другом. Пупок очень мелкий, широкий. Раковина гладкая. Гониатитовая лопастная линия
	Ceratitida. Цератиды P-T	*Ceratites* T_2 	Раковина от полуэволютной до полуинволютной. Поперечное сечение округленно-четырехугольное. Скульптура – редкие грубые ребра, выраженные на боковой стороне (сбоку похож на протектор шины). Цератитовая лопастная линия

Окончание табл. 20

Подкласс	Отряд	Род	Диагностика рода
Ammonoidea. Аммоноидеи D-K	Ammonitida. Аммониты J-K	*Perisphinctes* J_3 	Раковина эволютная, пупок широкий, мелкий. Поперечное сечение округлое. Скульптура – многочисленные четкие ребра, дихотомирующие на две или три ветви на боковой стороне. Аммонитовая лопастная линия
		Virgatites J_3 	Раковина от полуэволютной до полуинволютной. Пупок узкий. Поперечное сечение высокое. Скульптура – *виргатитовое* ветвление ребер (*virga* – ветвь): ребра постепенно отходят один от другого. Аммонитовая лопастная линия
		Craspedites J 	Раковина почти полуинволютная. Пупок неширокий. Скульптура – раковина почти гладкая, на боковых частях внутренней поверхности продолговатые бугорки. Аммонитовая лопастная линия.
Coleoidea D-Q	Belemnitida. Белемниты J-K	*Belemnitella* K_2	Ростр веретеновидной формы, средних размеров. На продольном расколе видна глубокая альвеола. Поперечное сечение круглое

Подкласс Наутилоидеи. Nautiloidea Є$_3$-Q (греч. *nautes* – моряк, народное название «кораблик»)

Раковина наутилоидей может быть прямая, согнутая, полуинволютная, псевдоинволютная, обычно гладкая, реже слабо морщинистая. Перегородочная линия почти прямая или в различной степени волнистая. Сифон центральный, иногда смещен к краю раковины. Септальные трубки короткие прямые или отогнуты назад. Характерный род – *Nautilus* Р$_3$-Q.

Подкласс Orthoceratoidea. Ортоцератоидеи O-T (греч. *orthos* – прямой; *keras* – рог)

Раковина прямая, иногда слабо изогнутая, длинно-коническая, в поперечном сечении круглая или овальная, достигающая до 1,5 м в длину. Поверхность раковины гладкая или с поперечной кольцеобразной и продольной скульптурой. Перегородочная линия прямая или слабо изогнутая. Сифон узкий, обычно расположен в осевой части раковины. Характерный представитель – род *Orthoceras* O$_2$.

Подкласс Endoceratoidea. Эндоцератоидеи O (греч. *endon* – внутри; *keras* – рог)

Раковины эндоцератоидей прямые с круглым, овальным или несколько иным поперечным сечением. Поверхность их гладкая или с кольчатой скульптурой. Размеры раковин разной величины до 3–4 м и даже 9,5 м в длину, диаметром до 15 см и более. Сифон широкий (до трети диаметра раковины), как правило, краевой, расположен преимущественно на брюшной стороне. Перегородки простые, перегородочные линии прямые или со слабыми изгибами. Время распространения – ордовикский период. Типичный представитель – род *Endoceras* O.

Подкласс Ammonoidea. Аммоноидеи D-K (*Ammon* – египетское божество со спирально скрученными рогами)

Аммоноидеи очень важная для биостратиграфии группа ископаемых. Интенсивная эволюция, быстрое расселение в пределах ареала обитания, независимость от фаций, обусловленная пелагическим образом жизни, определила чрезвычайно важное значение аммоноидей как руководящих форм. Аммоноидеи применяются для региональных и межрегиональных корреляций, комплексы этих ископаемых положены в основу выделения не только ярусов, но и зон – наиболее дробных подразделений международной стратиграфической шкалы.

Раковина большинства аммоноидей двусторонне-симметричная, из нескольких оборотов, расположенных в одной плоскости, либо соприкасающихся друг с другом (*эволютная раковина*), или в различной степени каждый последующий оборот перекрывает предыдущий (*полуэво-*

лютные, полуинволютные и инволютные раковины). Такие раковины называются *мономорфными,* т. е. с одинаковым типом прилегания оборотов. Меньшее количество аммоноидей строит *гетероморфную* раковину, тип расположения трубки бывает самый разный (*Turrilites* K_2, *Baculites* K_2, *Nipponites* K_2). Сифон узкий (небольшого диаметра), скульптура разнообразная.

Раковина аммоноидей состоит из начальной камеры (*протоконх*), далее следует *фрагмокон*, разделенный многочисленными перегородками на гидростатические (или *воздушные*) камеры, соединенные сифоном. Последняя сравнительно короткая часть раковины – *жилая камера*. По мере роста тело моллюска перемещалось вперед по трубке, надстраивая мантией переднюю приустьевую часть и оставляя позади себя перегородки (септы). Так возникали все новые гидростатические (воздушные) камеры.

Лопастная (*перегородочная) линия* – это линия срастания перегородок со стенкой раковины. В результате эволюции аммоноидей перегородочная линия все более усложнялась, возможно, это был способ самозащиты. Различают лопастные линии четырех типов: *агониатитовый* – с округлыми седлами и округлыми лопастями (D); *гониатитовый* – с округлыми седлами и заостренными лопастями (D-P); *цератитовый* – с цельными округлыми седлами и зазубренными рассеченными лопастями (C_3-T); *аммонитовый* – с рассеченными седлами и лопастями (J-K) (рис. 61).

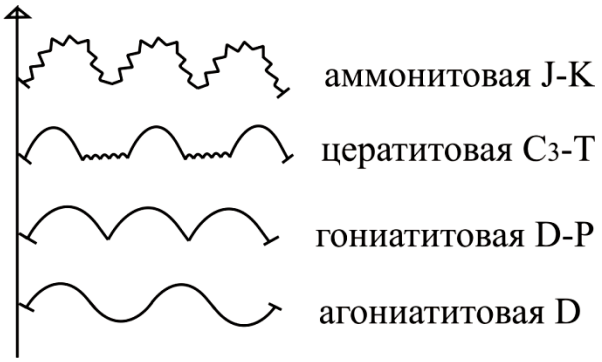


Рис. 61. Типы и эволюция лопастных линий аммоноидей

Подкласс Coleoidea. Колеоидеи C-Q (греч. *koleos* – ножны, футляр)

К этому подклассу относят высших головоногих моллюсков. К подклассу колеоидеи принадлежат разнообразные современные осьминоги, каракатицы, кальмары, а также вымершие белемниты, играющие важную роль для стратиграфии мезозойских отложений. Это активные хищники. Тело двусторонне-симметричное.

Отряд Belemnitida. Белемнитиды J-K (греч. *belemnon* – копье, дротик)

Это вымершие колеоидеи с внутренним скелетом, состоящие из трех частей: ростра, фрагмокона и проостракума (рис. 62). В ископаемом состоянии обычно сохраняется ростр. *Ростр* – это коническое, субцилиндрическое, сигароподобное образование, представляющее основную часть внутреннего скелета белемнитов. Заостренный конец является задним (по отношению к головному отделу). Ростр имеет кальцитовый состав, выделялся мантией. *Фрагмокон* – коническая раковина, разделенная перегородками на камеры. Располагался фрагмокон в *альвеоле* – углублении на переднем конце ростра. Первая камера фрагмокона – *протоконх* – имела шаровидную форму. *Проостракум* – это тонкая пластина, представляющая продолжение фрагмокона (редко сохраняется в ископаемом состоянии). Характерный представитель – род *Belemnitella* K_2.

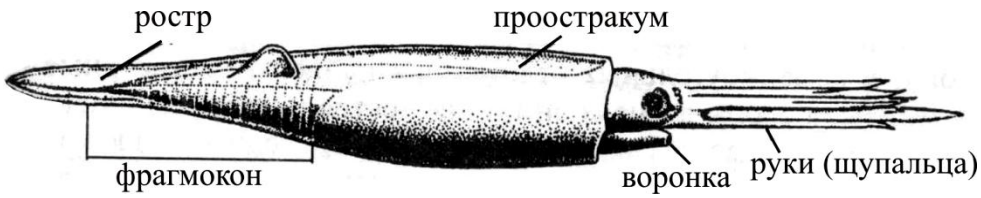


Рис. 62. Реконструкция белемнита (И.А. Михайлова, О.Б. Бондаренко, 1997)

Образ жизни и условия обитания. До настоящего времени из наутилоидей дожил только один род *Nautilus*, обитающий в тропических бассейнах (Индийский океан, западная часть Тихого океана) на глубине 100–700 м, совершая суточные вертикальные миграции. По способу питания – активные хищники.

Аммоноидеи в палеозое обитали в неритовой части моря, вблизи рифов, избегая открытых пространств эпиконтинентальных морей. Они встречаются в девоне и карбоне Восточно-Европейской и Северо-Американской платформ. В мезозое аммоноидеи пользовались уже широким распространением, обитали в зонах нахождения терригенных и карбонатных осадков. Все головоногие являются стеногалинными морскими организмами.

Геологическое распространение. Первые головоногие моллюски появились уже в позднем кембрии, это представители подкласса наутилоидей, которые существуют и сегодня в единственном роде *Nautilus*.

В ордовике головоногие, представленные в основном эндоцератоидеями и ортоцератоидеями с прямой раковиной, являлись основными хищниками в морских просторах. Эндоцератоидеи вымирают в конце

ордовика, а представители ортоцератоидей в большом количестве доживают до конца триаса.

В девоне появляются аммоноидеи – моллюски со спирально-плоскостной раковиной, агониатитовой и гониатитовой лопастными линиями (агониатиты и гониатиты). Но они вымирают в перми, и им на смену приходит другая группа аммоноидей с более сложной лопастной линией – цератитовой. В триасе цератиты достигают расцвета и вымирают в конце этого периода. Большого расцвета аммоноидеи (собственно аммониты) достигли в юре–мелу (аммонитовая лопастная линия). Но в конце мелового периода они вымирают.

Белемниты появились в девоне и сначала были немногочисленными. Бурного развития они достигают в юре–мелу. Так же как и аммониты, они вымирают в конце мелового периода.

Геологическое значение. Ортоцератоидеи и эндоцератоидеи являются руководящими формами для ордовика. Аммоноидеи со среднедевонской эпохи по мел играют роль основной группы для датировки отложений. Аммониты и белемниты – архистратиграфическая группа морских ископаемых для юрских-меловых отложений. Интенсивная эволюция, быстрое расселение, независимость от фаций определила тот факт, что аммониты и белемниты являются важными руководящими ископаемыми юры–мела. Смена комплексов аммонитов и белемнитов легла в основу выделения зонального расчленения общей стратиграфической шкалы.

Тест по классу Cephalopoda

1. К классу Cephalopoda не относится подкласс:
   а) Ammonoidea; б) Crinoidea; в) Endoceratoidea; г) Coleoidea.
2. Роды *Virgatites, Cadoceras, Perisphinctes, Turrilites* относятся к классу:
   а) Bivalvia; б) Cephalopoda; в) Gastropoda; г) Scaphopoda.
3. Только для ордовика характерен подкласс:
   а) Orthoceratoidea; б) Ammonoidea; в) Endoceratoidea; г) Coleoidea.
4. Род *Craspedites* является руководящей формой для:
   а) D; б) T; в) J; г) K.
5. Полуразвернутую раковину имеет род:
   а) *Turrilites*; б) *Endoceras*; в) *Virgatites*; г) *Baculites*.
6. Геохронологическое распространение аммоноидей:
   а) D-P; б) D-KZ; в) D-K; г) J-K.

7. Гониатитовая лопастная линия имеется у рода:
   а) *Perisphinctes*; б) *Virgatites*; в) *Timanites*; г) *Nautilus*.
8. Геохронологический возраст аммонитов:
   а) D-K; б) P-T; в) T-K; г) J-K.
9. Род *Ceratites* является руководящей формой для:
   а) D; б) T_2; в) J; г) K.
10. Представитель внутреннераковинных моллюсков:
   а) *Virgatites*; б) *Belemnitella*; в) *Nautilus*; г) *Orthoceras*.

Тип Hemichordata. Полухордовые Є-Q

(греч. *hemi* – половина; *chorde* – струна)

Полухордовые представлены одиночными и колониальными животными. Название типа обусловлено тем, что они имеют хорду в области глотки, которая представлена небольшим спинным выростом кишечного тракта. Тип состоит из трех классов: Крыложаберные (кембрий–современность), Кишечнодышащие (юра–современность), Граптолиты (кембрий-карбон). Наиболее важное геологическое значение представляет класс Граптолиты.

Класс Graptolithina. Граптолиты Є-C (греч. *graptos* – начерченный, *lithos* – камень). «Письмена на камне».

Вымершие, исключительно колониальные животные. Колонии граптолитов (*рабдосома*) по составу склеропротеиновые. Колонии разнообразной формы: сетчатые и несетчатые. Класс Graptolithina состоит из двух подклассов: Stereostolonata Є-C, Graptoloidea O-D_1.

Подкласс Stereostolonata Є-C. Колонии сетчатые, состоящие из многочисленных веточек, расходящихся дихотомически. Веточки свободны или соединены перемычками. На веточках расположены ячейки (*теки*), в которых жили зооиды. Стереостолонаты внешне схожи с сетчатой колонией мшанок, но отличаются составом скелета (у мшанок скелет известковый). Стереостолонаты были бентосными животными, прикрепленными или свободно стелющимися по субстрату.

Подкласс Graptoloidea O-D_1. Колонии состоят из одной веточки (*виргулы*), на которой расположены один, два и четыре ряда тек, соприкасающихся друг с другом. В ордовике преобладали безосные граптолоидеи. Из начальной теки (*сикулы*) выходили друг за другом последующие ячейки.

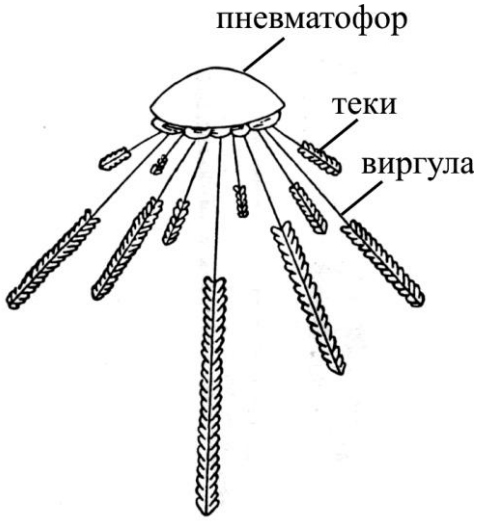
В силуре появляются осеносные граптолоидеи, у которых теки прикреплены к виргуле. Виргулы были прямыми, дуговидными или спирально изогнутыми (табл. 21).

Таблица 21

Подкласс Graptoloidea O-D$_1$

Род	Диагностика рода
Rastrites S_1 l	Колония образована дуговидно изогнутой ветвью, состоящей из одного ряда тек, расположенных вдоль внешнего края. Теки не соприкасаются друг с другом
Monograptus S-D$_1$	Колония состоит из одной прямой ветви. Теки в один ряд, загнуты вниз

Образ жизни и условия обитания. Граптолиты являются исключительно морскими животными, стереостолонаты вели прикрепленный бентосный или планктонный образ жизни (рис. 63, *а*), а граптолоидеи планктонный или псевдопланктонный. Колония планктонных граптолитов прикреплялась к плавательному пузырю (*пневматофору*) и свободно переносилась током воды по поверхности моря. Часто встречаются в черных глинистых сланцах (рис. 63, *б*), которые называют «граптолитовые сланцы», хотя породообразующими они не являются.



а

б

Рис. 63. Схема строения колонии (рабдосомы) (а); реконструкция образа жизни граптолитов (б)

Геологическое распространение. Первыми в кембрии появились стереостолонаты, которые вымерли в карбоне. В ордовике появляются безосные граптолоидеи, которые в конце силура сменяются осеносными. В раннем девоне граптолоидеи полностью вымирают.

Геологическое значение. Граптолиты являются архистратиграфической группой для ордовикской и силурийской систем. Они быстро эволюционировали, распространились повсеместно, поэтому по ним выделяют не только ярусы, но и биостратиграфические зоны. Черные сланцы, содержащие отпечатки граптолитов, получили название граптолитовых сланцев.

Тип Chordata. Хордовые Є-Q

(греч. *chorde* – струна)

Тип Chordata включает в себя животных, у которых имеются в наличии отличительные особенности: хорда, спинная нервная трубка, жаберные щели.

Хорда представляет собой хрящеподобную струну, проходящую вдоль всего тела. Хорда обладает большой упругостью, что позволяет ей быть опорно-двигательным аппаратом. Центральная нервная система хордовых имеет вид трубки, идущей вдоль хорды со стороны спины. Метамерность (сегментация) тела проявлена в наличии последовательно расположенных парных структур. Среди таких структур выделяются ребра, жаберные щели, мускулатура и др.

Недостоверные находки хордовых известны с венда. Кембрийские хордовые имеют уже обособленный головной отдел, жаберные дуги, сегменты мускулатуры. Тип разделяется на подтипы: Tunicata (V?-Q), Acrania (V?-Q), Vertebrata (Є-Q).

Подтип Tunicata. Оболочники V?-Q (лат. *tunicatus* – снабженный оболочкой). Морские примитивные хордовые. Внешняя поверхность жесткая, хрящевидная. Бывают одиночные и колониальные. Форма тела цилиндрическая, мешковидная, длина тела у одиночных форм – первые мм, а у колоний – 20 м.

Подтип Acrania. Бесчерепные V?-Q (греч. *a* – отрицание; *cranion* – череп). Морские примитивные хордовые. Форма тела рыбообразная, длиной до 8 см. Из современных животных известен ланцетник. Внешне он похож на малька рыбки, сильно сплющенной с боков.

Это свободноплавающие формы, бентосные. Место обитания – литораль, верхняя часть сублиторали.

Подтип Vertebrata. Позвоночные Є-Q (лат. *vertebrae* – позвонок). Отличается от предыдущих подтипов развитием позвоночного столба и

черепной коробки. У позвоночных хорда представлена отдельными позвонками разной степени окостенения. Существует дифференциация позвоночного столба на отделы: туловищный и хвостовой (у рыб), шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой (у земноводных), шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой (у пресмыкающихся, птиц и млекопитающих). Скелет позвоночных бывает внутренний и наружный. К внутреннему относят: хорду, позвоночный столб, ребра, грудину, скелет головы, скелет плечевой и тазовый. По составу могут быть от хрящеподобного до карбонатного. К наружному скелету относят: кожные кости, шипики, зубы, пластины, щитки, чешую, перья, шерсть, волосы, рога. Иногда внутренние кости могут срастаться с внешними (панцири черепах, плечевые пояса четвероногих).

Ниже приводится классификация и краткая характеристика представителей позвоночных (табл. 22).

Таблица 22

Тип Chordata. Хордовые Є-Q. Подтип Vertebrata. Позвоночные ~~Є~~-Q

Инфратип	Н/класс	Класс	Подкласс	Род
Agnatha. Бесчелюстные Є-Q	–	Diplorhina. Парноноздревые $Є_3$-Q	Thelodonti. Телодонты O-D_1	*Thelodus* O-S
			Heterostraci. Разнощитковые $Є_3$-D	*Drepanaspis* D_1
		Monorhina. Одноноздревые S_2-Q	Anaspida. Беспанцирные S_2-D	*Pharingolepis* D_1
			Osteostraci. Костнопанцирные S_2-D	*Hemicyclaspis* D_1
			Cyclostomi. Круглоротые S?-Q	*Lampetra* Q
		Conodontophorata. Конодонтофораты ~~Є~~$_3$-T	–	–
Gnathostomi. Челюстноротые S_2-Q	Pisces. Рыбы S_2-Q	Placodermi. Пластинокожие S_2-D	Arthrodira. Артродиры S_2-D	*Dinichthys* D_3
			Antiarchi. Антиархи $D_{2–3}$	*Bothriolepis* D_3
		Acanthodei. Акантоды S_2-P	–	*Euthacanthus* D_1
		Chondrichthyes. Хрящевые рыбы D_2-Q	Elasmobranchii. Акуловые D_2-Q	*Helicoprion* P_1
			Holocephali. Цельноголовые D_3-Q	
		Osteichthyes. Костные рыбы D-Q	Crossopterygii. Кистеперые D-Q	*Latimeria* Q
			Dipnoi. Двоякодышащие D_2-Q	*Dipterus* $D_{2–3}$
			Actinopterygii. Лучеперые D_2-Q	*Leptolepis* T_2-K_1

Продолжение табл. 22

Инфратип	Н/кл.	Класс	Подкласс			Род
Gnathostomi. Челюстноротые S_2-Q	Tetrapoda. Четвероногие D_3-Q	Amphibia. Земноводные D_3-Q	Stegocephali. Стегоцефалы D_3-K			*Ichthyostega* D_3
			Labirinthodontia. Лабиринтодонты D_3-T			*Benthosuchus* T_1
			Batrachosauria. Лягушкоящеры D-P			–
			Lepospondyli. Тонкопозвоночные C-P			*Seymouria* P_2
		Parareptilia C_3-Q	Cotylosauria. Котилозавры C_3-T			*Scutosaurus* P_2
						Pareiasaurus P_2
			Chelonia. Черепахи T-Q			–
		Reptilia. Пресмыкающиеся C_2-Q	Synapsida. Зверообразные, Териодонты C_2-J_2			*Inostrancevia* P_3
						Demetrodon P_3
			Lepidosauria. Чешуйчатые C_3-Q (Змеи K-Q)			*Mosasauria* K_2
			Synaptosauria. Синаптозавры P-K			*Placodus* J_3
						Plesiosaurus T_3-J_1
			Ichthyosauria. Ихтиозавры C_3-K			*Ichthyosaurus* J
			Archosauria. Архозавры P_3-Q	Надотряд	Отряд	Род
				Thecodontia. Текодонты P_3-T	–	*Saltosuchus* T_3
				Dinosauria. Динозавры T_2-K	Saurischia Ящеро-тазовые	*Diplodocus* J_3
						Saurolophus K_2
						Tyrannosaurus K_2
					Ornithischia. Птицета-зовые	*Avimimus* K_2
				Pterosauria. Крылатые ящеры T_3-K	–	*Sordes* J *Pteranodon* K
				Crocodylia. Крокодилы T_3-Q	–	–

Окончание табл. 22

Инфратип	Н/кл.	Класс	Подкласс		Род
Gnathostomi. Челюстноротые S_2-Q	Tetrapoda. Четвероногие D_3-Q	Aves. Птицы T_3-Q	Praeornithurae. Довеерохвостые T_3		*Protoavis* T_3
			Saururae. Ящерохвостые J_3		*Archaeopteryx* J_3
			Ornithurae. Веерохвостые K-Q.		*Ichthyornis* K_2
		Mammalia. Млекопитающие, Theria. Звери T_3-Q	Prototheria. Первозвери T_3-Q		Утконос, ехидна
			Pantotheria. Пантотерии T_3-K		–
			Metatheria. Сумчатые T_3-Q		Кенгуру
			Eutheria. Высшие звери, или Плацентарные K-Q	Insectivora. НасекомоядныеK-Q	Ежи, землеройки, кроты, тушканчики
				Chiroptera. Рукокрылые ₽-Q	Летучие мыши, крыланы
				Edentata. Неполнозубые ₽-Q	Ленивцы, муравьеды, броненосцы
				Creodonta. Креодонты ₽-N	–
				Fissipedia. Настоящие хищные K_2-Q	Мангусты, кошки, гиены, собаки, лисы, медведи, норки
				Pinnipedia. Ластоногие $₽_3$-Q	Моржи, тюлени
				Lagomorpha. Зайцеобразные K-Q	Зайцы, пищухи
				Rodentia. Грызуны ₽-Q	Белки, нутрии, бобры, хомяки, мыши
				Condylartrha. Кондилярты K_2-₽	*Phenacodus* $₽_2$
				Perissodactyla. Непарнокопытные ₽-Q	Лошади, носороги, *Indricotheriidae* $₽_2$-N_1
				Proboscidea. Хоботные $₽_2$-Q	*Mammuthus* $Q_{2–3}$, мастодонты, слоны
				Cetacea. Китообразные $₽_2$-Q	Киты, дельфины, кашалоты
				Artiodactyla. Парнокопытные $₽_2$-Q	Свиньи, бегемоты, жирафы, олени
				Primates. Приматы K-Q	Обезьяны, гоминиды

Инфратип Agnatha. Бесчелюстные

Класс Diplorhina. Парноноздревые Є$_3$-D

Основной признак инфратипа – отсутствие челюстей (греч. *a* – отрицание; *gnothos* – челюсть). Представители класса имели две носовые капсулы. Форма тела уплощенная, иногда веретеновидная. Вымерший класс.

Подкласс Thelodonti. Телодонты O-D$_1$ (греч. *thele* – сосок; *odus* – зуб)

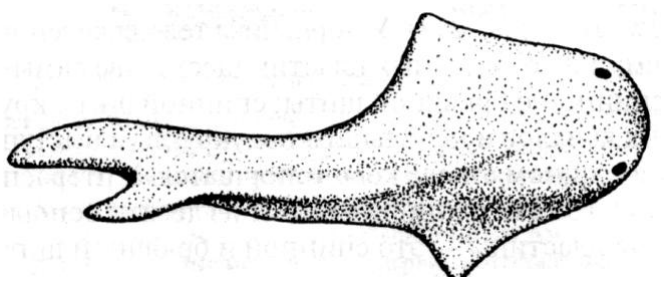


Рис. 64. Род Thelodus O-S

Примитивные рыбообразные животные до 20 см длиной. Форма разнообразная: уплощенная, коническая, игольчатая. Наружный скелет состоял из мелких чешуй. Вероятно, телодонты являются исходной группой для всех бесчелюстных. Характерный род – *Thelodus* O-S (рис. 64).

Подкласс Heterostraci. Разнощитковые Є$_3$-D (греч. *heteros* – разный; *ostracon* – панцирь)

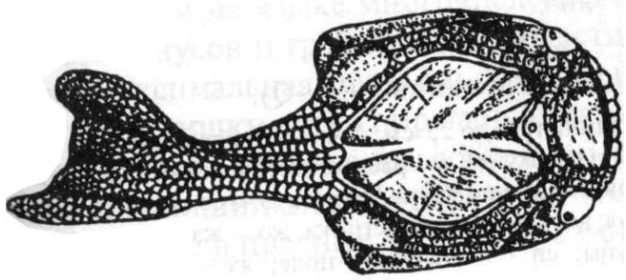


Рис. 65. Род Drepanaspis D$_1$

Разнощитковые имели панцирь, покрывающий голову и переднюю часть туловища. За панцирем тело покрыто чешуей. Размеры разнощитковых от нескольких см до метров. Мелкие формы имели тонкий панцирь. Крупные были тяжеловесными, их панцирь состоял из пластинок до 3 см толщиной. Характерный род – *Drepanaspis* D$_1$ (рис. 65).

Класс Monorhina. Одноноздревые S$_2$-Q

Представители класса имеют одну обонятельную капсулу. Разделяются на три подкласса: беспанцирные S$_2$-D, костнопанцирные S$_2$-D, круглоротые S?-Q.

Подкласс Anaspida. Беспанцирные S_2-D (греч. *an* – отрицание; *aspis* – щит).

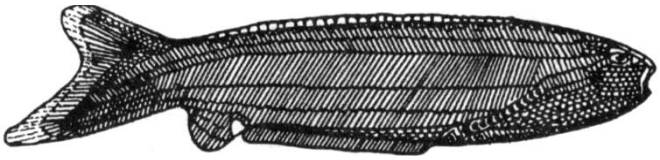


Рис. 66. Род Pharingolepis D_1

Небольшие веретеновидные животные, у которых голова и туловище были покрыты мелкими костными пластинками. Они вели нектонный образ жизни, обитали в лагунах и дельтах. Характерный род – *Pharingolepis* D_1 (рис. 66).

Подкласс Osteostraci. Костнопанцирные S_2-D (греч. *osteon* – кость, *ostracon* – панцирь)

Костнопанцирные, или цефаласпиды, – придонные илоядные животные длиной до 4 см, имели уплощенную голову, покрытую единым костным щитом. Глаза сближены к оси тела животного, между ними находится непарный теменной глаз, впереди которого располагалось непарное носовое отверстие. Позади глаз и по краям головного щита находились органы чувств. У некоторых развивались грудные плавники. Характерный род – *Hemicyclaspis* D_1 (рис. 67).

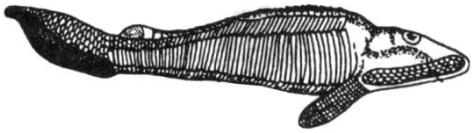


Рис. 67. Род Hemicyclaspis D_1

Подкласс Cyclostomi. Круглоротые S?-Q (греч. *kyklos* – круг; *stoma* – рот)

Рис. 68. Минога рода Lampetra Q

В настоящее время сохранились только миноги и миксины (рис. 68). Их тело угреобразное, кожа без чешуи. Ротовой аппарат в виде присоски у миног или в виде буравящих зубов у миксин. Ведут хищно-паразитический образ жизни.

Класс Conodontophorata. Конодонтофораты Є$_3$-T

Вымершие животные небольших размеров. В ископаемом состоянии встречаются только зубы, чаще всего микроскопически малых размеров. Конодонтоноситель имел, предположительно, узкое тело с непарными плавниками длиной до 4 см (рис. 69). Форма тела схожа с современными миногами и миксинами.

Рис. 69. Реконструкция конодонтоносителя

Очень важная группа для биостратиграфии палеозоя. Также конодонты важны для поиска нефти и газа. Конодонтовые остатки изменяются до молочно-белого цвета при увеличении палеотемператур катагенеза (от 360 до 800 °С). Это означает, что данные отложения не перспективны для поиска нефти и газа, т. к. при температуре больше 360 °С углеводороды разрушаются. Конодонты других цветов тесно связаны с нефтегазоносностью.

Инфратип Gnathostomi. Челюстноротые S_2-Q
Надкласс Pisces. Рыбы S_2-Q

Основной признак инфратипа – наличие челюстей, позволяющих захватывать и удерживать пищу (греч. *gnothos* – челюсть; *stoma* – рот). Многочисленная и разнообразная группа животных, обитающая только в воде. Имеют жабры; парные плавники (грудные и брюшные) и непарные плавники (хвостовой, спинной, анальный); кожный скелет; два отдела позвоночного столба (туловищный и хвостовой). Появились рыбы в позднем силуре, многообразия достигли в девоне. Выделяют четыре класса: Пластинокожие (S_2-D), Акантоды S_2-P, Хрящевые D_2-Q, Костные D-Q.

Класс Placodermi. Пластинокожие S_2-D
(греч. *plakos* – пластинка, *derma* – кожа)

Пластинокожие, или панцирные, рыбы имели наружный панцирь, покрывающий голову и переднюю часть туловища. Панцирь состоял из крупных костных пластинок. Среди пластинокожих были хищные, до 6 м в длину. В ископаемом состоянии сохраняются щитки панциря, их фрагменты и челюсти.

Подкласс Arthrodira. Артродиры S_2-D

Головной и грудной отделы панциря состояли из многочисленных пластинок. Глаза находились по бокам. Челюсти – в виде зазубренных пластинок. Крупные хищники, размером до 6 м. Характерный род – *Dinichthys* D_3 (рис. 70).

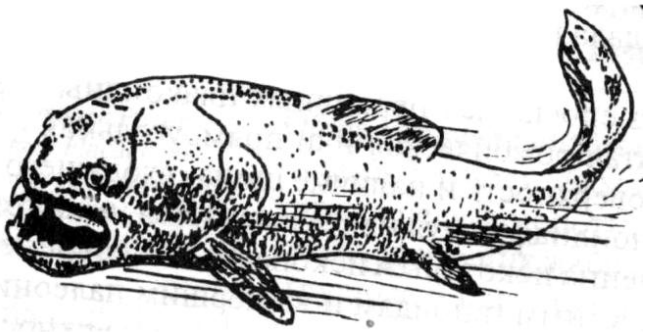


Рис.70. Род Dinichthys D_3

Подкласс Antiarchi. Антиархи $D_{2–3}$

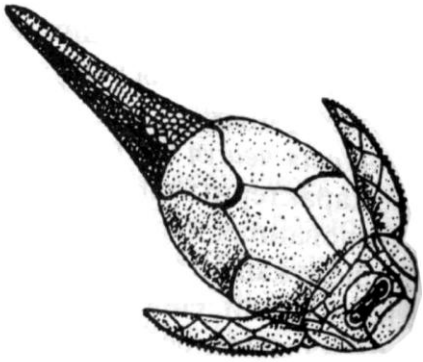


Рис. 71. Род Bothriolepis D_3

Произошли от артродир. Панцирь состоял из нескольких пластин с бугорчатой внешней поверхностью. В отличие от артродир, глаза сильно сближены. Челюсти плохо развиты. Обитатели пресных и солоноватоводных водоемов. Хищники, питались бесскелетными беспозвоночными. Характерный род – *Bothriolepis* D_3 (рис. 71).

Класс Acanthodei. Акантоды S_2-P

(греч. *acanthodes* – колючий).

Акантоды – древнейшие рыбы, по строению соединяющие признаки костных и хрящевых рыб. Их небольшое тело было покрыто плотной броней из мелких квадратных костных чешуй. Внутренний скелет хрящевой. Размеры акантод были от 18 до 26 см. У древних акантод между грудными и брюшными плавниками располагалось до шести пар дополнительных плавников. Характерный род – *Euthacanthus* D_1 (рис. 72).

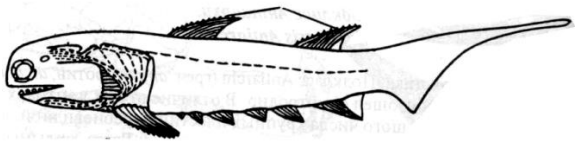


Рис. 72. Род Euthacanthus D_1

Класс Chondrichthyes. Хрящевые рыбы D_2-Q

(греч. *chondros* – хрящ, *ichthyes* – рыба)

К хрящевым рыбам относятся акулы, скаты, химеры. Они характеризуются наличием хрящевого скелета, отсутствием костного панциря и плакоидной чешуей. У акул зубы обычно колющие, режущие, а у скатов, питающихся моллюсками, зубы дробящие, тупые. Класс делят на подклассы: Акуловые (D_2-Q), Цельноголовые (D_3-Q). Характерный род подкласса цельноголовых – *Helicoprion* P_1 (рис. 73).

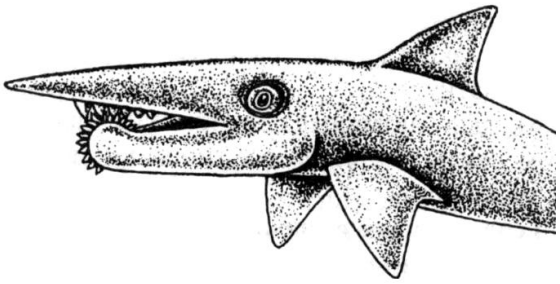


Рис. 73. Род Helicoprion P_1

Класс Osteichthyes. Костные рыбы D-Q

Костные рыбы составляют 95% современной ихтиофауны. У представителей класса костных рыб внутренний скелет окостеневает. Для костных рыб характерны жаберные крышки, прикрывающие жаберные щели. Также имеется плавательный пузырь. Форма тела у костных рыб уплощенная, змееобразная, веретенообразная и др.

Костные рыбы обитают на всех глубинах в пресноводных, нормально-соленых и осолоненных водоемах.

Класс костных рыб делят на три подкласса: Кистеперые (D-Q), Двоякодышащие (D_2-Q) и Лучеперые (D-Q).

Подкласс Crossopterygii. Кистеперые D-Q (греч. *krossoi* – кисть; *pteron* – крыло)

Скелет мясистых плавников состоял из нескольких разветвленных в форме кисти сегментов (отсюда и название). Все кистеперые – хищники. Конические зубы располагались вдоль краев челюстей и на небе, имели своеобразное лабиринтовидное строение – покрывающая эмаль внедрялась в дентин. Парные плавники имели широкое мясистое основание и внутренний скелет, состоящий из оси. Эти рыбы могли дышать атмосферным воздухом. Долгое время считались вымершими в мелу, но случайно, в 1939 г., были выловлены. Современные целаканты – только морские рыбы, представлены родом *Latimeria*, которые обитают в Индийском океане (рис. 74). Вероятно, кистеперые дали начало земноводным.

Рис. 74. Род Latimeria Q *– живое ископаемое*

Подкласс Dipnoi. Двоякодышащие D_2-Q (греч. *di* – два, дважды; *pnos* – дышащий)

Древние пресноводные рыбы, обладавшие как жаберным, так и легочным дыханием. Могут впадать в спячку, зарываясь в ил, когда водоем пересыхает (рис. 75). Зубы двоякодышащих приспособлены для перетирания скелетов ракообразных и моллюсков.

Рис. 75

Подкласс Actinopterygii. Лучеперые D_2-Q (греч. *aktis, aktinos* – луч; *pteron* – крыло, конечность)

Плавники у лучеперых уплощенные, в которых имеются костные и хрящевые лучевидные шипы, расположенные веерообразно. Максимальная длина тела 9 м. В современной ихтиофауне наиболее многочисленны (90 %) (рис. 76).

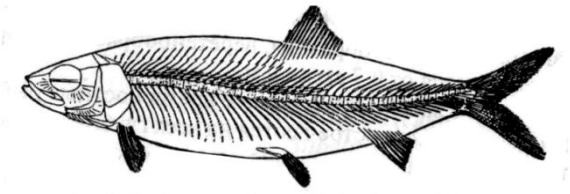


Рис. 76. Род Leptolepis T_2-K_1

Надкласс Tetrapoda. Четвероногие D_3-Q
(греч. *tetra* – четыре; *podos* – нога)

Четвероногие являются наиболее разнообразным надклассом, т. к. освоили все экологические ниши, обитают в воде, на суше и в воздухе. Обобщающей особенностью для всех четвероногих является наличие легких и двух пар конечностей.

Выделяют пять классов: Amphibia D_3-Q, Parareptilia C_3-Q, Reptilia C_2-Q, Aves T_3-Q, Mammalia T_3-Q.

Класс Amphibia. Земноводные D_3-Q
(греч. *amphi* – двойной; *bios* – жизнь)

Земноводные (амфибии) – первые наземные позвоночные, сохранили общие признаки от своих предков – кистеперых рыб: жабры, размножение икрой, водный образ жизни, влажная слизистая оболочка.

Признаки, по которым земноводных относят к четвероногим: наличие четырех конечностей; позвоночник дифференцирован на четыре отдела – шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой; верхняя челюсть срастается с черепной коробкой.

Рис. 77. Род Seymouria P_2

Первые земноводные, стегоцефалы (D_3-K), имели сплошную крышку черепа, состоящую из массивных кожных костей. Этот панцирь покрывал черепную коробку сверху и с боков. Зубы конические, лабиринтовидного строения. Тело животных было до 4 м в длину (рис. 77).

Современные земноводные появились в триасе: лягушки, жабы, саламандры, тритоны, червяги.

Класс Parareptilia. Парарептилии C_3-Q

(греч. *para* – возле; лат. *reptilia* – пресмыкающиеся)

К парарептилиям относят животных, в которых сочетаются признаки земноводных и пресмыкающихся. Сходство с пресмыкающимися заключается в размножении яйцами, наличии пятипалой конечности, легочном дыхании. Сходство с земноводными заключается в строении черепа: височные отверстия отсутствуют, хорошо развита сплошная крышка черепа. Имеется теменное отверстие, небные зубы.

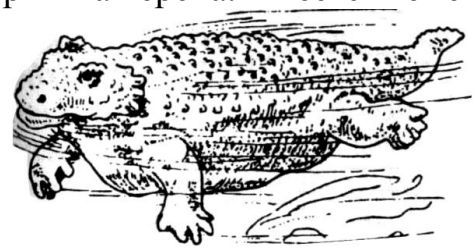


Рис. 78. Род Scutosaurus P_2

Из древних парарептилий известны котилозавры («щекастые ящеры»), представленные парейазаврами. Длина тела до 3,5 м, скуловые кости сильно разросшиеся и выступают по бокам. Вели прибрежно-наземный образ жизни (рис. 78).

К парарептилиям относят и черепах (T-Q), которые произошли от котилозавров. Это самая консервативная группа пресмыкающихся. Они имеют *анапсидный* тип черепа (без височных окон), зубы утрачены и заменены роговым клювом. Их туловище заключено в костный панцирь, который обычно и сохраняется в ископаемом состоянии.

Класс Reptilia. Рептилии, или Пресмыкающиеся C_2-Q

(лат. *repete* – ползу)

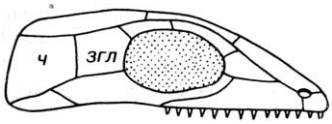
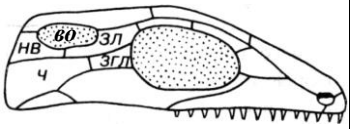
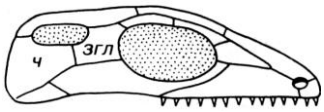
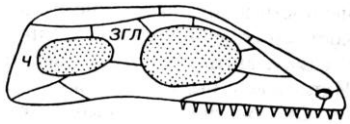
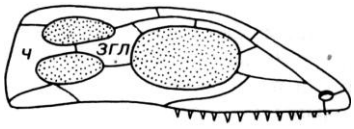
Пресмыкающиеся вместе с парарептилиями, птицами и млекопитающими составляют группу высших четвероногих (группа *Amniota*). У них имеются зародышевые оболочки, которые позволяют размножаться вне водной среды. Рептилии – холоднокровные животные, утратившие связь с водой, размножаются яйцами. Кожа рептилий покрыта роговой чешуей и костными пластинами. Дыхание легочное. Древние группы сходны с земноводными и парарептилиями, а более молодые – с птицами и млекопитающими.

Класс рептилий подразделяют на пять подклассов: синапсиды, лепидозавры, эвриапсиды, ихтиозавры, архозавры. Выделение на подклассы основано на строении черепа и конечностей. Некоторые подклассы являются сборными группами.

У пресмыкающихся выделяют четыре типа черепа: *синапсидный, диапсидный, эвриапсидный, парапсидный* (табл. 23).

Таблица 23

Типы черепов парарептилий и рептилий

Тип черепа	Строение	Характеристика	Характерные группы
Анапсидный	 *ч – чешуйчатая кость; згл – заднеглазничная кость*	Череп без височных окон	Парарептилии
Парапсидный	 *зл – заднелобная кость; нв – надвисочная кость; во – височное окно*	Высокое положение височного окна, под которым расположены надвисочная и заднелобная кости	Ихтиозавры
Эвриапсидный		Высокое положение височного окна, под которым смыкаются чешуйчатая и заднеглазничные кости	Синаптозавры
Синапсидный		Пониженное положение височного окна, над которым смыкаются чешуйчатая и заднеглазничные кости	Звероподобные рептилии
Диапсидный		Имеется два височных окна	Лепидозавры и другие рептилии

Пресмыкающиеся имеют самый разнообразный внешний вид, строение и образ жизни. Длина некоторых сухопутных и водных репти-

лий достигает 35 метров, размах крыльев летающих ящеров мог достигать 15 метров. Питание рептилий тоже различное: они делятся на растительноядные, плотоядные и всеядные.

Наиболее известными рептилиями из вымерших являются динозавры и птерозавры, а среди современных – крокодилы, змеи, ящерицы.

Подкласс Synapsida. Зверообразные C_2-J_2

Рис. 79. Род Inostrancevia P_3

Зверообразные пресмыкающиеся имели синапсидный тип черепа. Череп был высокий и узкий. Четыре конечности практически не отличались друг от друга. К зверообразным пресмыкающимся относят род *Inostrancevia* P_3. Это был крупный активный хищник до 3,5 м с мощной узкой головой до 50 см длиной и длинными когтями. В верхней челюсти находились длинные клыки (рис. 79).

Подкласс Lepidosauria. Лепидозавры, или Чешуйчатые C_3-Q

Чешуйчатые ящеры имеют диапсидный тип черепа. Имеется теменное отверстие. Кожа покрыта роговыми чешуйками и пластинками.

К этому подклассу относятся современные змеи, ящерицы, хамелеоны, вараны, гаттерии. Представители вымерших лепидозавров – позднемеловые мозазавры (рис. 80). Это были гигантские морские животные крокодилоподобной формы. Голова была очень крупной, конечности ластоподобные. Активные хищники мелководных морей позднего мела.

Рис. 80. Род Mosasauria K_2

Подкласс Synaptosauria. Синаптозавры P-K

Рис. 81. Род Plesiosaurus T_3-J_1

Рептилии, имеющие эвриапсидный тип черепа. Морские и пресноводные пресмыкающиеся с крупным, широким, бочонковидным туловищем и голой кожей. Конечности были превращены в ласты, хвост короткий, шея длинная. Это вымершая группа морских плотоядных рептилий.

Представитель синаптозавров – плезиозавр. Размер тела до 15 м, имел короткую шею, крупную голову, бочонковидное туловище, ластовидные конечности, хвост различной длины (рис. 81).

Подкласс Ichthyosauria. Ихтиозавры C_3-K (греч. *ichthys* – рыба; *sauria* – ящерица)

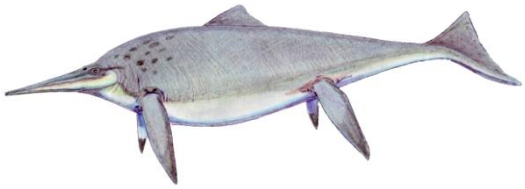


Рис. 82. Род Ichthyosaurus J

Рыбоящеры имели парапсидный тип черепа. Внешне ихтиозавры напоминают дельфинов, размер тела до 15 м. Это были активные хищники. Характерный род – *Ichthyosaurus* J (рис. 82).

Подкласс Archosauria. Архозавры P_3-Q (греч. *archaios* – древний; *sauria* – ящерица)

Архозавры имеют диапсидный тип черепа. Это наиболее разнообразная группа рептилий. Произошли от примитивных чешуйчатых – эозухий. Наиболее древними являются представители надотряда текодонтов, от которых произошли остальные группы архозавров. Из всех групп до наших дней дожили только крокодилы.

Надотряд Thecodontia. Текодонты P_3-T (греч. *theke* – коробка, ячейка; *odontos* – зуб)

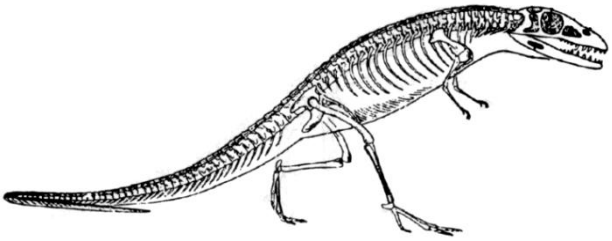


Рис. 83. Род Saltosuchus T_3

Внешне текодонты напоминают ящериц, динозавров, крокодилов. Размеры тела до 6 м. Передвигались на четырех или двух ногах. Текодонтов делят на *псевдозухий* (плотоядные) и *фитозавров* (растительноядные). От псевдозухий произошли все другие группы архозавров. Характерный род – *Saltosuchus* T_3 (рис. 83).

Надотряд Dinosauria. Динозавры T_2-K (греч. *deinos* – страшный; *sauria* – ящерица)

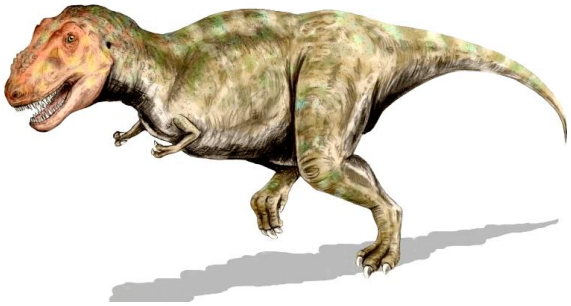


Рис. 84. Род Tyrannosaurus K_2

Самая известная группа ископаемых рептилий. Размер тела до 35 м. Передние конечности укорочены по сравнению с мощными задними. Выделяют ящеротазовых динозавров и птицетазовых динозавров. Динозавры сухопутные и полуводные животные. Передвигались на двух и на четырех конечностях (рис. 84).

Надотряд Pterosauria. Птерозавры T_3-K (греч. *pteron* – крыло; *sauria* – ящерица)

Для этого надотряда характерны крыловидные кожные перепонки, облегченные кости с воздушными полостями и хорошо развитая с мощной мускулатурой грудина. Все это способствовало полету.

К этому надотряду относят отряды Рамфоринхов и Птеродактилей. Характерный род рамфоринхов – *Sordes* J (рис. 85). Небольшие формы: длиной до 50 см, размах крыльев до 2,5 м.

Рис. 85. Род Sordes J

Надотряд Crocodylia. Крокодилы T_3-Q (греч. *crocodylus* – крокодил).

Древнейшая группа архозавров, дожившая до наших дней. Тело длиной до 7 м, чешуйчатое. Активные хищники. Древний крокодил тодейнозух имел длину 12 м. Жил в меловом периоде.

Класс Aves. Птицы T_3-Q

(лат. *avis* – птица)

Самый многочисленный класс среди современных позвоночных, насчитывающий около 9 000 видов. Размер тела разнообразный от 3 до 300 см. Вопрос, от кого произошли птицы, не решен окончательно. Предполагают, что птицы произошли от текодонтов. В строении древнейших птиц находят общие элементы строения с рептилиями [15], и выражены они в том, что для обеих групп характерно яйцерождение. Но отличаются птицы от рептилий большим размером мозга, постоянной

температурой тела, другим строением скелета. От млекопитающих птицы отличаются наличием перьев и тем, что передние конечности преобразованы в крылья.

Выделяют три подкласса: Довеерохвостые птицы (T_3), Ящерохвостые птицы (J_3), Веерохвостые птицы (K-Q).

Рис. 86. Род Protoavis T_3

Подкласс Praeornithurae. Довеерохвостые птицы T_3 (лат. *prae* – прежде)

Подкласс представлен позднетриасовым родом *Protoavis* (найден в штате Техас). Протоавис, или первоптица, была размером с сороку. Имелся длинный хвост. Передние и задние конечности четырехпалые. Череп диапсидный (рис. 86).

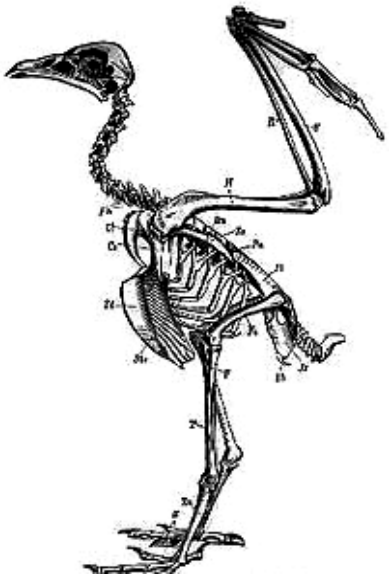


Рис. 87. Род Archaeopteryx J_3

Подкласс Saururae. Ящерохвостые птицы J_3 (греч. *sauria* – ящерица; *ura* – хвост)

Подкласс представлен позднеюрским родом *Archaeopteryx* J_3 (рис. 87). Небольшая птица размером с голубя. Передние конечности трехпалые, задние – четырехпалые. Самые многочисленные находки археоптериксов были сделаны из золенгофенских сланцев Баварии (семь скелетов).

Подкласс Ornithurae. Веерохвостые K-Q (греч. *ornithos* – птица; *ura* – хвост)

Ископаемые веерохвостые птицы довольно крупных размеров представлены позднемеловыми родами *Hesperornis* и *Ichthyornis*. Включают в группу зубастых птиц.

Класс Mammalia. Млекопитающие
Theria. Звери T_3-Q

(лат. *mamma* – сосок; греч. *therion* – зверь)

Общим для всех млекопитающих является вскармливание детенышей молоком. Класс разнообразен, занимает различные экологические ниши. Произошли от зверообразных (класс Synapsida) в позднем триасе. Выделяют подклассы: Первозвери (T_3-Q), Пантотерии (T_3-Q), Сумчатые (T_3-Q), Плацентарные K-Q.

Подкласс Prototheria. Первозвери T_3-Q

Примитивные млекопитающие, имеющие некоторые признаки рептилий, представлены в современной фауне тремя родами: утконос, ехидна и проехидна. Размножаются яйцами. Своеобразные челюсти имеют роговой покров.

Подкласс Pantotheria. Пантотерии T_3-K

Вымершие млекопитающие. В ископаемом сосотоянии находят только зубы и челюсти. Дали начало сумчатым.

Подкласс Metatheria. Сумчатые T_3-Q

Метатерии, или сумчатые, выше по уровню организации, чем вышеописанные млекопитающие. Размеры тела от 4 до 200 см.

Среди сумчатых выделяют: кенгуру, сумчатые волки, сумчатые медведи – коалы и др.

Подкласс Eutheria. Высшие звери, или Плацентарные K-Q

Это самая разнообразная группа млекопитающих в современном мире. Выделяют 14 отрядов: насекомоядные, рукокрылые, неполнозубые, креодонты, хищные, ластоногие, зайцеобразные, грызуны, кондилартры, непарнокопытные, хоботные, китообразные, парнокопытные, приматы.

Тест по хордовым

1. К надклассу Pisces не относится класс:
   а) Acanthodii; б) Chondrichthyes; в) Osteichthyes; г) Prototheria.
2. В качестве родоначальной для класса Amphibia рассматривается группа:
   а) артродиры; б) кистеперые рыбы; в) батрахозавры; г) псевдозухии.
3. Время распространения подкласса Stegocephali:
   а) S-P; б) D_3 –Q; в) D_3-K; г) C_3-MZ.
4. К классу Reptilia не относится одна из нижеперечисленных групп:
   а) архозавры; б) котилозавры; в) синапсиды; г) пантотерии.

5. Самым высокоразвитым пресмыкающимся принадлежит тип черепа:
   а) диапсидный; б) эвриапсидный; в) синапсидный; г) парапсидный.
6. Класс Aves произошел:
   а) от котилозавров; б) текодонтов; в) птерозавров; г) завроптеригий.
7. Находки первых птиц известны из отложений:
   а) верхнего триаса Северной Америки; б) верхнего мела Монголии; в) верхнего карбона Африки; г) верхней перми России.

8. Сочетание следующих признаков – теплокровность, наличие дифференцированных зубов (резцы, клыки, предкоренные, коренные), четырехкамерного сердца; плаценты; различных роговых образований (ногтей, когтей, копыт, рогов, волосяного покрова) – характерно:
   а) для птиц; б) амфибий; в) маммалий; г) рептилий.
9. К классу Mammalia не относится подкласс:
   а) Аллотерии; б) Триконодонты; в) Клоачные (Первозвери); г) Синаптозавры.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Абиссаль (греч. *abyssus* – бездна) – глубоководная область Мирового океана ниже 3000 м, характеризующаяся низкими температурами (около 0 или –2 °С), полным мраком, огромным давлением, чрезвычайно медленным осадконакоплением (известковые, кремнистые органогенные илы, красные глины, вулканогенные отложения).

Автотрофы – организмы, питающиеся путем синтеза органических веществ из неорганических.

Агглютинированная раковина (лат. *agglutinare* – склеивать) – раковина, скелет которой сложен из материала, захваченного протоплазмой из внешней среды («песчинок» кварца, слюды), имеющего микроскопически малые размеры и сцементированного секреционным веществом (тип Саркодовые, кл. Фораминиферы).

Адаптация организмов – приспособление растений и животных, их отдельных органов к изменившимся условиями существования.

Адаптивная радиация – крупномасштабное увеличение разнообразия и дивергенция эволюционных рядов, происходящее вслед за эволюционным «прорывом» – приобретением новых адаптаций (приспособлений) – и приводящее к образованию новой, высшей категории.

Акантодии (*Acanthodi*) – акулообразные вымершие рыбы. Тело их, в отличие от акул, покрыто плотно прилегающими друг к другу твердыми чешуйками типа ганоидных, наподобие панциря. Поздний силур – пермь.

Акритархи – группа разнородных одноклеточных микрофоссилий неясного происхождения и систематического положения. Форма их различна: от сферической и дисковидной до многоугольной. Имеют оболочку органического происхождения и внутреннюю полость – капсулу. Оболочка гладкая или скульптурированная. Термин предложен Эвиттом (1963). Вероятно, вымершие морские, преимущественно планктонные одноклеточные водоросли.

Акулы – один из отрядов хрящевых рыб; весьма специализированные хищные рыбы, которые живут в морях, но иногда заходят в реки. Тело вытянутое, торпедообразной формы. Кожа покрыта плакоидной чешуей. Внутренний скелет хрящевой, зубы острые, конусовидные. Среди современных рыб – это самые древние формы. Средний девон – настоящее время.

Аммониты – вымершие головоногие моллюски, отличающиеся от более древних форм самой сложной лопастной (перегородочной) линией. Раковина свернута в плоскую спираль, но часть меловых форм имеет полуразвернутую, совершенно развернутую и даже конически-спи-

ральную раковину. Исключительно морские стеногалинные животные. Юра–мел.

Аммоноидеи (*Ammonoidea*) – обширный вымерший подкласс головоногих моллюсков, включающий гониатитов, цератитов и аммонитов. Раковина известковая, часто крупная, имела вид трубки, свернутой в плоскую, реже коническую спираль, еще реже – прямая. Мягкое тело помещалось во внешней (конечной) части раковины (жилой камере), остальная часть была разделена перегородками на многочисленные воздушные камеры, соединенные сифональной трубкой. Перегородки, прикрепляясь к раковине, оставляли различного вида линию, называемую перегородочкой, или лопастной линией. По характеру последней различают несколько разновозрастных групп А.: гониатиты (D-P), цератиты (P-T), аммониты (J-K). А. исключительно морские стеногалинные животные, нектон или подвижный бентос. Девон–мел.

Амфибии (греч. *amphibios* – ведущий двоякий образ жизни) – класс позвоночных, представители которого ведут в личиночной стадии водный образ жизни и дышат жабрами, а во взрослом состоянии обычно переходят на легочное и кожное дыхание, всегда нуждаются в повышенной влажности. Развитие личинки во взрослую форму претерпевает превращения (метаморфоз). Взрослые особи имеют две пары пятипалых конечностей (четвероногие). Тело их покрыто голой кожей, в которой у А. имеются кожные окостенения. Анапсидный тип черепа. Сердце с двумя предсердиями и одним желудочком (кровообращение с двумя кругами, смешанное). Древнейшими А. являются стегоцефалы. Поздний девон – современность. Син.: земноводные.

Анализ диатомовый – один из микропалеонтологических и палеобиогеографических методов, основанный на изучении систематического, экологического состава, биогеографии и численности диатомовых водорослей.

Ареал (лат. *areal* – площадь, пространство) – область распространения вида, рода или группы животных или растений. Внутри ареала виды обычно распространены неравномерно, только в местах, где имеются для них подходящие условия (т. н. биотопы). Одни виды характеризуются широким, а другие узким ареалом. Виды, распространенные повсеместно, называются космополитами, а виды, встречающиеся редко, являющиеся остатками некогда большой области распространения, – реликтовыми.

Артизии (по фамилии Артис) – формальный род, объединяющий каменные ядра цилиндрической формы, образовавшиеся в результате выполнения осадком внутренней сердцевинной полости стволов кордаитов.

Артродиры (*Arthrodira*) – панцирные акулообразные рыбы из класса плакодерм. Поздний силур – девон.

Археоптерикс – (*Archaeopteryx*) – ископаемая птица, относящаяся к подклассу ящерохвостых. Обнаружена в верхнеюрских отложениях Германии.

Археоптерис (*Archaeopteris*) – древовидный, довольно крупный гетероспоровый папоротник с дважды перисторасчлененной вайей значительной величины, конечные перышки цельные, клиновидные, с веерным дихотомическим жилкованием. Поздний девон.

Археорнис (*Archaeornis*) – ископаемая птица из подкласса первоптиц величиной с ворону. Тело покрыто перьями, клюв отсутствовал, челюсти снабжены зубами, хвост длинный, на коротких пальцах имелись три подвижных пальца с когтями. Поздняя юра Баварии.

Афлебии – листоподобные образования, расположенные в нижней части вайи (листьев) некоторых древних папоротников, значительно отличающиеся от остальных перьев. А. выполняли защитную роль, предохраняя недоразвитые, неокрепшие перья от повреждения.

Банка (устричная, иноцерамовая, продуктусовая и др.) – органогенная постройка, представляющая собой возвышение на морском дне, сложенная многочисленными раковинами беспозвоночных организмов, имеющих две створки. В силуре–девоне банки образованы пентамеридами, карбоне – продуктидами; в мезозое банки сложены двустворчатыми моллюсками рода *Inoceramus*, а в кайнозое – родом *Ostrea*.

Бентос – организмы, населяющие дно водоема. Различают галобентос, населяющий дно моря; лимнобентос, населяющий дно пресных водоемов. В зависимости от образа жизни бентос может быть прикрепленный, сидячий и подвижный.

Бесчелюстные (*Agnatha*) – класс или надкласс примитивных рыбообразных позвоночных, объединяющий современных круглоротых и вымерших остракодерм. Рот лишен челюстей. Носовое отверстие непарное. Парные плавники отсутствуют или имеются только грудные. Внутренний скелет хрящевой, хорда сохраняется в течение всей жизни. Самые древние позвоночные. Кембрий–современность.

Биогенез (греч. *bios* – жизнь, *genesis* – происхождение) – учение о происхождении одних живых организмов от других.

Биогеоценоз – особый взаимообусловленный комплекс на определенном участке земной поверхности с присущими этому участку геологическим строением, почвенным и водным режимами, микроклиматом, растительным сообществом и населяющим его миром животных и микроорганизмов. Все входящие в состав этого комплекса элементы находятся в специфическом взаимодействии как между собой, так и с остальными явлениями окружающей природы.

Биогерм (греч. *herma* – подводная скала) – выступ на морском дне (современном или ископаемом), образованный остатками обитающих (или обитавших) на этом месте организмов, сохраняющих прижизненное положение (например, коралловые полипы, мшанки, губки, археоциаты и др.). Размеры Б. варьируют от нескольких сантиметров до сотен метров по вертикали и нескольких километров по горизонтали (при длительном существовании). Склоны и контакты Б. с синхронными осадками крутые или клинообразные. Б. всегда локальны, форма их разнообразна – от штоковидной до линзовидной. Б. входят в состав рифа. Накопление осадка в Б. происходит своеобразно: стоящие торчком на дне водоема твердые скелеты организмов задерживают детритовый, терригенный и пепловый материал, создавая условия более быстрого накопления отложений на положительных структурах и склонах.

Биоглифы (Вассоевич, 1951) – следы жизнедеятельности организмов.

Биостратиграфия (Долло, 1909) – 1) отрасль стратиграфии, в которой основным методом исследований является палеонтологический; 2) синоним термина «стратиграфическая палеонтология» (по Долло), т. е. часть палеонтологии, рассматривающая вопросы исторического развития организмов и использование полученных данных для установления геологического возраста.

Биостром (греч. *stroma* – подстилка) – линза значительной протяженности (десятки и сотни метров), сложенная организмами, имеющими пластинчатый скелет (Stromatopora и др.), или известь выделяющими водорослями. Облекающий дно тип рифовой постройки Б. немного возвышался над дном бассейна, выклиниваясь по краям, и при жизни организмов представлял собой банку, которая могла входить в состав рифа в его лагунной части.

Биосфера – сложная наружная оболочка Земли, населенная организмами, составляющими в совокупности живое вещество планеты. Масса живого вещества в Б. приближается к $n10^{14} – 2\cdot10^{16}$. Б. включает заселенные живыми организмами части атмосферы и гидросферы и верхней части литосферы (на глубину 2…3 км).

Биотоп (греч. *biotopes* – участок среды обитания; Данбар, Роджерс, 1962) – 1) область с однородными экологическими условиями, занятая определенным *биоценозом*. Например, совокупность участков пустынных песков, глинистых пустынь, пустынных солончаков составляет Б. пустынь; совокупность участков илистого, скалистого и песчаного дна пресных водоемов составляет Б. пресных водоемов. «Биофация» амер. геологов состоит из одного или нескольких Б.; 2) комплекс факторов среды, необходимых для существования определенных организмов или их сообществ.

Биофильтрация – явления, связанные с питанием ряда морских животных (фильтраторов), пропускающих через свое тело ток воды со взвешенными в ней частицами.

Биоценоз (греч. *bios* – жизнь, *koinos* – общий) – исторически сложившийся комплекс организмов, занимающий определенный участок биосферы (арены жизни) – биотоп, со всеми теми условиями, которые требуются для нормального существования этих организмов. Все члены Б. прямо или косвенно связаны между собой, что определяет относительную устойчивость Б. во времени и пространстве и характеризует его динамику, приводящую временами к смене одних Б. другими. Б. представляет собой специфически взаимодействующий неразрывный комплекс животных и растительных организмов.

Бореальный климат (лат. *borealis* – северный) – холодный климат умеренных широт с ясно выраженными временами года, «климат снега и леса». Разновидности: с сухой зимой (климат тайги) и с влажной зимой (климат лиственных лесов).

Вайя – листовая пластинка споровых папоротников и птеридоспермид. Форма может быть различная: простоперистая, сложноперистая и др.

Вид (*species*) – в биологии совокупность особей, близких друг к другу по строению, происхождению от общего видового предка в пределах биогеографической области под влиянием внешней среды и естественного отбора, характеризующихся общностью систематических признаков. В. есть определенный этап в процессе эволюции организмов, он реально существует в природе. Процесс образования нового В. и обособления его от ранее существовавшего связан с изменением отношения организмов к среде. Формы организмов, сохранивших относительное постоянство в процессе развития, называются персистентными. Организмы с признаками различных систематических групп являются смешанными формами.

Вид реликтовый – вид животных или растений, сохранившийся в какой-либо местности как пережиток существовавшей ранее фауны или флоры. Часто такие виды принадлежат к числу редких, тогда как раньше могли иметь более значительное распространение.

Виды викарирующие (*species vicarientes*) – близкородственные виды (соболь и куница, бизон и буйвол), замещающие друг друга в одновозрастной фауне или флоре различных территорий и акваторий.

Виргация (лат. *virgation* – ветвление) – 1) в тектонике: расхождение пучка складок, происходящее обычно при погружении складчатой зоны и затухании складчатости. Термин введен в литературу Э. Зюссом (1885); 2) в геоморфологии: разветвление горных цепей в одном направлении.

Вымирание – местное и частное или окончательное и повсеместное исчезновение отдельных видов, родов и более крупных систематических (таксономических) категорий животного и растительного мира (царства) в геологической истории. Нередко происходит массовое вымирание в определенное геологическое время, что позволяет использовать это явление при проведении границ между отдельными стратиграфическими (геохронологическими) подразделениями. Причины вымирания объясняются различно. Основную роль среди них играют изменения внешних условий, к которым не могли приспособиться односторонне специализированные организмы (аммониты, трилобиты, археоциаты, граптолиты, псилофиты и др.).

Гетеротрофные организмы (греч. *heteros* – другой, *trophe* – пища, питание) – организмы, для питания которых необходимы готовые органические вещества, создаваемые автотрофными организмами. К Г.О. относятся все животные, некоторые растения и многие бактерии.

Гиппарион (*Hipparion*) – предок современной лошади, жившей в неогене. Низкорослая трехпалая лошадь, населявшая обширные степные пространства. Г. возник в Америке в миоцене, позже распространился в Евразию. Здесь от него возникла современная лошадь.

Голоцен (греч. *golos* – весь, полный; *kainos* – новый) – четвертичные отложения, сформировавшиеся после вюрмского оледенения. Нижняя граница – 10 000 л. н. Син.: эпоха послеледниковая, отложения современные.

Гоминиды (*Hominidae*, от лат. *homo* – человек) – семейство из отряда приматов, эволюция которого завершилась формированием людей современного вида.

Дарвинизм – эволюционная теория Ч. Дарвина о происхождении видов путем естественного отбора. Основной материал для эволюции, по Дарвину, дает направленная изменчивость. Естественный отбор является результатом борьбы за существование и рассматривается как биологическое выражение взаимоотношений между организмами и средой.

Денсаль (лат. *densum* – плотный, компактный, густой) биономическая зона моря, расположенная в абиссали, связана с рифтовыми зонами, где многочисленные гидротермальные выбросы извергаются из конусовидных образований. В Д. находятся так называемые «оазисы» жизни.

Детрит (лат. *detritus* – истертый) – измельченный материал раковин, скелетных частей животных, обрывков растений.

Диатомит – землистая, пористая, легкая кремнистая порода (опаловая), белого, светло-серого или желтоватого цвета, состоящая более чем на 50 % из панцирей диатомовых водорослей (70–98 % кремнезе-

ма). Д. бывают морского, реже пресноводного (озерного) происхождения в районах деятельности вулканов. Распространены в палеоген-неогеновых и четвертичных отложениях.

Дивергенция (лат. *divergentio* – расхождение) – эволюционный процесс возникновения и усиления различий между организмами.

Дивергенция признаков – по Дарвину: способ возникновения новых разновидностей, а затем и видов организмов. Вследствие сильной конкуренции между более близкими особями выживают преимущественно крайние отклоняющиеся формы, так что изменчивость потомства одного организма идет в двух основных направлениях. Син.: расхождение признаков.

Дихотомия (греч. *dichotomos* – разделенный на две части) – в биологии, палеонтологии: вильчатое ветвление какого-либо элемента организма (ребра в скульптуре раковины, руки криноидей, жилки листа) на две части без продолжения главной оси.

Инфауна (лат. *in* – в, *fauna* – богиня стад, полей и лесов в римской мифологии) – совокупность организмов, живущих в толще грунта (зарывающихся в рыхлый осадок или всверливающихся в твердый субстрат).

Ископаемые – остатки или следы жизни организмов геологического прошлого, сохранившиеся в той или иной форме в осадочных породах. Син.: окаменелости, фоссилии.

Ихнология (греч. *ichnos* – след) – отрасль палеонтологии, занимающаяся изучением следов жизни древних вымерших организмов.

Карпология (греч. *karpos* – семя) – отрасль ботаники и палеоботаники, изучающая плоды и семена современных и ископаемых растений.

Копролиты (греч. *kopros* – помет) – окаменелые экскременты животных – червей, моллюсков, ихтиозавров и др. Местами слагают морские илы. В ископаемом состоянии встречаются копрогенные известняки, доломиты и фосфориты.

Космополиты (космополитные организмы) (греч. *kosmos* – мир, Вселенная; *polythes* – гражданин) – организмы (животные и растения), распространенные почти по всему земному шару.

Кутикула (греч. *cuticula* – кожица) – тонкая бесструктурная пленка, покрывающая эпидермис листьев и молодых стеблей и прерывающаяся над устьицами; легко отделяется от эпидермы. К. состоит в основном из хитина. Служит для защиты от испарения и заражения бактериями и грибками. Подводные растения лишены К. Хорошо сохраняется в ископаемом состоянии, известна даже из девонских отложений (барзасские угли).

Мамонт (*Mammutus primigenius* Blumenbach) – вымерший представитель отряда слоновых, широко распространенных в позднечетвертичное время в Европе, Азии, Африке и С. Америке. Известно очень много скелетных остатков и бивней мамонтов на севере Сибири. В 1901 г. на р. Березовка (Якутия) был найден целый труп мамонта; чучело его хранится в зоологическом музее АН СССР (Санкт-Петербург).

Мел писчий – белая слабо сцементированная порода, состоит преимущественно из остатков морских планктонных водорослей кокколитофорид и мелких фораминифер. Пелагический осадок теплых морей, отлагавшийся на глубинах от 100 до 200–300 м и более. Характерен для верхнего отдела меловой системы. Фациальный аналог мела – белые афанитовые известняки Кавказа и Ю. Европы. В Европе М. распространен от р. Эмбы до Англии; в других странах редок.

Миграция – переселение организмов из одного района в др. Различают периодические сезонные и филетические миграции (*прохорез*), означающие изменение распространения видов или высших систематических единиц во времени.

Мутовчатое расположение – кольцеобразное расположение ветвей и листьев в классе членистостебельных (*Equisetopsida*), т. е. по кругу (например, *Annularia*).

Название видовое – единственное для данного вида узаконенное правилами приоритета латинское название, предваряемое назв. его рода и сопровождаемое латинизированной фамилией автора вида, например *Monograptus lobifeius* M'Coy. Оно отражает какой-либо характерный признак вида или место его нахождения или же дается по имени какого-либо лица. В палеозоологии Н.В. пишется всегда со строчной буквы (в палеоботанике название по имени какого-либо лица – с прописной буквы), согласуется грамматически с родом и набирается курсивом; фамилия автора (иногда с общепринятым его сокращением) не отделяется от видового знаком препинания и набирается обычно в разрядку. После названия нового вида в том же сочетании, где автор впервые его описывает, но вместо своей фамилии, пишет sp. nov. (новый вид).

Нанофоссилии – мельчайшие ископаемые остатки организмов, изучаемые под микроскопом с целью использования в стратиграфическом расчленении толщ и палеогеографической их интерпретации.

Некропланктон – синоним термина «планктон мертвый».

Некрофаги – падалееды.

Нектон (греч. *nekton* – плавающие) – водные животные, обладающие способностью активного передвижения в водной среде (например, киты, рыбы, медузы).

Ниша экологическая – положение вида растений или животных в биоценозе, определяемое его отношениями с другими членами сообщества и приспособленностью к определенным физико-химическим условиям среды.

Ноосфера (греч. *noos* – разум, дух) – это новое состояние биосферы, в котором человечество, взятое в целом, становится мощной геологической силой. Н. – сфера разума. Введено в науку Пьером Гейяром де Шарденом (1927), развито академиком В.И. Вернадским.

Номенклатура бинарная (лат. *bini* – по два) – способ наименования видов животных и растений, общепринятых в ботанике, зоологии и палеонтологии. По Н.Б., назв. каждого вида, даваемое на латинском языке, состоит из двух частей: первая часть всегда имя существительное, обозначающее род, которому относится данный вид; вторая часть, т. н. видовой эпитет, чаще всего имя прилагательное, отличает данный вид от других видов этого рода. После видового назв. ставится (чаще в сокращенном виде) фамилия автора, давшего это название, например *Inoceramus labiatus* Schlotheim.

Окаменелости – синоним термина «фоссилии»: органические остатки, ископаемые.

Онихиты (греч. *onyx* – крюк, коготь) – конхиолиновые крючочки или зубчики у кальмаров и сепий-каракатиц. Находят в породе отдельно от других остатков животного.

Онколиты (греч. *onkos* – желвак) – ископаемые, обычно известковые округлые стяжения, обязанные своим происхождением цианобактериям. О. перекрывают дно водоема в зоне волнений или течений. Их нахождение свидетельствует о мелководности бассейна.

Организмы автотрофные (греч. *trophae* – пища) – микроорганизмы, использующие, в отличие от гетеротрофных, в качестве питания исключительно минеральные соединения; источником углерода служит углекислота, источником энергии – световые излучения (фотосинтез) или энергия, выделяющаяся при некоторых химических реакциях (хемосинтез). К О.А. относятся только растительные организмы.

Организмы пелагические – организмы, обитающие в открытом море (вне литорали), включая планктон и нектон, жизнь которых не связана непосредственно с дном моря. Многие из них (фораминиферы, радиолярии, диатомовые и др.) имеют важное осадкообразующее значение, особенно в океанах.

Организмы стенобионтные (греч. *stenos* – узкий) – организмы, способные существовать лишь в узких пределах изменений условий обитания (температуры, солености и пр.).

Организмы стеногалинные (греч. *galinos* – соленый) – водные формы, требующие для существования узко ограниченных условий солености воды и не выносящие ее колебаний.

Организмы стенотермные – живущие лишь в узких пределах колебаний температуры.

Организмы субфоссильные (лат. *fossilis* – ископаемый) – сравнительно недавно захороненные остатки организмов с неполностью замещенным органическим веществом (например, носорог в озокерите, мамонт в вечной мерзлоте).

Организмы эвригалинные – водные организмы, способные переносить без вреда для себя значительные колебания в степени солености воды. К ним относят большинство организмов, обитающих в зоне литорали.

Организмы эврибионтные (греч. *eurysis* – широкий) – животные, способные переносить в широких пределах колебания условий обитания (температуры, солености и глубины).

Организмы эвритермные – животные, способные жить в условиях колебаний температуры.

Ориктоценоз (греч. *orikthos* – ископаемое, *kaenos* – общий) – сообщество, сохранившихся в ископаемом состоянии самых различных по происхождению остатков организмов.

Отпечаток – в палеонтологии: негативный оттиск поверхности какого-либо ископаемого или его части, в которой он был погребен.

Отряд – в систематике животных: категория (таксон), подчиненная классу и подразделяющаяся на семейства. Иногда несколько отрядов соединяются в надотряд или отряд разбивается на подотряды.

Палеогеография – это наука о совокупности прошлых физико-географических процессов и явлений, которые отражены в геологической летописи, т. е. в конкретных признаках г. п. и их фациях. П. тесно связана с учением о фациях, с литологией и стратиграфией. Палеогеографический анализ является необходимой составной частью формационного анализа и включает в себя реконструкцию: а) древнего рельефа; б) палеоклимата; в) особенностей размещения организмов и органические вещества, что позволяет выяснить все палеогеографические элементы, т. е. положение, границы, соленость, глубины, признаки древних водоемов; литологический состав горных пород, слагавших континент, распределение областей седиментации и т. п.

Палеоихнология – отрасль палеонтологии, изучающая следы передвижения и другие проявления жизнедеятельности животных геологического прошлого.

Палеокарпология – раздел палеоботаники, занимающийся изучением ископаемых плодов и семян покрытосеменных растений.

Палеоэкология – отрасль палеонтологии, изучающая условия существования и образ жизни организмов (животных и растений) в прошлые геологические эпохи, а также соотношения и зависимость между организмами геологического прошлого и средой их обитания. П. имеет большое значение для выяснения процессов формирования и приспособления организмов к окружающей среде и условий образования отложений, в которых находятся остатки данных организмов. Для решения современных задач П. необходима разработка комплексного палеоэколого-литологического метода исследований древних отложений.

Планктон (греч. *plankton* – блуждающий) – организмы, пассивно передвигаемые в воде волнами и течениями и не обладающие способностью активного движения. Одни из них микроскопически малы (жгутиковые, диатомеи, некоторые сине-зеленые и зеленые водоросли, радиолярии, фораминиферы, личинки донных животных и др.), другие достигают большой величины (медузы). Различают галопланктон – обитателей моря, и лимнопланктон – обитателей внутренних водоемов.

Пыльца (*palina*) – одноклеточные, реже многоклеточные образования, пыльцевые зерна, развивающиеся в пыльниках семенных растений (семенные папоротники, голосеменные и покрытосеменные) и участвующие в процессе размножения. Форма пыльцы, количество пор и борозд, характер скульптуры являются отличительными признаками для каждого вида растений. Изучение ископаемой пыльцы (спорово-пыльцевой анализ) имеет большое значение для установления возраста содержащих ее отложений (особенно континентальных), разрешения вопросов филогении растений, истории флоры и т. п.

Радиоляриты – органогенные осадочные, преимущественно кремнистые породы, слабо или прочно сцементированные и состоящие более чем на 50% из скелетов радиолярий. Иногда встречается примесь фосфатного, глинистого, алевритового материала, глобулярный опал, остатки диатомей, спикул кремниевых губок и др. Окрашены в желтоватый, серый, красный и другие цвета.

Рекуррентная фауна (лат. *recurrentio* – возвращение) – фауна, повторно появляющаяся на более высоком стратиграфическом уровне (после некоторого перерыва в вертикальном разрезе) без существенного изменения состава, тогда как одновременно существующие фауны претерпели незначительные изменения.

Реликт (лат. *relictus* – оставленный) – вид или систематическая группа организмов, обладающая признаками, характерными для орга-

низмов более древних эпох (кенгуру в Австралии – реликт палеогенового периода).

Ризоиды – 1) нитевидные образования низших растений и мохообразных, служащие для прикрепления к субстрату и извлечения из него питательных веществ. Имеют более простое строение, чем корни высших растений; 2) корневидные отростки, служащие для прикрепления губок.

Ринхолит (греч. *rhynchos* – клюв) – обызвествленный кончик верхней челюсти вымерших цефалопод.

Рифообразующие организмы – животные и растения (известковые водоросли), выделяющие известь и строящие известковые рифы: *биостромы* и *биогермы*. В основном это колониальные организмы, хотя могут участвовать и одиночные. В кембрии главными Р.О. были цианобионты и археоциаты; в ордовике, силуре, девоне основную роль играют строматопораты и кораллы, рифы позднего палеозоя построены водорослями, кораллами и мшанками. В мезозое и кайнозое рифы строятся коралловыми и гидроидными полипами, мшанками, губками, рудистами, багряными и другими водорослями.

Рифы – образования, сложенные известняками, возникшие в результате жизнедеятельности в основном колониальных организмов. Различают барьерные, береговые, площадные и атоллы. По способу постройки – *биогермы* и *биостромы.* Встречаются в ископаемом состоянии.

Рудимент (лат. *rudimentum* – зачаток, начальная форма) – недоразвитый остаток прежде нормально построенного органа, подвергшегося редукции в индивидуальном и историческом развитии. Синоним: рудиментарный орган.

Руководящая форма – отдельный организм (род, вид) или группа организмов (тип, отряд) растительного или животного происхождения, имевшие широкое географическое распространение (почти планетарное) и узкое стратиграфическое. Просуществовав короткий отрезок геологического времени (век, эпоху, период), они вымерли и в таком виде уже не возникали. Это дает возможность использовать Р.Ф. в стратиграфии для установления геологического возраста вмещающих их отложений и для сопоставления разрезов (корреляции). Например: тип Археоциаты $Є_1$; *Choristites mosquensis* C_2m.

Стенобионтные организмы – организмы, узкоспециализированные экологически, т. е. не переносящие изменений окружающей среды. В зависимости от рода специализации говорят о стенотермных, стеногалинных и других организмах.

Стеногалинные организмы (греч. *galinos* – соленый) – водные организмы, не переносящие более или менее значительного изменения солености воды в бассейне.

Стенотермные организмы (греч. *termal* – теплота) – водные организмы, не переносящие резких или значительных колебаний температуры воды.

Стенотопные организмы (греч. *topos* – место, местность) – стенобионтные организмы, тесно связанные с определенными *биотопами* и приспособленные лишь к очень мало изменяющимся условиям обитания.

Суперститовая фауна (лат. *superstitis* – переживший, оставшийся в живых) – фауна с большим количеством элементов более древних эпох. Близкий по значению термин: *реликт*. Термин предложен в 1889 г. Ф. Фрехтом для обозначения отдельных форм или комплексов древнего облика, находящихся в более молодых отложениях, чем те, для которых они обычно характерны.

Таксономия (греч. *taxis* – порядок, расположение; *nomos* – закон) – наука о таксонах, их группировке, соподчинении. Учение о принципах классификации.

Танатоценоз (греч. *thanatos* – смерть; *kaenos* – общий) – совокупность остатков мертвых организмов, состоящих из организмов, живших здесь же и сохранившихся после смерти, принесенных сюда течением, прибоем, ветром и т.п. Большинство в ископаемом состоянии скоплений организмов представляют собой Т.

Тафономия (греч. *taphos* – могила; *nomos* – закон) – наука, изучающая закономерности и условия захоронения растений и животных и возникновение ассоциаций ископаемых остатков.

Тафоценоз – совокупность погребенных в каком-либо пункте остатков животных и растений как часть существовавшего здесь танатоценоза.

Тип (греч. *thypos* – подобие, образ) – крупнейшая таксономическая единица в классификации животных, объединяющая организмы по сходству строения, происхождения (например, кишечнополостные, иглокожие, брахиоподы и др.).

Фасеточные глаза – сложные глаза, состоящие из большого числа лучисто расположенных столбчатых или клиновидных вертикальных элементов, условно сравниваемых с простыми глазами.

Фауна – 1) весь животный мир в целом; 2) исторически сложившийся комплекс животных, населяющий какой-либо участок поверхности Земли; 3) в палеонтологии: комплекс остатков животных, характеризующий определенные отложения на всей поверхности Земли или на какой-нибудь территории (вплоть до отдельного обнажения).

Фаунистический комплекс – это комплекс видов млекопитающих (или других классов животных), не повторяющийся во времени. Характерен для определенной палеозоогеографической области или провин-

ции и отличается от других комплексов (более древних или молодых) признаками, отвечающими соответствующей стадии эволюционного развития.

Фации (геологические осадочные) (лат. *facies* – лицо, облик, вид) – обстановки осадконакопления (современные и древние), овеществленные в осадке или г.п. Различают морские, переходные и континентальные фации по Рухину Л.Б. (1960): «Фации – совокупность физико-географических условий, накопившихся в этих условиях осадков и обитавших в этих условиях организмов». М.С. Дюфур (1983) под фациями понимает геологическое тело (горную породу), сформировавшуюся в определенной физико-географической обстановке.

Филогенез (греч. *phylon* – род, племя; *genesis* – происхождение) – эволюционное развитие высших групп организмов в течение всего времени существования данной группы. Ф. следует рассматривать в единстве с *онтогенезом*.

Фитопланктон – совокупность водорослей, обитающих в пелагиали, в верхнем освещенном слое воды.

Хитин (греч. *chiton* – одежда, оболочка, скорлупа) – единственный известный в природе азотосодержащий полисахарид, аналог клетчатки. Хитин входит в состав наружных покровов многих беспозвоночных (членистоногие, моллюски).

Хлорофилл – зеленый пигмент растений, при помощи которого в растении осуществляется синтез органических соединений из атмосферной углекислоты с использованием солнечной радиации.

Экзоглифы (Вассоевич, 1953) – текстуры (включая знаки) на нижней и верхней поверхностях пластов осадочных пород.

Экология – раздел биологии, изучающий отношения между организмами (животными и растениями) и средой их обитания.

Эндемичные формы (греч. *endemos* – местный) – организмы, свойственные только определенной географической провинции или еще более ограниченной области, причем место их возникновения может находиться и вне современной площади их обитания. Могут быть или реликтом, или новообразованием на данной территории.

Эндоглифы (Вассоевич, 1953) – внутрипластовые текстуры осадочных г. п., в том числе и следы жизнедеятельности животных.

Эпифиты – растения, поселяющиеся на других растениях, главным образом на ветвях и стволах деревьев.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Абиссаль 6
Автозооиды 46
Автозоеции 46
Автотрофное питание 11
Агглютинированная раковина ..33
Агностиды 58
Агониатитовая линия 89
Агониатиты 91
Акантоды 95, 100, 101
Акулы 95, 101
Альвеола 87
Амбулакральная система 62, 63
Аммонитовая линия 89
Аммониты 82, 87, 91
Амфибии 103
Анальная пирамидка 64
Анапсидный тип черепа ..104, 105
Аннелиды 45
Апертура 31, 77
Арея 53–55
Артродиры 95, 100
Археоптерикс 109
Археоциаты 38
Архозавры 96, 104
Атрипиды 52

Бактерии 6, 10
Батиаль 6, 7
Беннеттитовые 13, 27
Бентос 7
Беспанцирные 60, 95, 98
Бесчерепные 94
Бивальвии 72, 73
Биономические зоны 5, 6
Биотоп 5
Биоценоз 5
Брахиальный аппарат 48
Брахиоподы 48, 49
Брюхоногие моллюски ... 79–80, 82
Брюшная створка 49

Вайя 19–22
Вершина 78
Водно-сосудистая система ..36, 62
Водоросли 7, 11
Воздушные камеры 89
Воронка 83
Высшие растения 11–13

Гастроподы 77, 78, 81, 82
Гелиолитоидеи 41, 44
Гетерозооиды 46
Гидроидные 40
Гидростатические камеры 89
Гинкговые 13, 25, 26
Глабель 57, 58
Головной отдел 57, 60, 83
Головоногие моллюски . 82–85, 92–99
Голоротые 47
Голосеменные 13, 21
Голостомное устье 78, 80
Голотурии 62
Гоминиды 9
Гониатитовая линия 86, 89, 91
Гониатиты 91
Граптолиты 92
Граптолоидеи 92
Грызуны 97
Губки 35–37

Двудольные 28
Двусторонне-симметричные 45
Дельтирий 50
Диктиональный скелет 37
Динозавры 96, 104, 107

Ехидна 97, 109

Завиток 78
Замковые брахиоподы 50
Замок 48, 71
Затылочное кольцо 57
Зверообразные рептилии 96
Земноводные 96, 103
Зооиды 46
Зубы 72

Иглокожие 62
Инволютная раковина ...31, 32, 86
Интерваллюм 38
Ихтиозавры 95, 105, 107

Каблучок прирастания 38
Каламитовые 12, 17
Кальмары 82
Каменистый канал 62
Каракатицы 82
Китообразные 97
Кокколитофориды 12
Колеоидеи 90
Кольцевой канал 62
Конодонтоносители 99
Конодонты 99
Коралловые полипы 40, 42
Кораллы 41
Кордаитовые 13, 23
Котилозавры 96, 104
Криноидеи 66
Крокодилы 96, 108
Крылоногие 80, 81

Легочные 78, 81
Лепидодендроновые 12, 14
Лингулиды 50
Листовая подушка 15
Литистидный скелет 37
Литораль 6
Лопастная линия 84, 86, 89
Лофофор 48

Мадрепорит 62
Мадрепоровая пластинка 62
Макушка 70
Малочленистые 58, 60
Мамонт 118
Мантийная линия 70
Мантийный синус 70
Мантия 70
Мастодонты 97
Медузы 40
Междоузлия 16
Мезоглея 36
Миксины 99
Миноги 99
Млекопитающие 97, 109
Многоклеточные 35, 39
Мономорфные 89
Морские ежи 66, 67
Мутовки 16
Мутовчатый 16
Мшанки 46

Наружнораковинные 82, 84
Насекомоядные 97
Наутилоидеи 84, 90
Наутилус 84, 88
Нектон 7
Неритовая область 6
Низшие растения 11
Нуммулиты 31, 32

Однодольные 28
Одноклеточные 30
Окаменелости 4, 5
Онколиты 10
Онтогенез 69
Ориктоценоз 5
Ортиды 51, 54

Остракоды 61
Офиуры 62
Палеобиоценоз 5
Палеоботаника 4, 10
Палеоэкология 4
Папоротники 12, 18, 21
Парапсидный тип черепа ..104, 105
Пелагиаль 6, 7
Пелециподы 56
Перегородочная линия ..84, 85, 89
Переднежаберные 79–81
Перышко невроптеридное 19
Пигидий 57, 58
Планктон 7
Пластинокожие 95, 100
Плауновидные 12, 14
Плацентарные 110
Плевры 57
Плезиозавры 106
Пневматофор 93
Позвоночные 94, 95
Покрыторотые 46
Покрытосеменные 28
Полимеры.....60
Полип 40, 42
Пресмыкающиеся 96, 104
Приматы 97
Продуктиды 54, 113
Проптеридофиты 13, 14
Прокариоты 10
Проостракум 90
Простейшие 30
Протоконх 78, 89
Прохорез 118
Псевдоподии 30
Птеридоспермиды 22
Птеридофиты 12, 14
Птеродактили 107
Птерозавры 104, 107
Птицы 97, 108
Пузырчатая ткань 38
Пыльца 121
Рабдосома 92, 93
Радиолярии 34
Радула 77, 83
Рамфоринхии 107
Расщепленозубые 74
Рахис 19, 57, 59
Рекуррентная фауна 122
Реликт 25, 121
Рептилии 103–105
Ризоиды 37
Риниофиты 12, 13
Ринхонеллиды 54
Ростр 90
Ругозы 41, 43
Рудисты 71, 75
Руки (брахиоли) 48, 64
Ручной аппарат 48
Рыбы 95, 100, 101
Рядозубые 72, 73

Саркодовые 30
Септы 31, 38, 39
Синапсидный тип черепа 104, 105
Синус 49, 51, 52
Сифон 70, 85
Сифоностомное устье 78
Спикулы 36, 37
Спинная створка 48, 49
Спирифериды 55
Споры 9, 15
Спорангии 13, 15
Стегоцефалы 96, 103
Стенобатный 7
Стенобионты 7
Стеногалинный 7
Стенотермный 7
Стигмарии 14
Стрекательные капсулы 40
Стробилы 15
Строматолиты.....10

Строфомениды 54
Сублитораль 6
Сумчатые 109

Табуляты 42–44
Таксодиум 24
Таксон 8
Таксономия 8
Тафономия 4
Тафономический анализ 76
Теки 92, 93
Тении 38, 39
Теребратулиды 55
Тетракораллы 43, 44
Топороногие 69
Тригония 74
Трилобиты 56–61

Умбо 81

Фаретронный скелет 37
Филлоиды 14
Филогенез 124
Форамен 30
Фораминиферы 30, 32
Фоссилии 4
Фрагмокон 84, 89, 90
Фузулиниды 31, 32

Харовые водоросли 11, 12
Хвойные 13, 24
Хвощи 12, 16, 17
Хететоидеи 41–43
Хищные 100
Хоаноциты 36
Хоботные 97
Хорда 94
Хордовые 94

Цветковые 28, 29
Цератитовая линия 86, 91
Цератиты 91
Цефалон 57
Цикадовые 13, 27
Цистоидеи 64

Чекановскиевые.....13, 26
Челюстной аппарат 63
Челюстноротые 100
Черви 45
Черепахи 96
Четвероногие 96, 103
Чешуйчатые 96, 106
Членистоногие 56
Членистостебельные 16, 18

Шельф 5
Щупальца 83

Эволютная раковина 31, 86, 87, 89
Эвриапсидный тип черепа 105
Эврибатный 8
Эврибионтный 8
Эвригалинный 7
Эвритермный 7
Эпитека 41
Эпифиты 28
Эукариоты 10

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

Acrospirifer cheehiel 56
Acanthodei 95, 101
Acer 28
Actinopterygii 95, 103
Acrania 94
Agnatha 98, 113
Agnostus 58
Amniota 104
Ammonoidea 84, 86–88
Amphibia 96, 103
Anaspida 95, 98
Angarodendron 12, 15
Angaridium 13, 22
Angaropteridium 13, 22
Annelides 45
Annularia 12, 18
Anthozoa 40, 42
Antiarchi 95, 100
Arca 72, 73
Archaeocyathi 38
Archaeopteryx 97, 108, 109
Archosauria 96, 107
Arthrodira 95, 100
Arthropoda 56
Articulata 48, 50, 51
Artiodactyla 97
Artizia 13, 23
Asaphus 57, 59
Atrypa 52
Athyris 52
Aves 97, 108
Avimimus 96

Batrachosauria 96
Belemnitella 87
Belemnitida 87, 90
Bellerophon 79
Bennettitales 13, 27
Benthosuchus 96
Bivalvia 69, 73
Bothriolepis 95, 100
Brachiopoda 48
Bryozoa 46
Bronteus 60
Buchia 72, 74, 76

Calamitales 12, 17
Calamites 12, 17, 18
Callipteris 13, 21
Camarotoechia 51, 54
Caninia 43
Cardium 72, 74
Cephalopoda 82, 84, 85
Cetacea 97
Ceratites 86
Cladophlebis 12, 20
Clymenia 86
Clypeaster 67, 68
Chaetetes 43
Chelonia 96
Chondrichthyes 95, 101
Chordata 94, 95
Choristites 53, 55
Chiroptera 97
Cidaris 67
Coelenterata.....40
Condylartrha 97
Coniopteris 12, 20
Conchidium 51
Conodontophorata 95, 99
Cotylosauria 96
Cordaitales 13, 23
Cordaites 13, 23
Craspedites 87
Creodonta 97
Crocodylia 96, 108

Crinoidea 64, 65
Crossopterygii 95, 101
Cupressocrinus 65
Cyanobionta 10
Cycadales 13, 27
Cyclostomi 95, 99
Cystoidea 63
Czekanowskia 13, 26

Dalmanites 60
Demetrodon 96
Diceras 71, 75
Dinichthys 95, 100
Dinosauria 96, 107
Diplodocus 96
Diplorhina 95, 98
Dipnoi 95, 102
Dipterus 95
Drepanaspis 95, 98

Echinodermata 62
Echinoidea 66, 67
Echinosphaerites 63
Echinocorys 67
Elasmobranchii 95
Endoceras 85, 88
Equisetopsida 12, 16
Equisetum 12, 17
Encrinus 65
Eucaryota 10
Euomphalus 79
Euthacanthus 95, 101
Eutheria 97, 110

Favosites 42
Fenestella 47
Foraminifera 30, 32
Fissipedia 97
Fungi 10
Fusulinida 31, 32
Gastropoda 69, 77, 79
Gnathostomi 95–97, 100
Gondwanidium 13, 21
Gigantoproductus 52, 54
Ginkgo 13, 25, 26
Graptolithina 92
Gymnospermae 13, 21

Halysites 42
Heliolites 43
Helix 80, 81
Hemichordata 92
Helicoprion 95, 101
Hemicyclaspis 95, 99
Heterodonta 72–74
Heterostraci 95, 98
Hippurites 71, 75, 76
Homo sapiens 8

Ichthyornis 97
Ichthyosauria 96, 107
Ichthyosaurus 96, 107
Ichthyostega 96
Illaenus 59
Inoceramus 69, 71–73, 76
Inostrancevia 96, 105
Insectivora 97

Knorria 12, 16

Lagomorpha 97
Labirinthodontia 96
Lampetra 95, 99
Latimeria 95, 102
Lepidodendrales 12, 14
Lepidodendron 12, 15
Lepidosauria 96, 106
Lepospondyli 96
Leptolepis 95, 102
Lithostrotion 43, 44
Lingula 50, 55
Lycopodiopsida 12, 14
Lymnaea 78, 80, 81

Mammalia 97, 103, 110
Metatheria 97, 109
Micraster 67, 68
Miomera 58, 60
Michelinia 42
Mollusca 69, 77
Monograptus 93
Monorhina 95, 98
Mosasauria 96, 106
Nautilus 82, 84, 85, 90
Neuropteris 13, 22
Nilssonia 13, 27
Nummulites 31, 32

Obolus 50
Ornithischia 96
Ornithurae 97, 109
Orthis 54
Orthoceras 88
Osteichthyes 95, 101
Osteostraci 95, 99
Ostracoda 61
Ostrea 69, 71, 72, 74, 76
Olenoides 58

Pantotheria 97, 109
Paradoxides 58
Paracalamites 12, 18
Parareptilia 96, 103
Pareiasaurus 96
Patella 79, 81
Pecopteris 12, 20
Pecten 72, 74
Pelecypoda 69
Pentacrinus 66
Perissodactyla 97
Perisphinctes 87
Phacops 59
Pharingolepis 95, 98, 99
Phoenicopsis 13, 26
Phyllotheca 12, 17
Phyta 10
Pinnipedia 97
Pinophyta 11, 13, 21
Pisces 95, 100
Placodermi 95, 100
Placodus 96
Planorbarius 80, 81
Plesiosaurus 96, 106
Polymera 58–60
Polypora 47
Poteriocrinus 65
Praeornithurae 97, 108
Proboscidea 97
Procariota 10
Protoavis 97, 109
Prototheria 97, 109
Productus 52, 54
Propteridophyta 11–13
Primates 97
Prosobranchia 78–81
Protozoa 30
Pteranodon 96
Pteridophyta 11–14
Pterophyllum 13, 27
Pterosauria 96, 107
Pulmonata 78, 80, 81

Radiolaria 34
Rapana 80, 81
Reptilia 96, 103, 104
Rhynchonella 51, 54
Rhynia 12–14
Rhyniophyta 13
Rodentia 97
Rugosa 41, 43
Rugosochonetes 52, 54
Saltosuchus 96, 107
Sarcodina 30
Saurolophus 96
Saururae 97, 108
Sawdonia 12–14

Scutella 67, 68
Serpula 45, 46
Seymouria 96, 103
Sigillaria 12, 15
Scutosaurus 96, 103
Sordes 96, 107, 108
Sphenopteris 12, 20
Spiratella 77, 80, 81
Spirorbis 45
Spiriferida 53, 55
Spongia 35, 37
Stigmaria 12, 16
Strophomena 52, 54
Stegocephali 96
Stringocephalus 53
Synapsida 96, 105, 109
Synaptosauria 96, 106
Syringopora 42
Syringothiris 55

Tabulatoidea 41, 42
Taxodium 13, 24
Taxodonta 72, 73
Telomophyta 11, 12
Terebratula 53
Tetracoralla 41, 43
Tetrapoda 96, 97, 103
Thallophyta 11
Thecodontia 96, 107
Thelodonti 95, 98
Thelodus 95, 98
Theria 97
Tornoceras 86
Trinucleus 59
Timanites 86
Trigonia 72, 74, 76
Trilobita 57, 58
Triplasma 43
Tunicata 94
Turritella 78, 79
Tyrannosaurus 96, 108

Unio 72, 74
Ventriculites 37
Venus 72, 74
Vertebrata 94, 95
Virgatites 87
Vermetus 78, 79

Zdimir 54
Zoa 10, 30

СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Богоявленская О.В., Федоров М.В. Основы палеонтологии. – М.: Недра, 1990. – 209 с.
2. Бондаренко О.Б., Михайлова И.А. Определитель ископаемых беспозвоночных. – М.: Недра, 1984. – 533 с.
3. Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области / под ред. Халфина Л.Л. Том 2. – Новосибирск, 1960. – 760 с.
4. Владимирская Е.В. и др. Историческая геология с основами палеонтологии. – Л.: Недра, 1986. – 405 с.
5. Глухова Л.В. Основы палеоботаники: учеб. пособие. – Красноярск. 2002. – 81 с.
6. Давиташвили Л.Ш. Краткий курс палеонтологии. – М.: Гос. научно-техническое издательство литературы по геологии и охране недр, 1958. – 500 с.
7. Михайлова И.А., О.Б. Бондаренко. Палеонтология: учеб. пособие. Ч. 1. – Изд-во Московского университета, 1997. – 447 с.
8. Михайлова И.А., О.Б. Бондаренко. Палеонтология: учеб. пособие. Ч. 2. – Изд-во Московского университета, 1997. – 495 с.
9. Михайлова И.А., О.Б. Бондаренко. Палеонтология: учебное пособие. Ч. 1. – Изд-во Московского университета, 2006. – 592 с.
10. Палеонтология беспозвоночных / отв. ред. Ю.А. Орлов. – М.: Изд-во Московского университета, 1962. – 467 с.
11. Парфенова М.Д. Историческая геология с основами палеонтологии: учебное пособие. – Томск, 1999. – 523 с.
12. Полевой атлас ордовикской и силурийской фауны Сибирской платформы / под ред. Никифоровой О.И. – М., 1955. – 266 с.
13. Рябчикова Э.Д. Практикум по исторической геологии. – Томск: Изд-во ТПУ, 2004. – 80 с.
14. Титоренко Т.Н., Сизов А.В. Палеонтология. Беспозвоночные. – Иркутск, 2007. – 160 с.
15. Шпанский А.В. Основы палеонтологии тетрапод. – Томск: Изд-во ТУСУР, 2005. – 214 с.
16. Циттель К. Основы палеонтологии (Палеозоология). Ч. 1. Беспозвоночные. – Л.: Госнаучтехгеолнефтиздат, 1934. – 1018 с.
17. Canavari Mario. Palaeontographia Italica. – Pisa: Tipografia Successori Fratelli Nistri, 1901. Vol. VII – 295 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ ... 3
ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ ... 4
Предмет и задачи палеонтологии ... 4
Условия и формы сохранности организмов ... 4
Биономические зоны моря ... 5
Биономические группы организмов ... 7
Классификация животных и растений ... 8
Международная стратиграфическая (геохронологическая) шкала ... 9
СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ ... 10
Надцарство Procariota. Доядерные организмы ... 10
Царство Cyanobionta. Цианобионты ... 10
Надцарство Eucaryota. Ядерные организмы Царство Phyta.
Растения ... 11
Подцарство Thallophyta. Низшие растения ... 11
Подцарство Telomophyta. Высшие растения ... 11
Отдел Propteridophyta. Проптеридофиты
(Rhyniophyta. Риниофиты Псилофиты) S-D ... 14
Отдел Pteridophyta. Птеридофиты D-Q ... 15
Отдел Pinophyta, или Gymnospermae. Голосеменные D_3-Q ... 21
Отдел Magnoliophyta. Покрытосеменные K-Q ... 28
Царство Zoa (Animalia). Животные ... 30
Подцарство Protozoa. Простейшие, или Одноклеточные ... 30
Тип Sarcodina. Саркодовые Є-Q ... 30
Подцарство Metazoa. Многоклеточные ... 35
Тип Porifera. Пороносцы RF-Q ... 36
Тип Archaeocyathi. Археоциаты $Є_1$ ... 38
Тип Cnidaria. Стрекающие V-Q ... 40
Тип Annelides. Кольчатые черви V-Q ... 45
Тип Bryozoa. Мшанки O-Q ... 46
Тип Brachiopoda. Брахиоподы Є-Q ... 48
Тип Arthropoda. Членистоногие V-Q ... 56
Тип Echinodermata. Иглокожие Є-Q ... 62
Тип Mollusca. Мягкотелые V-Q ... 69
Тип Hemichordata. Полухордовые Є-Q ... 92
Тип Chordata. Хордовые Є-Q ... 94
СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ ... 112
ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ... 126
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ... 130
СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ ... 134

Учебное издание

РЯБЧИКОВА Элла Давыдовна
РЫЧКОВА Ирина Владимировна

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Учебное пособие

Научный редактор
кандидат геолого-минералогических наук,
доцент И.И. Коптев

Выпускающий редактор *Т.С. Савенкова*
Редактор *С.Н. Карапотин*
Компьютерная верстка *И.В. Рычкова, В.П. Аршинова*
Дизайн обложки *И.В. Рычкова, Т.А. Фатеева*

Подписано к печати 00.00.2012. Формат 60×84/16. Бумага «Снегурочка».
Печать XEROX. Усл. печ. л. 7,91. Уч.-изд. л. 7,15.
Заказ 000-12. Тираж 100 экз.

Национальный исследовательский Томский политехнический университет
Система менеджмента качества
Издательства Томского политехнического университета сертифицирована
NATIONAL QUALITY ASSURANCE по стандарту BS EN ISO 9001:2008

ИЗДАТЕЛЬСТВО ТПУ. 634050, г. Томск, пр. Ленина, 30
Тел/факс: +7 (3822) 56-35-35, www.tpu.ru