

Министерство образования и науки Российской Федерации

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
«Оренбургский государственный университет»

*Т.В. Леонтьева, И.В. Куделина, М.В. Фатюнина*

# **ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ И ОБЩАЯ СТРАТИГРАФИЯ**

Рекомендовано Ученым советом федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Оренбургский государственный университет» в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по программам высшего профессионального образования по специальности 130101.65 Прикладная геология

Оренбург  
2013

УДК 563.1(07)

ББК 28.1 я 7

Л47

Рецензент - доцент, кандидат геолого-минералогических наук В.Б. Черняхов

**Леонтьева, Т.В.**

Л47 Основы палеонтологии и общая стратиграфия: учебное пособие / Т.В. Леонтьева; И.В. Куделина, М.В. Фатюнина. Оренбургский гос. ун-т - Оренбург: ОГУ, 2013.-172с.

В данном пособии освещаются ключевые вопросы дисциплины «Основы палеонтологии и общая стратиграфия».

Учебное пособие предназначено для студентов 1 и 2 курса очного и заочного отделения геолого-географического факультета

УДК 563.1(07)

ББК 28.1 я 7

ISBN

© Леонтьева Т.В.,  
Куделина И.В.,  
Фатюнина М.В.,2013  
© ОГУ, 2013

## Содержание

Введение.....	5
1 Стратиграфия и геохронология.....	6
1.1 Стратиграфия, типы стратиграфических единиц и критерии их выделения.....	6
1.2 Стратиграфические подразделения и шкалы.....	8
1.3 Практическое применение стратиграфии.....	12
1.4 Анализ перерывов и несогласий.....	16
2 Общие сведения о палеонтологии и объектах ее исследования.....	24
2.1 Палеонтология и ее основные задачи.....	24
2.2 Объекты палеонтологии.....	26
2.3 Фоссилизация.....	29
2.4 Типы сохранности ископаемых.....	31
3 Реконструкция образа жизни и условий существования вымерших организмов...	36
3.1 Организм и среда. Биономические области моря.....	36
3.2 Закономерности захоронения ископаемых организмов.....	41
4 Классификация организмов. Двойная номенклатура.....	41
4.1 Филогения и онтогенез.....	43
4.2 Правила палеозоологической номенклатуры.....	44
4.3 Систематика типа древних организмов.....	48
5 Палеозоология.....	50
5.1 Одноклеточные Тип Простейшие (Protozoa).....	50
5.2 Класс Sarcodina Саркодовые .....	51
5.2.1 Подкласс Foraminifera Фораминиферы.....	51
5.3 Подкласс Radiolaria Радиолярии .....	63
6 Metazoa Многолеточные.....	66
6.1 Тип Spongia или Porifera (Губки).....	66
6.1.1 Тип Archaeocyathi Археоциаты.....	76
6.2 Radiata Радиальные Тип Coelenterata Кишечнополостные.....	80
6.2.1 Класс Anthozoa Коралловые полипы.....	81
6.3 Тип Arthropoda Членистоногие.....	98

6.3.1 Надкласс Trilobitomorpha Трилобитообразные.....	99
6.3.1.1 Класс Trilobita Трилобиты.....	99
6.4 Тип Brachiopoda Брахиоподы (Плеченогие).....	104
6.5 Тип Mollusca Моллюски или мягкотелые.....	114
6.5.1 Подтип Conchifera Класс Bivalvia (Lamellibranchiata или Pelecypoda).....	115
6.5.2 Класс Yastropoda Брюхоногие.....	123
6.5.3 Класс Cephalopoda Головоногие.....	128
6.6 Вторичноротые Тип Echinodermata Иглокожие.....	147
7 Палеоботаника.....	158
7.1 Задачи и методы палеоботаники.....	158
7.2 Классификация растений.....	161
Список использованных источников.....	166
Приложение А.....	167

## **Введение**

Палеонтология занимается изучением истории возникновения и развития животного и растительного мира Земли. Наука биологического цикла, палеонтология изучается специалистами-геологами, так как жизнь на нашей планете, возникнув многие сотни миллионов лет тому назад, изменялась под влиянием геологических процессов. Находки остатков древних животных и растений позволяют геологам расшифровать историю развития Земли, определить возраст горных пород, воссоздать условия их формирования, произвести палеогеографические реконструкции и в конечном итоге определить направления поисков месторождений различных полезных ископаемых.

В последние десятилетия достигнут значительный прогресс в изучении многих групп животных и растений, детально разработана классификация, возросла специализация палеонтологических исследований. Самостоятельной отраслью в настоящее время является микропалеонтология, которая изучает микроорганизмы и использует современную технику (микроскопы, компьютеры).

Неоценимый вклад в изучение минувших геологических эпох привносит Стратиграфия изучающая последовательность залегания слоев земной коры. В тесном тандеме палеонтология и стратиграфия дают нам целостное представление и объясняют факты эволюции всего живого на нашей планете.

# 1 Стратиграфия и геохронология

## 1.1 Стратиграфия, типы стратиграфических единиц и критерии их выделения

Стратиграфия - наука, изучающая последовательность слоев земной коры - развивается уже более 200 лет. За это время проделан колоссальный объем работы, суть которой заключается в двух основных действиях.

Первое действие - расчленение, то есть выделение и описание слоев, залегающих в определенной последовательности в данной местности или даже в одной лишь точке. Например, последовательность слоев может быть хорошо видна на крутом горном склоне, прибрежном обрыве или в керне, извлеченном из пробуренной скважины. Априори считается, что нижние слои образовались раньше верхних, и те события (геологические или биологические), следы которых сохранились в этих слоях, соответственно, произошли раньше. Этот принцип, называемый «принципом суперпозиции», сформулировал датский натуралист Николаус Стенон более 300 лет назад. Он справедлив для пород, находящихся в ненарушенном состоянии. Иногда из-за тектонических процессов земные слои образуют складки; при этом кое-где слои могут опрокинуться набок или даже перевернуться «с ног на голову», так что более древние оказываются сверху. Креационисты (люди, отрицающие эволюцию жизни на Земле и настаивающие на библейской версии творения за шесть дней), очень любят приводить эти крайне редкие случаи перевернутого залегания в качестве аргумента против достоверности стратиграфии в целом. Достаточно проследить залегание соответствующих слоев на некоторой площади, чтобы выяснить причину аномалии (размер и форму соответствующей складки).

По существу все группы ископаемых организмов могут быть использованы для целей стратиграфической корреляции; особенно большое значение имеют остатки мельчайших организмов, встречающихся в массовом количестве (фораминиферы, радиолярии, нанопланктон, диатомовые и др.); даже небольшие куски осадочных горных пород содержат сотни и тысячи таких организмов, что

особенно важно при определении возраста пород в кернах буровых скважин. Этими же особенностями отличается и применение споровопыльцевого анализа, который используется для определения возраста осадочных толщ всех подразделений фанерозоя (см. Фанерозойский эон). Палеонтологический метод имеет широкое применение во всей фанерозойской истории Земли. В более древних отложениях докембрия остатки животных встречаются крайне редко; в массовом количестве встречаются следы жизнедеятельности синезелёных водорослей, которые в 1960-е гг. начали с успехом использоваться для расчленения и корреляции карбонатных толщ верхнего докембрия; в более древних отложениях палеонтологический метод пока не применяется.

Ведущее значение для более древних отложений приобретают данные изотопных определений, основанные на радиоактивном распаде различных элементов (K, U, Pb), заключённых в минералах осадочных и магматических горных пород. Информация по изотопному возрасту осадочных пород довольно скудна. При калий-аргоновом методе датирования используются очень редкие калийные соли (карналлит) и обычный для осадочных пород глауконит. Рубидий-стронциевый метод определения применяется при исследовании разнообразных глинистых пород и кислых эффузивов; урано-ториевым методом датируются цирконы из эффузивов.

Значительно более полные данные о возрасте пород указанными методами могут быть получены для разнообразных интрузивных горных пород, внедрившихся в осадочные толщи; основная трудность заключается в том, чтобы привязать эти точные цифры к стратиграфической колонке (для этих целей внимательно изучаются контакты интрузивного тела с осадочными слоистыми толщами). Во многих случаях истинный возраст интрузивных массивов может быть установлен только по результатам изотопных определений.

Из других методов корреляции слоистых осадочных и вулканогенных толщ используются данные литологического и геохимического исследования (сопоставление по преобладанию тех или иных минералов или элементов) и различные геофизические методы разведки - данные палеомагнитных

электрокаротажных определений, которые применяются для сопоставления разрезов буровых скважин на разведочных площадях.

## 1.2 Стратиграфические подразделения и шкалы

Применение всех методов корреляции дало возможность составить для всего земного шара общий сводный стратиграфический разрез, на основе которого установлена строгая иерархия стратиграфических подразделений. Такая система стратиграфических подразделений, или стратиграфическая шкала, была впервые утверждена на Международном геологическом конгрессе в Болонье в 1881. В середине 20 в. она была дополнена введением энотемы - наиболее крупного подразделения стратиграфической шкалы, сформировавшегося в течение эры; применявшийся ранее термин «группа», обозначавший отложения, сформировавшиеся в течение эры, заменяется термином «эратема». С этими дополнениями и изменениями соподчинённость принятых подразделений имеет следующий вид (справа указаны соответствующие им геохронологические подразделения):

Таблица 1 - Подразделения Стратиграфической и Геохронологической шкал

Общие стратиграфические подразделения	Геохронологические подразделения
Энотема	Эон
Эратема (группа)	Эра
Система	Период
Отдел	Эпоха
Ярус	Век
Зона (хронозона)	Время



Каждое из указанных стратиграфических подразделений отвечает естественному этапу развития Земли и её органического мира; они распознаются на всех материках и, как показало бурение, проведённое в 1970-х гг., и в океанических впадинах. По мнению некоторых исследователей, ярусы геологические и зоны стратиграфические имеют только местное значение; это положение справедливо в тех случаях, когда ярус и зона выделяются на материале изолированных палеобассейнов, фауна которых развивалась обособленно и не была связана с Мировым океаном (например, неогеновые отложения Черноморско-Каспийского бассейна). Если за стратотип ярусов и зон берутся разрезы открытых океанических бассейнов, эти подразделения могут быть прослежены практически по всему земному шару.

Последняя, фанерозойская эонотема стратиграфической шкалы России делится на 3 эратемы геологические (группы) и 12 геологических систем. Общая их последовательность приведена в таблице А1 (Приложение А).

Для антропогеновой (или четвертичной) системы предложена своя шкала подразделений, отражающая специфическую методику её корреляции, основанную на палеоклиматических данных. Точно так же особые подразделения вводятся теперь для докембрия, в котором палеонтологический метод находит ограниченное применение. Имеющиеся данные показывают, что отделы геологические, ярусы и зоны в докембрии пока не могут быть выделены, а системы и эратемы имеют совсем иное обоснование, чем в фанерозое; правильнее говорить об эквивалентных им протоэратемах и протосистемах - фитемах.

Отделы, ярусы и зоны единой или общей стратиграфической шкалы не везде распознаются с желаемой точностью и не отражают местные особенности строения разрезов. Поэтому основой стратиграфической классификации во многих районах являются т. н. местные стратиграфические подразделения; если они имеют палеонтологическое обоснование и включают отложения, значительно изменяющие свой состав по простиранию, то выделяют горизонты (примерно отвечающие по объёму ярусу или подъярусу) и лоны (локальные зоны). Наоборот, если ведущими при выделении местного подразделения являются особенности литологического

состава горных пород, то в этом случае принимается особая система литостратиграфических подразделений; их соподчинение, принятое в России, следующее (справа указаны эквивалентные им подразделения, принятые в США):

Таблица 2 - Литостратиграфические подразделения принятые в России, США

Россия	США
Серия	Группа (group)
Свита	Формация (formation)
Пачка	Член (member)

Местные подразделения по своему объёму могут не отвечать подразделениям общей шкалы. Так, например, серия геологическая может отвечать системе геологической, отделу и ярусу, свита геологическая - отделу, ярусу и зоне, пачка - ярусу и зоне; они могут быть прослежены до тех пор, пока сохраняются особенности литологического состава пород; границы их не являются строго изохронными.

Выделение общих и местных подразделений стратиграфической шкалы в каждой стране регулируется системой правил, составляющих стратиграфический кодекс. Во многих странах имеются утвержденные правила (например, в СССР «Стратиграфическая классификация и терминология», 1965); такого же рода кодексы и правила выработаны в Чехословакии, Великобритании, Франции и США.

Основная проблема, стоящая перед современной Стратиграфией - выяснение общей последовательности отложений, слагающих земную кору. Эта задача особенно актуальна для древнейших отложений докембрия. Новейшая (фанерозойская) история Земли (моложе 570 млн. лет) выяснена несравненно лучше, но и здесь предстоит работа по уточнению ныне принятого подразделения,

созданию глобальных ярусных и зональных стратиграфических схем, а также построение детальных местных стратиграфических шкал и увязка их с общей шкалой.

К региональным стратиграфическим подразделениям относятся:

**Горизонт** - основное региональное подразделение стратиграфической шкалы, объединяющее разновозрастные отложения, характеризующиеся определенным комплексом литологических и палеонтологических признаков. Горизонтам присваиваются географические названия, соответствующие местам, где они наиболее хорошо представлены и изучены. Геохронологическим эквивалентом служит время.

Термин «горизонт» употребляется ещё в двух смыслах:

1) горизонт без географического названия - слой или пачка слоёв, выделяемые на основании каких-либо особенностей (палеонтологических или литологических), обозначение свободного пользования;

2) применительно к стратиграфии четвертичных отложений, горизонт – это отложения, сформированные на протяжении одного ледниковья или межледниковья и имеющие межрегиональное распространение.

**Лона** является частью горизонта выделяемой по комплексу фауны и флоры, характерному для данного региона, и отражает определенную фазу развития органического мира данного региона. Название лоны даётся по виду-индексу. Геохронологическим эквивалентом лоны является время.

Местные стратиграфические подразделения представляют собой толщи пород, выделяемые по ряду признаков, в основном по литологическому или петрографическому составу.

**Комплекс** - самое крупное местное стратиграфическое подразделение. Комплекс имеет очень большую мощность, сложный состав горных пород, сформированных в течение какого-то крупного этапа развития территории. Комплексу присваивается географическое название по характерному месту его развития. Чаще всего комплексы выделяются при расчленении метаморфических толщ.

**Серия** охватывает достаточно мощную и сложную по составу толщу горных пород для которых имеются какие-то общие признаки: сходные условия образования, преобладание определенных типов горных пород, близкая степень деформаций и метаморфизма и т.д. Серии обычно соответствуют единому крупному циклу развития территории.

Основной единицей из местных стратиграфических подразделений является свита. Свита представляет собой толщу пород, образованных в определенной физико-географической обстановке и занимающих установленное стратиграфическое положение в разрезе. Главные особенности свиты - наличие устойчивых литологических признаков на всей площади ее распространения и четкая выраженность границ. Свое название свита получает по географическому местонахождению стратотипа.

Границы местных стратиграфических подразделений часто не совпадают с границами подразделений единой стратиграфической шкалы.

В процессе работы геологом часто приходится использовать также вспомогательные стратиграфические подразделения - толща, пачка, слой, залежь, и т. д., называемые обычно по характерным породам, цвету, литологическим особенностям или по характерным органическим остаткам.

### **1.3 Практическое применение стратиграфии**

Стратиграфия является основой при регионально-геологических исследованиях, позволяющих понять особенности тектоники территории, определить направление поисков и разведки полезных ископаемых; особенно это относится к пластовым месторождениям (нефть, уголь, железные и марганцевые руды, фосфориты, бокситы, каменные и калийные соли, чёрные урансодержащие сланцы и др.), которые строго приурочены к определённым стратиграфическим уровням. Без детального изучения стратиграфического разреза не могут быть составлены геологические карты и проведены различные инженерно-геологические работы. В России ведущие центры в области Стратиграфии: Геологический

институт в Москве, институт геологии и геофизики Сибирского отделения в Новосибирске, Всесоюзный геологический институт (ВСЕГЕИ) министерства геологии России в Санкт-Петербурге и др. Стратиграфические исследования ведутся практически во всех крупных геологических управлениях и институтах, а также на геологических кафедрах высших учебных заведений; издаётся многотомная серия - «Стратиграфия», обобщающая регионально-стратиграфические работы. В России в 1955 создан Межведомственный стратиграфический комитет (МСК), координирующий все стратиграфические работы в стране (при МСК имеются постоянные комиссии, объединяющие специалистов по той или иной стратиграфической системе). При Международном союзе геологических наук имеется Стратиграфическая комиссия, руководящая работой рабочих групп, посвященных различным стратиграфическим проблемам.

Результат работы стратиграфов: «стратиграфическая колонка». Сначала осуществляется расчленение геологического разреза и описание выделенных слоев (результаты этого этапа работы отражены в столбцах «колонка», «мощность», «характеристика пород»); затем производится корреляция, или привязка разреза к местной шкале (столбцы «горизонт», «свита») и к глобальной шкале (столбцы «ярус», «отдел», «система»).

Второе действие — корреляция, то есть установление соответствия между слоями, описанными в разных районах Земли. Это крайне сложная задача, и далеко не всегда ее удается быстро и однозначно решить. Главными помощниками стратиграфов в этом нелегком деле являются ископаемые остатки древних организмов. Идентичные (или хотя бы похожие) комплексы ископаемых животных, растений и простейших в двух удаленных местонахождениях — весомый довод в пользу одновозрастности соответствующих слоев. Конечно, на деле всё гораздо сложнее. Сходные флоры и фауны могут сформироваться неодновременно в разных местах просто из-за того, что там, в разное время сложились соответствующие условия среды. Какие-то виды организмов могут появиться (или вымереть) в одном регионе раньше, чем в других. Палеонтологи и стратиграфы мужественно борются со всеми этими трудностями, детально разбираясь с каждой конкретной ситуацией

в этом, собственно, и состоит их основная работа. Постепенно выкристаллизовывается список так называемых **«руководящих форм»** — это группы древних организмов, дающие самые надежные датировки для тех или иных отложений. Например, для мезозойских отложений важной руководящей группой являются аммониты, для среднего кембрия — мелкие слепые трилобиты-агностиды, и т. д. «Руководящие формы» должны удовлетворять нескольким требованиям, из которых можно выделить два главных:

- глобальная (или хотя бы очень широкая) распространенность — иначе не удастся скоррелировать слои из удаленных регионов;

- быстрая эволюция (от организмов, не меняющихся в течение десятков миллионов лет, стратиграфам нет никакого толку).

Желательно также, чтобы представители данной группы встречались в отложениях разных типов. Например, как скоррелировать морские и континентальные отложения, если в море жили одни виды животных и растений, а на суше, естественно, совершенно другие? На помощь приходят пыльца и споры растений: они хорошо сохраняются в ископаемом состоянии, а главное, их носит ветром, и поэтому они встречаются как в морских, так и континентальных отложениях. Споро-пыльцевой анализ — один из наиболее эффективных палеонтологических методов датировки древних осадочных пород.

Кроме палеонтологических данных, стратиграфы используют для корреляции слоев и маркеры небиологической природы. Удобным маркером может служить, например, прослойка вулканического пепла, образовавшаяся в результате извержения, или тонкий прослой с повышенной концентрацией редкого элемента иридия, который может образоваться в результате падения и взрыва крупного метеорита, в котором содержание иридия было намного выше, чем в земной коре. Для установления одновозрастности слоев в двух соседних геологических разрезах порой бывает достаточно идентичности литологических характеристик (цвет, структура, состав породы и т. п.).

Среди многочисленных трудностей, с которыми приходится сталкиваться палеонтологам и стратиграфам, можно упомянуть проблему перезахоронения

(переотложения) более древних ископаемых в молодых породах. Разбивают волны прибрежную скалу, сложенную древними осадочными породами, и какая-нибудь доисторическая окаменевшая ракушка, вымытая из этой скалы, смешивается с современными ракушками на морском дне. А потом всё это «сообщество» может фоссилизироваться и попасть в палеонтологическую летопись, чтобы смущать умы будущих палеонтологов. Случается подобное и в археологии: например, из-за деятельности грызунов, роющих глубокие норы, могут перемешиваться предметы из разных слоев. В результате на стоянке палеолитического человека среди каменных орудий и костей животных мамонтовой фауны могут обнаружиться окурки и банки из-под пива. К счастью, все эти загадки обычно довольно легко и успешно решаются. Работа стратиграфов отнюдь не сводится к формальной регистрации формальных «маркеров» возраста. Переотложенные объекты обычно несут на себе множество свидетельств своей переотложенности, они отличаются от автохтонных («родных» для данного слоя) окаменелостей по своему литологическому составу, окатанности, прилипшим фрагментам породы и т. п.

Таким образом, любое *стратиграфическое подразделение* должно отвечать определенному этапу развития Земли или ее региона.

*Стратиграфия* неразрывно связана с *геохронологией*, которая изучает длительность и последовательность основных этапов развития земной коры и Земли.

*Абсолютная геохронология* датирует земные минералы и горные породы физическими методами в годах.

*Относительная геохронология* определяет место геологического тела в общем разрезе стратисферы.

Существуют две шкалы: *стратиграфическая* и *геохронологическая*. *Стратиграфическая шкала* отражает последовательность отложений, расчленение их на отдельные стратиграфические единицы, выражает их временной объем и соподчиненность. Каждое *стратиграфическое подразделение* соответствует *геохронологическому*, и наоборот. *Границы* между *стратиграфическими единицами* могут быть *двух типов: согласные* (если стратиграфическая последовательность не нарушена) и *несогласные* (если последовательность нарушена, отсутствуют

отложения какого-то времени). Согласно границы рисуются ровной линией, а *несогласные* – волнистой.

#### **1.4 Анализ перерывов и несогласий**

Тектонические движения, развивающиеся на фоне общего погружения и накопления осадков, фиксируются в изменениях фаций, мощностей и формаций, изучаемых соответствующими методами. Когда эти движения проявляются в условиях господства суши, они деформируют земную поверхность и образуют формы наземного рельефа, исследуемые структурно-геоморфологическими методами. Но особые условия создаются в периоды обычно относительно кратковременных общих или местных поднятий (осушений), которые затем снова сменяются погружениями (затоплениями). Эти события отмечаются перерывами в отложении осадков, а также несоответствием залегания разделенных перерывами толщ, получившим название несогласий. Движения и деформации, сопровождающие накопление осадков, как бы конденсируются в плоскости перерывов и несогласий. Перерывы совпадают с фазами усиления движений, деформаций и перестроек структурного плана. Не случайно поэтому вследствие относительной легкости фиксации несогласий и благодаря их наглядности рассматриваемый метод является, по существу, старейшим методом изучения истории движений земной коры.

Несогласия и их типы. Наиболее простым видом несогласия является параллельное, или стратиграфическое, несогласие (рисунок А 2 Приложение А). Для этого вида несогласий характерно то, что слои, залегающие выше поверхности перерыва, остаются параллельными слоям, залегающим ниже этой поверхности. Это свидетельствует о том, что произошло общее поднятие местности или эвстатическое понижение уровня моря (океана), сменившееся погружением или новым повышением уровня моря. Различить эти две возможные причины параллельного несогласия позволяет установление площади его распространения и отношения к



региональным структурам: если оно проявлено на площади целой платформы или даже нескольких платформ безотносительно к их внутренней структуре, это несогласие должно быть связано с эвстатическими колебаниями уровня океана. В противном случае несогласие является региональным или даже локальным, местным, если оно приурочено к сводам локальных платформенных поднятий, испытавшим осушение.

Разновидность параллельного несогласия составляет параллельное прилегание, или эрозионное несогласие. Оно характеризуется резко неровной поверхностью перерыва с заполнением послеперерывными осадками эрозионных углублений в более древних слоях; эти осадки прислоняются к более древним слоям, но сохраняют параллельность залегания по отношению к ним. Если эта параллельность не соблюдается и слои послеперерывной серии на склонах эрозионных выступов залегают с первичным наклоном, говорят о плащеобразном облекании. Первичный наклон обычно довольно быстро сглаживается вверх по разрезу, и вышележащие слои послеперерывной серии (как и базальные слои в эрозионных впадинах) залегают уже параллельно слоям доперерывной толщи. Для возникновения этих двух разновидностей параллельного несогласия необходимы поднятие или понижение уровня моря достаточно значительные, чтобы вызвать врез эрозионной сети. Последующее погружение или подъем уровня моря должны быть достаточно быстрыми, чтобы возникшие неровности рельефа не успели сгладиться эрозией. Глубина эрозионных врезов позволяет приблизительно оценить размер поднятия в течение перерыва или понижения уровня океана или замкнутого бассейна. На материале новейшего этапа развития Кавказа Е.Е. Милановский эмпирически установил, что амплитуда поднятия обычно в 1,5-2 раза превосходит максимальную глубину врезов. Раннеплиоценовые врезы по периферии Каспийского бассейна, связанные с резким понижением его уровня, превосходили 500 м, а позднемiocеновые (мессинские) по периферии Средиземного моря - 1,5 км.

Следующий вид несогласий составляют краевые несогласия. Они наблюдаются по краям бассейнов осадконакопления, т.е. областей тектонического погружения, в результате неоднократных изменений положения береговой линии,

обусловленных эвстатическими колебаниями уровня моря. Иначе говоря, эти несогласия являются следствием наложения эвстатических колебаний на региональные вертикальные нисходящие (волновые) движения, нарастающие к центру бассейна. Проявляются краевые несогласия в утонении и выклинивании слоев к краю бассейнов с налеганием более молодых отложений не только с перерывом, но и с несколько меньшим наклоном на более древние отложения. Разница в наклоне, как правило, настолько незначительна, что подобные несогласия устанавливаются лишь путем сопоставления нескольких обнажений или (и) разрезов скважин, расположенных по одному профилю, поперечному к краю бассейна.

Существуют три разновидности краевых несогласий:

1) трансгрессивное перекрытие (англ. overlap) заключается в том, что трансгрессивная свита по направлению к краю бассейна ложится на все более и более древние слои, последовательно срезая абрадированные пласты;

2) трансгрессивное и несогласное прилегание (англ. onlap) образуется ближе к центральной части бассейна в результате расширения его контуров при нарастающей интенсивности погружения и (или) повышения уровня моря; в отличие от предыдущей разновидности абразия не успевает срезать тектонически обусловленные топографические склоны по краям бассейна; этот вид краевого несогласия вверх по региональному восстанию может перейти в предыдущий;

3) регрессивное прилегание (англ. offlap), отличающееся последовательным отступанием береговых линий более молодых морей к центру бассейна вследствие усиления нисходящих движений, отставания накопления осадков от погружения или понижения уровня моря; при этом более молодые отложения часто как бы вложены в более древние, отделяясь от них абразионным уступом.

При образовании всех перечисленных разновидностей краевых несогласий общая конфигурация бассейна может оставаться без изменений; береговые линии, более древние и более молодые, при этом сохраняют взаимную параллельность. Однако в ходе геологического времени структура бассейна нередко подвергается перестройке, вследствие чего контуры морей более молодых эпох оказываются непараллельными контурам более ранних морей и их пересекают. В плане, на

геологической карте это выражается тем, что подошва послеперерывных отложений контактирует с разными горизонтами доперерывных отложений, последовательно срезая границы этих горизонтов. Подобное несогласие обычно отчетливо выступает лишь на мелкомасштабных картах; поэтому оно было названо Н. С. Шатским географическим, а французскими геологами — картографическим несогласием. Хорошим примером такого несогласия может служить соотношение нижнего и среднего - палеозоя по северо-западной периферии Русской плиты. Подошва девона по мере продвижения от Рижского залива к южному концу Ладожского озера последовательно срезает отложения силура, ордовика и, наконец, ложится на кембрий, а на Ладожско-Онежском водоразделе — на протерозой. При этом изменяется и возраст отложений, с которых начинается разрез девона: сначала это средний, затем верхний девон, а к северо-востоку от Онежского озера девон выклинивается и нижний карбон ложится непосредственно на протерозой. Это несогласие отражает перестройку структуры Русской плиты при переходе от каледонского этапа ее развития к герцинскому — общее простираание контуров бассейнов первого этапа было ближе к широтному, второго — к долготному.

Следующий основной вид несогласий — это угловое несогласие, которое выражается в наблюдаемой в отдельных обнажениях, разрезах скважин и на сейсмических профилях и поддающейся замеру горным компасом разнице в наклоне слоев ниже и выше поверхности перерыва. Возникает оно вследствие проявления складчатых деформаций до и (или) в течение перерыва в накоплении осадков и денудации сводов складок во время самого перерыва. Новое погружение или повышение уровня моря приводит к перекрыванию размытых дислоцированных пластов горизонтально лежащими на них молодыми осадками. В дальнейшем и эти отложения могут подвергнуться складчатости, но разница в наклоне их и подстилающих слоев сохранится.

Угловые несогласия разделяются на региональные и местные; последние проявляются лишь в сводах антиклиналей и затухают в синклиналях. Региональные несогласия характерны для зон линейной складчатости, а местные — прерывистой. При росте складок на фоне непрерывного погружения и накопления осадков вместо

углового образуется рассеянное (дисперсное, конседиментационное) несогласие, выражающееся в постепенном возрастании наклона слоев со стратиграфической глубиной, параллельно с увеличением их мощности от антиклиналей к синклиналям. Более древние слои обладают большим наклоном, так как испытали более длительное воздействие процесса складкообразования. Определенный градиент нарастания мощности соответствует определенному углу несогласия; так, изменение мощности в 150 м на 1 км отвечает увеличению наклона на  $10^\circ$ . Рассеянное несогласие не может быть выявлено в одном обнажении; оно обнаруживается при построении профилей по нескольким обнажениям или скважинам, а также отражается на сейсмических профилях.

Региональные угловые несогласия к центру бассейна по мере усиления погружений и сокращения длительности перерыва сменяются местными, а затем рассеянными несогласиями. Иногда местные угловые несогласия возникают и в подводных условиях, без осушения сводов складок вследствие подводного оползания отдельных пакетов слоев со склонов растущих поднятий и налегания более молодых осадков непосредственно на сильнее наклоненные, не затронутые оползанием более древние; это подводно-оползневое несогласие.

Существует еще один вид угловых несогласий, связанных не со складкообразованием, а с растяжением коры при рифтообразовании и наклоном образующихся при этом блоков.

Подобно тому, как изменение плана расположения крупных структур вызывает образование географических несогласий, изменение ориентировки простирания складок в процессе их роста приводит к возникновению азимутальных несогласий. Последние выражаются в том, что залегание слоев, разделенных поверхностью перерыва, отличается не только величиной угла наклона, но и направлением падения. Так образуются региональные азимутальные несогласия; для образования местных азимутальных несогласий достаточно изменения степени волнистости (наклона) шарниров складок — наложения более длинных складок на более короткие, и наоборот. Местные азимутальные несогласия наблюдаются только на периклиналях и центроклиналях складок. Постепенная переориентировка

складок в процессе одновременной с погружением и осадконакоплением конседиментационной складчатости приводит к образованию рассеянно-азимутальных несогласий; такими же могут быть и географические несогласия.

При наложении нескольких угловых несогласий древние пласты приобретают все более крутой наклон. Но если при этом наблюдается и азимутальное несогласие, то такое сложение носит уже алгебраический характер и в случае изменения падения пластов более чем на  $90^\circ$  молодая складчатость фактически как бы вычитается из более древней и приобретенный в период образования последней наклон не увеличивается, а уменьшается.

Крайней степенью несогласия является общее, или структурное, несогласие. Оно выражается в полном несовпадении простирания, положения осей, числа и формы складок в доперерывном и послеперерывном комплексах.

Таким образом, различные виды несогласий отражают различные типы тектонических движений (деформаций) и их сочетаний. Параллельные несогласия представляют результат колебательных вертикальных движений или эвтетических колебаний уровня моря (океана); краевые несогласия возникают на границе зон региональных поднятий и опусканий; угловые несогласия фиксируют складко- или рифтообразование; географические и азимутальные несогласия отражают изменение плана расположения соответственно региональных структур и складок. Общие структурные несогласия приурочены к границам тектонических этапов (циклов) ко времени смены тектонических режимов (геосинклинального — орогенным, орогенного — платформенным).

Но несогласия не всегда четко выражены в естественных разрезах или разрезах скважин (например, в метаморфических толщах; об этом свидетельствуют скачки метаморфизма). Зато они прекрасно выражены на современных сейсмостратиграфических профилях.

Перерывы и несогласия возникают также на океанском дне, что выявлено в последние годы при проходке буровых скважин. Вызываются они движениями воды, существующими даже на глубинах в несколько километров, скорость которых может достигать нескольких километров в час, а также размывом ранее

отложившихся осадков мутьевыми потоками и придонными течениями. На существование подводных размывов указывает присутствие на современной поверхности океанского дна выходов дочетвертичных отложений от плиоцена до нижнего мела, не прикрытых более молодыми отложениями.

Изучение несогласий очень важно не только с теоретической, но и с практической точки зрения. К несогласиям нередко приурочены залежи бокситов, оолитовых железных руд, руд никеля, нефти, газа, россыпей ценных минералов и др. При этом нефть и газ могут залегать как в доперерывных слоях, срезанных и запечатанных поверхностью несогласия, так и в базальных песчаных пачках послеперерывных серий, в частности в выветрелых и трещиноватых породах фундамента платформы и в основании их осадочного чехла. Автохтонные бокситы, никелевые руды в коре выветривания серпентинитов залегают под поверхностью несогласия, переотложенные бокситы и железные руды — над этой поверхностью.

Для выяснения возраста Земли, продолжительности и последовательности геологических событий в геологии существуют: *относительное* и *абсолютное геологическое летоисчисление (геохронология)*. См. приложение А.

Таблица 3- Стратиграфическая шкала

Акротема	Эратема	Система	Отдел	Длительность	Цвет
1	2	3	4	5	6
Фанерозойская	Кайнозойская Kz	Четвертичная Q	Голоцен Q <sub>2</sub>	1,64	Бледно-серый
			Плейстоцен Q <sub>1</sub>		
		Неогеновая N	Плиоцен N <sub>2</sub>	21,7	Желтый
			Миоцен N <sub>1</sub>		
		Палеогеновая P	Олигоцен P <sub>3</sub>	42	Оранжевый
			Эоцен P <sub>2</sub>		
	Плиоцен P <sub>1</sub>				
	Мезозойская Mz	Меловая K	Верхний K <sub>2</sub> Нижний K <sub>1</sub>	80,8	Зеленый
		Юрская J	Верхний J <sub>3</sub> Средний J <sub>2</sub> Нижний J <sub>1</sub>	62,2	Синий

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5	6		
	Палеозойская Pz	Триасовая Т	Верхний Т <sub>3</sub>	37	Фиолетовый		
			Средний Т <sub>2</sub>				
			Нижний Т <sub>1</sub>				
			Позднее палеозойская Pz <sub>2</sub>	Пермская Р	Татарский Р <sub>3</sub>	45	Оранжево-коричневый
					Биармийский Р <sub>2</sub>		
					Приуральский Р <sub>1</sub>		
			Позднее палеозойская Pz <sub>2</sub>	Каменноугольная С	Верхний С <sub>3</sub>	72,5	Серый
					Средний С <sub>2</sub>		
					Верхний С <sub>1</sub>		
			Ранние палеозойская Pz <sub>1</sub>	Девонская D	Верхний D <sub>3</sub>	46	коричневый
					Средний D <sub>2</sub>		
					Нижний D <sub>1</sub>		
			Ранние палеозойская Pz <sub>1</sub>	Силурийская S	Верхний S <sub>2</sub>	30,5	Серо-зеленый
					Нижний S <sub>1</sub>		
					Ордовикская O		
			Ранние палеозойская Pz <sub>1</sub>	Ордовикская O	Верхний O <sub>3</sub>	71,0	Оливковый
					Средний O <sub>2</sub>		
	Нижний O <sub>1</sub>						
	Ранние палеозойская Pz <sub>1</sub>	Кембрийская €	Верхний € <sub>3</sub>	60	Сине-зеленый		
			Средний € <sub>2</sub>				
			Нижний € <sub>1</sub>				
Криптозой			Венд V	40	Сиренево-розовый		
			Поздний рифей R <sub>3</sub>	390			
			Средний рифей R <sub>2</sub>	350			

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5	6
		Ранний рифей R <sub>1</sub>		300	
	Протерозой PR	Ранний протерозой PR <sub>1</sub>		850	
			Архей	Поздний архей AR <sub>2</sub>	650
	Ранний архей AR <sub>1</sub>	850			

## 2 Общие сведения о палеонтологии и объектах ее исследования

### 2.1 Палеонтология и ее основные задачи

*Палеонтология* - наука о древней жизни, т.е. это биологическая наука, которая изучает **органический мир** геологических эпох и закономерности его исторического развития. На основании изучения остатков древних организмов определяют относительный возраст осадочных толщ земной коры, восстанавливают физико-географические условия прошлых геологических периодов, условия образования полезных ископаемых.

Поскольку палеонтология является биологической наукой, для овладения ею необходимо знание основ зоологии и ботаники. Палеонтология тесно связана с исторической геологией, с общей геологией, геологическим картированием, поисками и разведкой различных полезных ископаемых. «Стержнем геологии» по выражению академика Б.С.Соколова «является геохронология». Как известно, возраст Земли (абсолютный) составляет 4,5 млрд. Лет. И почти на всем этом гигантском интервале шкала геологического времени составлена в соответствии с



эволюцией живых организмов - от цианобактерий и низших водорослей до высокоорганизованных позвоночных.

В геохронологической шкале выделяются две неравные части: **криптозой** (время скрытой жизни), длившийся около 4 млрд. лет и **фанерозой** (время явной жизни), абсолютная продолжительность которого составляет примерно 570 млн. лет. Наиболее полно исследована фанерозойская история Земли.

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

В фанерозое выделяются 3 эры: палеозойская, мезозойская и кайнозойская (снизу вверх).

По объектам изучения палеонтология подразделяется на **палеозоологию** и **палеоботанику**.

Палеозология изучает остатки беспозвоночных и позвоночных животных, палеоботаника - остатки древних растений.

Поскольку многие изучаемые органические остатки имеют очень маленькие размеры - микроны (споры, пыльца растений, остракоды, фораминиферы) их изучают с помощью микроскопов (бинокулярных, поляризационных и электронных).

Исследованием микроорганизмов занимается **микрорпалеонтология**.

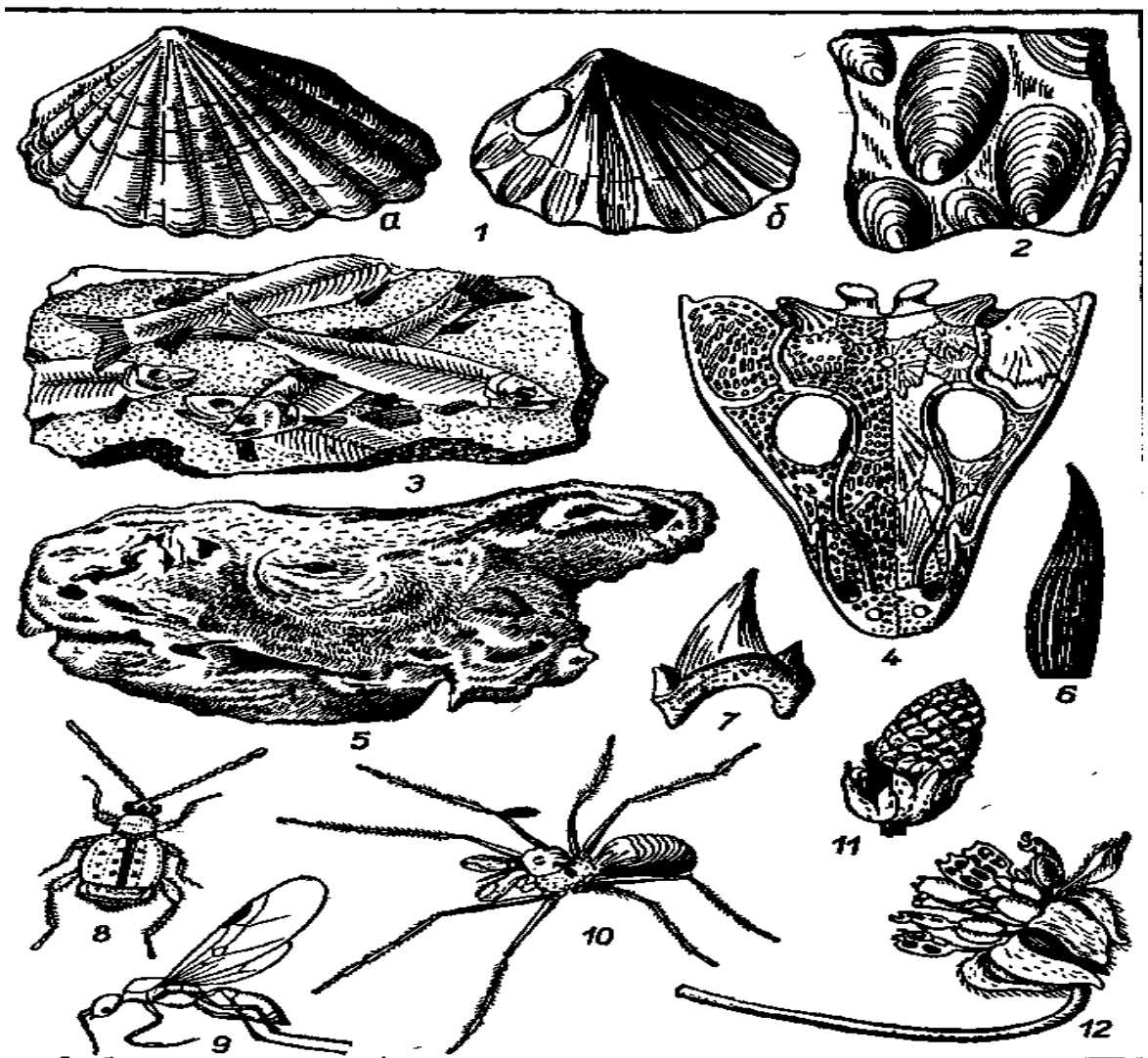
Примеры использования знаний палеонтологии. Пример первый. В бассейне р. Колымы геологи описали чередующиеся выходы песчаников, сланцев, пластов углей. Породы имели углы падения  $28 - 32^\circ$ , азимут падения СВ. Необходимо было выяснить, повторяется ли в разрезе один и тот же пласт угля, смятый в складки или в разрезе имеется несколько разновозрастных пластов. Тщательное изучение растительных остатков в угольных пластах, моллюсков в песчаниках и сланцах позволили установить, что породы залегают моноклинально и с запада на восток древние пласты угля сменяются более молодыми. Это дало возможность правильно

оценить перспективы угленосности района. Другой пример. На юге Оренбургской области распространены меловые отложения (Акбулак, Меловой Сырт). Под микроскопом мел состоит из мелких раковинок фораминифер. О чем это говорит геологу? О том, что меловые отложения сформировались в теплом море, где годовая температура была не ниже 20 °С. Море было мелководным, т.к. наряду с фораминиферами в меловых отложениях обнаружены крупные раковины двустоворчатых моллюсков (род *Inoceramus*). Эти моллюски вели придонный образ жизни, что и позволило установить глубину бассейна.

## **2.2 Объекты палеонтологии**

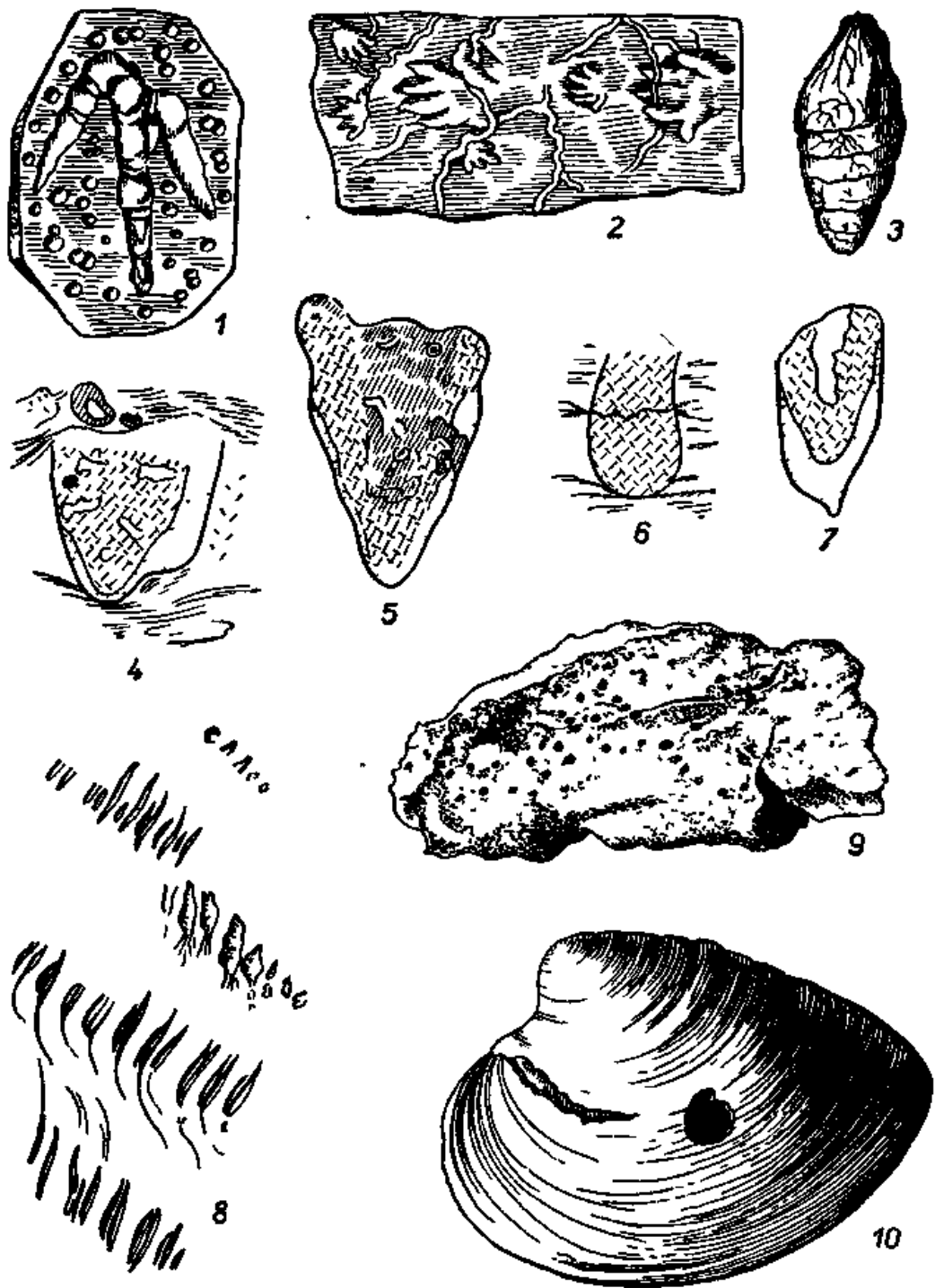
Палеонтология изучает сохранившиеся в ископаемом состоянии останки животных и растений. Их называют окаменелости или фоссилии (*fossilia*). К окаменелостям относят также следы жизнедеятельности организмов (следы ползания, сверления).

Объектами палеонтологических исследований являются любые ископаемые биологического происхождения. К ним относятся не только сами организмы, но и биогеохимические компоненты, возникшие в биосферах прошлого при участии организмов. Для всех них широко используют термины «органические остатки», «ископаемые», «окаменелости» и «фоссилии» (лат. *fossilis* – погребенный, ископаемый).



1- *Didachna* (а - раковина, б - внутреннее ядро); 2 - *Lingula*, отпечатки; 3- рыбы, отпечатки и псевдоморфозы скелетов; 4 - череп мастодонозавра гигантского, полная сохранность (частично фосилизован); 5- голова носорога с кожей, шерстью и одним глазом, полная сохранность в многолетнемерзлом грунте; 6- зуб ихтиозавра, полная сохранность; 7-зуб древней палеозойской акулы, полная сохранность; 8, 9 - насекомые, полная сохранность в янтаре; 10- паук, полная сохранность в янтаре; 11, 12- цветы растений, полная сохранность в янтаре.

Рисунок 1 - Формы сохранности ископаемых животных и растений



1- след ноги хиротерия, наружное ядро, 2- следы бронтозавров, наружные ядра; 3 - копролит (ископаемый помет) ихтиозавра, псевдоморфоза; 4, 5, 6, 7- норки роющих морское дно животных, средний ордовик, 8- следы трилобита *Dimorphichnus*, отпечатки; 9- сверления камнеточцев в морской гальке; 10- сверление хищным брюхоногим моллюском раковины двустворки.

Рисунок 2 - Следы жизнедеятельности ископаемых животных

## 2.3 Фоссилизация

Процессы преобразования погибших организмов в ископаемые называют фоссилизацией. Гибель и последующее захоронение организмов сопровождается воздействием различных факторов среды. Они проходят все процессы диагенеза, т.е. физических и химических преобразований при переходе осадка в породу, в которую они заключены.

После гибели организма в первую очередь разрушаются мягкие ткани, затем начинается заполнение пустот скелета вмещающим осадком или минеральными соединениями. Иногда пустоты скелета подвергаются пиритизации, ожелезнению, часто в них возникают друзы и щетки кальцита, аметиста, флюорита, галенита и др. Ископаемые скелеты нередко оказываются заключенными в фосфоритовые конкреции. При фоссилизации скелеты подвергаются перекристаллизации, приводящей к более устойчивым минеральным модификациям. Например, арагонитовые раковины преобразуются в кальцитовые. Нередки случаи минерализации, когда первичный химический состав скелета изменяется (псевдоморфозы). Так, известковые раковины частично или полностью замещаются водным кремнеземом и наоборот. Также наблюдаются фосфатизация, пиритизация и ожелезнение минеральных и органических скелетов.



Размер 7 см Михайловский карьер, близ г.Рязань, Россия

Рисунок 3 - Псевдоморфоза пирита по раковине аммонита *Kosmoceras*. Келловой Рязанской области. С сайта Минералогического музея им. А.Е. Ферсмана

Растения при fossilization обычно разрушаются полностью, чему способствуют процессы гниения и брожения. Тем не менее, ископаемые растения обнаружены начиная с докембрия. Чаще всего от растений сохраняются обугленные остатки листьев, листоподобных образований, стеблей, стволов, корней, семян, плодов, шишек, спор и пыльцы. В процессе fossilization первичные растительные ткани могут разрушаться полностью, и тогда остаются отпечатки и ядра. Нередко при fossilization растительные ткани замещаются различными минеральными соединениями, чаще всего кремнеземом, карбонатом и пиритом. Подобное полное или частичное замещение стволов растений при сохранении внутренней структуры называется петрификация. Чаще всего окаменение стволов связано с замещением кремнеземом, реже пиритом, кальцитом и др. Известны скопления стволов, так называемые окаменелые леса. Это либо целые стволы, либо только их нижние части.



Рисунок 4 - Псевдоморфоза халькантит и атакамит, замещающие мышь





Размер 9см рудник Черноморский 2, Эльтиген-Ортельская мульда, Керчь, Крым, Украина

Рисунок 5 - Сидерит, вивианит Псевдоморфоза по раковинам моллюсков.

Некоторые органические образования растений (воск, смола, лигнин, целлюлоза) сохраняются в ископаемом состоянии, почти не изменяясь. Минеральные слабоизмененные компоненты растений встречаются также довольно часто: это кремневые раковинки диатомовых водорослей, известковые «плодовые шарики» харовых растений, известковые пленки и желваки красных водорослей и т.д.

## 2.4 Типы сохранности ископаемых

В зависимости от полноты сохранности и своеобразия остатков выделяют следующие категории ископаемых: субфоссилии, эуфоссилии, ихнофоссилии, копрофоссилии, хемофоссилии.

**Субфоссилии** (лат. sub — под, почти) представлены ископаемыми, у которых сохранился не только скелет, но и слабоизмененные мягкие ткани. Для растительных остатков используют термин «фитолеймы» (греч. phyton — растение;

leimma — остаток). Это в различной степени измененные растительные остатки, сохраняющие клеточную структуру. К субфоссилиям относятся фитолеймы из четвертичных отложений – семена, орехи, шишки хвойных, древесина, захороненные в торфяниках. Более измененные фитолеймы являются эуфоссилиями. К субфоссилиям принадлежат и уникальные находки некоторых животных этого четвертичного периода, например мамонты, носороги и птицы. Консервантами для таких ископаемых являются вечная мерзлота, различные битумы, вулканические пеплы, золотые пески. Считалось, что и янтарь является превосходным консервантом, однако в янтаре не сохраняются мягкие ткани. Вместе с тем ископаемые в янтаре (и растения и животные) полностью сохраняют свою форму, что позволяет тщательно изучить их внешнюю морфологию. Но попытка извлечь объект заканчивается тем, что все содержимое рассыпается в пыль. Значительно реже субфоссилии встречаются в отложениях более древних, чем четвертичные.

**Эуфоссилии** (греч. эу – настоящий) представлены целыми скелетами или фрагментами скелетов и их дискретными элементами, а также отпечатками и ядрами. Скелеты являются основными объектами палеонтологических исследований. Скелетные остатки имеют минеральный или органический состав. Это раковины и скелеты животных, оболочки бактерий и грибов, а также органические остатки листьев, семян, плодов, спор и пыльцы. Особо следует сказать о фитолеймах, представленных в различной степени обугленными остатками листьев, древесины, семян, плодов, спор и пыльцы.

Иногда используется термин «органикостенные микрофоссилии», к которым относятся оболочки бактерий и грибов, нитчатых цианобионтов, а также споры и пыльца. Размеры таких фоссилий менее 100 мкм. Органикостенные микрофоссилии могут иметь очень хорошую сохранность даже в докембрийских отложениях. Термин «органикостенные» можно распространять и на макроостатки.

Многие эуфоссилии могут также сохранять информацию о мягких частях организма и его функциональных системах, таких как кровеносная и половая.



От скелетов и мягких частей организмов могут сохраняться отпечатки и ядра. Отпечатки представляют собой уплощенные оттиски, а ядра — объемные слепки полостей. Некоторые животные известны только по отпечаткам. Наиболее знаменитыми являются местонахождения отпечатков птиц, рыб, медуз, червей, членистоногих и других животных, найденные в юрских золенгофенских сланцах Германии и в вендских отложениях Эдиакары (Австралия). От растений чаще всего встречаются отпечатки листьев, реже стволов, семян и др. Отпечатки листьев отражают не только форму, но и характер жилкования. Отпечатки стволов сохраняют особенности поверхностного строения коры, например листовые подушки лепидодендроновых.

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

**Ихнофоссилии** (греч. *ichnos* — след) представлены следами жизнедеятельности ископаемых организмов. Чаще всего они сохраняются в виде отпечатков, реже в виде слабообъемных образований. К ихнофоссилиям относят следы ползания и зарывания членистоногих, червей, двустворок; следы выедания, норки, ходы и следы сверления губок, двустворок, членистоногих; следы передвижения позвоночных.

**Копрофоссилии** (греч. *kopros* — помёт, навоз) состоят из продуктов жизнедеятельности ископаемых организмов. Они имеют объемный характер,

сохраняясь в виде валиков, желваков, конкреций, холмиков, столбиков и даже пластовых тел. Термин «копрофоссилии» был предложен в 1989 году в учебнике Михайловой и др. «Общая палеонтология». За основу взято название «копролиты», введенное в научную литературу свыше 150 лет назад и обозначающее «окаменевшие экскременты животных» (Палеонтологический словарь, 1965).

К наиболее типичным копрофоссилиям относятся конечные продукты пищеварения илоедов и позвоночных животных; во второй группе копрофоссилий могут сохраняться непереваренные остатки других животных и растений. Копрофоссилий илоедов представлены валиками и ленточками, которые, на первый взгляд, как будто не отличаются от окружающей породы. Но, пройдя через кишечник илоеда, осадок обогащается кальцием, железом, магнием, калием и фосфором. В результате копрофоссилии илоедов приобретают более светлый или, наоборот, более темный, нередко красноватый оттенок, что и отличает их от окружающей породы. Процесс переработки осадка илоедами и биофильтраторами называют биотурбацией. Большинство осадочных отложений настоящего и прошлого проходят биотурбацию.

К копрофоссилиям можно также отнести продукты жизнедеятельности бактерий и цианобионтов. Бактерии принимают участие в образовании железистых, марганцевых и фосфоритовых конкреций, графитов, серы, нефти, газа и т.д. От жизнедеятельности цианобионтов сохраняются известковые слоистые образования – строматолиты, онколиты и катаграфии.

К **хемофоссилиям** (греч. chemie – химия) относят органические ископаемые молекулы бактериального, цианобионтного, растительного и животного происхождения. Хемофоссилии сохраняют химический состав биомолекул, позволяющий определить систематическое положение исходного организма, но не его морфологию. Изучение химического и таксономического разнообразия хемофоссилий тесно связано с проблемами возникновения и развития жизни, а также с происхождением горючих ископаемых, особенно нефти. Биологический фактор в формировании нефти долгое время отрицали, считая ее только хемогенной.

Успехи в изучении хемофоссилий доказывают обратное. Хемофоссилии являются объектом изучения биохимии и молекулярной палеонтологии.

В зависимости от размеров ископаемых можно выделить: макрофоссилии (более 1 мм), микрофоссилии (десятые и сотые доли миллиметра) и нанофоссилии (сотые доли миллиметра и менее).

### **Контрольные вопросы**

1. *Что такое палеонтология?*
2. *Каковы цели и задачи палеонтологии?*
3. *Почему палеонтология необходима геологу?*
4. *Что такое окаменелость?*
5. *В каких формах сохраняются окаменелости?*
6. *Что такое биоглиф?*
7. *В каких горных породах чаще всего встречаются окаменелости?*
8. *Что такое бинарная номенклатура?*
9. *Чем отличаются естественная и искусственная классификации?*
10. *Назовите основные таксономические единицы современной классификации органического мира.*
11. *Дайте определение вида.*
12. *Дайте определение, что такое онтогенез и филогенез. Назовите основной биогенетический закон.*
13. *Что такое таксономия?*

### **3 Реконструкция образа жизни и условий существования вымерших организмов**

#### **3.1 Организм и среда. Биономические области моря**

Взаимоотношения организма и среды в геологическом прошлом являются предметом изучения палеоэкологии.

Все организмы на Земле группируются в сообщества, которые называются **биоценозами**. **Биоценоз** - это комплекс организмов, живущих совместно при определенных факторах среды.

В результате сложных взаимоотношений между организмами и средой создается подвижная саморегулирующаяся система. Эту систему известный русский ботаник Сукачев В.Н. предложил назвать **геобиоценозом**.

Биоценоз представляет собой единицу биосферы Земли. Каждый организм, входящий в состав биоценоза, занимает определенную **экологическую нишу**, т.е. определенное место в окружающей среде.

Участок суши или водного бассейна, на котором развит биоценоз называют **биотопом**.

Биотоп, т.е. территория, которая характеризуется определенным сочетанием физико-химических и биотических условий и на которой обитает определенное сообщество организмов.

Организмы, входящие в биоценоз, по-разному реагируют на условия существования - соленость, температуру, глубину бассейна.

Одни могут существовать в широком диапазоне меняющихся условий, другие живут только в определенных условиях. В соответствии с факторами среды обитания различают следующие группы организмов:

Таблица 4- Факторы окружающей среды и группы организмов

Фактор	Организмы
Глубина бассейна	Эврибатный, стенобатный
Соленость	эвригалинный, стеногалинный (3,5 %)
Температура	эвритермный, стенотермный

Приставка **эври** (eurys - широкий) означает, что организм живет в широком диапазоне изменения какого-то фактора. Приставка **стено** (stenos - узкий) означает, что организм живет в узких рамках колебания фактора среды.

Если организм предпочитает какой-либо фактор, добавляется суффикс -фильный (fileo - люблю), если фактор неблагоприятен для организма, в названии появляется суффикс - фобный (fobos - страх).

По условиям существования организмы (современные и древние) делятся на наземные и водные. Водные обитают в океанах, морях, реках, озерах, болотах. Морская среда наиболее благоприятна для сохранения остатков организмов в ископаемом состоянии. В море на жизнь животных и растений влияют следующие факторы: соленость морской воды, давление толщ воды, температура, освещенность, содержание кислорода и других газов, характер грунта.

Биономические области моря (рисунок 6) определяются строением берегов континентов и дна Мирового океана.

Вблизи берегов континентов отчетливо выделяется зона мелководья, окаймляющая край континента. Это **материковая** отмель или шельф (I). Резким перегибом профиля шельф отделяется от зоны дна с крутым уклоном - **материковый склон** (II). Материковый склон заканчивается на глубине около 3000 м, ниже - до глубины 4000 м простирается наклонная равнина или **материковое подножье** (III), которое сменяется ложем Мирового океана. Последнее отделяется от материкового подножья узкой впадиной - глубоководным желобом.

Морская среда, в свою очередь, делится на несколько **биономических** областей (рисунок 6): неритовую, псевдоабиссальную, батимальную, абиссальную и

пелагическую (пелагиаль). Первые четыре области связаны с морским дном и объединяются под названием **бенталь**. Организмы, населяющие бенталь называются бентосом. Пелагиаль связана только с толщей воды и организмы, населяющие ее, называются **пелагическими**.

Неритовая область - это область шельфа, ширина ее различна, иногда очень значительна. Глубина ее от 0 до 500 м. В этой области довольно сильно движение волн и изменчива температура. Обилие света способствует пышному развитию водорослей. Неритовая область делится на **литораль** и **сублитораль**. **Литораль** представляет собой узкую прибрежную полосу моря, в которой действуют приливы и отливы. Организмы, обитающие в литорали, некоторое время (отлив) могут жить на суше. Здесь обильная и разнообразная жизнь, т.к. условия благоприятны для многих организмов. **Сублитораль** постоянно покрыта водой, здесь также сильно движение воды, непостоянная температура и обилие света. Организмы разнообразны: моллюски, иглокожие, кишечно-полостные, черви, мшанки и др.

Часть неритовой области (от 200 до 500 м) называют псевдоабиссалью. В ней отсутствуют растения, а животные имеют глубоководный облик.

**Батиальная область** - область материкового склона от края шельфа до ложа Мирового океана. Глубина ее до 1000-1700 м. Волны наблюдаются в верхней части во время бурь. Течения слабые, температура постоянная. Свет слабо проникает в верхние слои и не проникает в глубокие. Растения отсутствуют. Из животных преобладают хищные и плотоядные.

**Абиссальная область** расположена ниже глубины 1700 м. Здесь отсутствует свет, нет движения воды, температура постоянная ( $\approx 2$  °C), давление огромное, животные представлены хищниками и трупоядными. Известковые скелеты развиты слабо, наблюдается замещение известкового скелета кожистым, хитиновым или кремневым. Много прикрепленных организмов с длинными стеблями (морские лилии, восьмилучевые кораллы). Пища поступает из вышележащих слоев воды. Много светящихся животных, много слепых. В абиссали отлагаются птероподовые, диатомовые, радиоляриевые илы и красная глубоководная глина.

Бентос или бентальные организмы связаны с дном. Они подразделяются на две группы: сидячий или прикрепленный, и подвижный или блуждающий бентос. **К прикрепленному бентосу** относятся многочисленные морские водоросли, губки, археоциаты, кораллы, морские лилии, мшанки, плеченогие (брахиоподы), некоторые моллюски и членистоногие, граптолиты. Из-за прикрепленного образа жизни часто развивается радиальная симметрия тела. Много колониальных форм. Органы зрения развиты слабо. Прикрепление осуществляется при помощи корневидных выростов, прирастания створкой, биссусом и т.д.

**Подвижный бентос** отличается двусторонней симметрией тела, хорошо развитыми органами зрения. Тело приспособлено к более или менее быстрому передвижению. В этой группе выделяют организмы ползающие, свободно лежащие на дне, зарывающиеся временно или постоянно в осадок, сверлящие формы.

**Группу пелагических организмов** составляют **планктон** и **нектон**. К **планктону** относятся организмы, не способные к активному передвижению. Они пассивно переносятся волнами и приспособлены к парению в воде. Различают **фитопланктон** и **зоопланктон**. К фитопланктону, который ограничен в своем распространении глубиной проникновения света до 200 м, относятся некоторые водоросли. К зоопланктону относятся радиолярии, некоторые фораминиферы, крылоногие, яйца и личинки всех прикрепленных животных.

Тела планктонных животных, за некоторым исключением, микроскопически малы и прозрачны. Часто у них развита радиальная симметрия и различные приспособления для парения в воде в виде игол, шипов.

В планктоне выделяют **меропланктон** (личинки большинства животных), **некропланктон** (раковины и трупы погибших животных) и **псевдопланктон** (организмы, прикрепляющиеся к планктонным формам или плавающим предметам). Очень мелкие формы (5 : 50 микрон) относят к **наннопланктону** (диатомеи, кокколитофорида).

К **нектону** относятся животные, активно плавающие и обладающие хорошо развитыми органами передвижения. К этой группе относятся некоторые

беспозвоночные. Тело nektonных форм удлиненное, обтекаемое, на переднем конце тела обособлена голова с хорошо развитыми органами чувств.

Планктонные и nektonные организмы обитают в пелагиали, для которой в зависимости от температуры поверхностных слоев выделяются тропическая или экваториальная область, с севера к ней примыкает **бореальная** область, а с юга - нотальная; у северного полюса находится арктическая область, у южного - антарктическая.

Наука, изучающая закономерности и условия захоронения растений и животных и возникновения комплексов ископаемых организмов, называется **тафономией**.

Ископаемые сообщества организмов определяются тафономией как **танатоценозы** или **ориктоценозы**. Рассмотрим эти понятия. **Танатоценоз** (танатос - смерть, кэнос- общий) - совокупность на какой-то территории мертвых организмов. Слагается совокупность из остатков организмов, принесенных сюда прибоем, течением, ветром. Большинство ископаемых скоплений организмов представляют собой танатоценозы.



Рисунок 6 – Биномические области и структура ложа океана



### 3.2 Закономерности захоронения ископаемых организмов

**Ориктоценоз** - термин более широкий и неопределенный. Ориктоценоз (ориктос - ископаемое, кэнос - общий) - «ископаемое сообщество», т.е. сохранившаяся в ископаемом состоянии группа самых различных по происхождению остатков организмов. Мы не знаем, жили они здесь или принесены. Т.е. ориктоценозом может быть назван любой ископаемый комплекс органических остатков, независимо от его состава и происхождения.

Выделяют 2 вида ориктоценозов-автохтонны (сохранивший свое место) и аллохтонный (перемещенный).

#### Вопросы и задания для самопроверки:

1. *Дайте определение биоценоза, биотопа, экологической ниши.*
2. *В чем отличие эврифациальных и стенофациальных организмов?*
3. *Какова геоморфология дна Мирового океана?*
4. *Назовите биономические области моря.*
5. *Что такое бентос, планктон, нектон?*
6. *Что такое бореальная и нотальная область?*
7. *Дайте определение пелагиали.*
8. *Что такое танатоценоз, ориктоценоз?*
9. *Дайте определение терминов: тафономия, палеоэкология.*

### 4 Классификация организмов. Двойная номенклатура

Наука о классификации организмов (древних и современных) называется **таксономия** (от греческих слов taxis - ряд, порядок, nomos - закон).

Исходя из того, что все организмы возникли и возникают в едином процессе развития органического мира, их группируют на основании родственных или

филогенетических взаимоотношений между видами во времени и пространстве. Такая классификация является естественной.

Впервые весь ботанический и зоологический материал был систематизирован шведским ученым Карлом Линнеем (1707-1778 гг.)

Он выделил следующие основные таксономические единицы или таксоны: царство, класс, отряд, род и вид. Позднее к этим единицам были добавлены тип и семейство. Классификация Линнея не учитывала родственных связей между организациями, к тому же тогда господствовала идея о постоянстве видов животных и растений. Классификация Линнея была искусственной, но установленные им таксоны сохранились доныне.

В настоящее время приняты следующие таксономические или систематические единицы:

Царство

Тип

Класс

Отряд

Семейство

Род

Вид

Применяются также надтип, подтип, надкласс, подкласс. Линней предложил так называемую **бинарную** или двойную номенклатуру, согласно которой каждое растение и животное обозначается двумя словами, например *Homo sapiens* (человек разумный). Первое название обозначает род, второе - вид.

Название вида дается по характерному признаку, или используется географическое название, или называют вид в честь известных ученых.

После названия вида ставится фамилия автора, впервые описавшего вид, в латинской транскрипции. Фамилия пишется полностью или сокращенно (если автор широко известен), например *Homo sapiens Linnaeus (L')*

**Вид** - низшая основная и очень важная систематическая категория. Существование вида ограничено в пространстве и времени, что обусловило

практическое применение вида в геологии для определения относительного возраста.

Вид состоит из совокупности особей определенного ареала или области естественного распространения, особи которого фактически или потенциально не скрещиваются с особями другого вида. **Вид** отмечается относительным постоянством строения, определенным типом обмена веществ, обособленностью от других видов. Эти свойства передаются по наследству.

**Вид** не является постоянным. На основе преобразования наследственности он может переходить в другой вид, т.е. постоянство вида относительное. Возникновение новых видов на основании предшествующих им предковых форм составляет основу эволюционного процесса органического мира. В пространстве вид дифференцируется на географические расы, что не противоречит относительной устойчивости вида.

#### **4.1 Филогения и онтогения**

История развития того или иного вида называется **филогенией**, история развития отдельной особи - **онтогенией**. Чарльз Дарвин установил основные закономерности взаимоотношений между филогенией и онтогенией, которые позже немецкий зоолог Э.Геккель сформулировал так: «История развития особи, или онтогения, дает краткое повторение эволюционной истории вида, или филогению». Это соотношение было названо **биогенетическим** законом.

Основные законы исторического развития органического мира, выявленные в процессе палеонтологических исследований могут быть сформулированы в следующих положениях.

1. Эволюция органического мира - процесс направленного развития от простых форм к все более сложным.
2. Эволюция организмов в целом, как и вообще всякое развитие, - процесс необратимый (принцип Луи Долло).

3. Эволюция в целом, вероятно, монофилетична, т.е. развитие происходило от одного общего корня при все возрастающем расхождении (дивергенции) эволюционирующих ветвей.

4. Историческое развитие органического мира происходит в результате возникновения новых видов на основе индивидуальной изменчивости и вследствие естественного отбора. Эволюционные изменения являются приспособлениями к изменяющимся условиям среды.

5. Эволюция организмов всегда сопровождается дифференциацией частей и органов: первоначально однородные части организма дифференцируются и специализируются на выполнении определенной функции.

6. Биогенетический закон, рассмотренный ранее, устанавливает соотношение между индивидуальным развитием (онтогенезом) и развитием групп (филогенезом).

#### 4.2 Правила палеозоологической номенклатуры

На международных зоологических и геологических конгрессах был выработан ряд правил, применение которых для биологов и палеонтологов является обязательным.

Названия всех таксонов выше вида пишутся на латинском языке с заглавной буквы. Для подклассов применяются окончания *oidea* (подкласс *Stromatopoidea*), для отрядов окончания *ida* (отряд *Productida*). Для надсемейств приняты окончания **acea** (*Cardiacea*), для семейств *idae* (*Cardiidae*), для подсемейств - *inae* (*Fusulininae*). Остальные систематические единицы могут иметь различные окончания.

При плохой или неполной сохранности, не позволяющей точно определить ископаемое, пользуются **открытой номенклатурой**.

*Incertus* - неизвестный - употребляется, когда неизвестно семейство и выше или другая высшая группа. *Productida insertae familiae* означает, что экземпляр относится к отряду *Productida*, но семейство неизвестно.

*Incertae sedis* - неопределенное место. Употребляется, если особенности строения или плохая сохранность не позволяют отнести данный экземпляр к какому-либо известному отряду, классу, типу.

*Indet (indeterminatus)* - неопределенный. Применяется в случае невозможности определить род или вид: *Fusulinidae gen. Indet.* - экземпляр относится к семейству *Fusulinidae*, но род неизвестен. *Sp. - species indet.* - вид неопределенный - *Athyris sp.* - род *Athyris*, но вид неопределенный. *Ex gs.- ex grege* - из стада. *Cardioceras ex gr. cordatum* - экземпляр относится к роду *Cardioceras* и происходит из группы вида *Card. Card. Cordatum*; *zcf - coniformis* - похожий, сходный с каким-либо видом - *Conchidium cf knighti*.

*Aff-affinis* - родственный, близкий к какому-то виду - *Atrypa aff reticularis*.

*Sensu lato* - в широком смысле, *Spirefer sensu lato*.

*Sensu strictiore* - в узком смысле, *Productus sensu strictiore*.

Все употребления указанных терминов регламентируются Международным зоологическим кодексом, принятом на МЗ конгрессе (1966 г.)

P.S. В случае, когда вид, установленный в составе какого-то рода был впоследствии отнесен к другому роду, фамилия автора вида ставится в скобки *Sfriaifera striafa (Fischer)*.

Названия таксонов (систематических единиц) в большинстве случаев имеют латинское или греческое происхождение. Иногда образуются от географического названия местности или личного имени автора. Во всех случаях, независимо от происхождения, все названия латинизируются и подчиняются правилам латинской грамматики.

### Латинский алфавит

Aa-a	Ii-и	Qq-к
Bb-б	Jj-й	Rr-р
Cc-ц, к	Kk-к	Ss-с, з
Dd-д	Ll-ль	Tt-т
Ee-э	Mm-м	Uu-у

Ff-ф	Nn-н	Vv-в
Gg-г (русское)	Oo-о	Xx-кс
Hh-г (украинское)	Pp-п	Yy-и
		Zz-з, ц

### **Произношение гласных букв и их сочетаний**

Aa - произносится как русское «а» (Anodonta - Анодонта);

Ee - произносится как русское «э» (Porifera - порифэра);

Ii - произносится как русское «и» (Inoceramus - иноцерамус);

Jj - ставится перед гласными и читается также, как та гласная, перед которой она стоит (встречается редко);

Oo - произносится как русское «о» (Obolus - оболус);

Uu - произносится как русское «у» (Unio - унио);

Yy - в середине слова читается как «и», в конце - как «ий» (Mutilus - Митилус;

Yorsky - Горский).

### **Сочетания гласных**

ae - как «э» (Limnaea - Лимнэа);

ai - как «ау» или «о» (Aulopora - Аулопора; Montlivaultia - Монтливольциа);

eu - как «эв» или «эу» (Eurypterus - Эвриптерус; Euomphalus - Эуомфалус).

ia, ja - как «я» (Lonsdaleia - Лонсдалейя; Beljaev - Беляев);

oe - как «о» (Coelenterata - Цолентэрата)

### **Согласные буквы**

B,в - произносится как русское «б» (Bivalvia - Бивалвия);

C,с - перед гласными «а», «о», «и» и перед другой согласной произносится как «к» (Cardium - Кардиум; conus - конкус, cucullaea - кукуллэа, Cluменia - Климениа); а

перед гласными «е», «і» и «у» и сочетаниями «ае», «ое» произносится как «ц» (Ceratites - Цератитэс; Cirripedia - Циррипедиа; Cystiphyllum - Цистифиллум; Coelenterata - Цолентэрата);

D,d - произносится как русское «д» (Didacna - Дидакна);

F,f - произносится как русское «ф» (Favosites - Фавозитес);

G,g - как русское «г» (Globigerina - Глобигерина)

H,h - как украинское «г» (Helioroga - Хелиопора)

K,k - как русское «к» (Keplerites - Кеплеритес)

L,l - как «л» (Lingula - Лингула)

M,m - как «м» (Membranipora - Мембранипора);

N,n - как «н» (Nodosaria - Нодозариа);

P,p - как «п» (Productus - Продуктус);

Q,q - употребляется вместе с буквой «и» и вместе они произносятся как «кв» (Quinqueloculina - Квинквелокулина);

S,s - как русское «с» (Serpula - Сэрпула), а между двумя гласными - как «з» (Fusulina - Фузулина);

T,t - как «т» (Tubipora - Тубипора);

V,v - как «в» (Viviparus - Вивипарус);

W,w - как «в» (Wedekindelina - Веденкиндэллина);

X,x - как «кс» (Xenocrinus - Ксенокринус);

Z,z - как «з» перед гласными «а», «о», «и» (Zaphrentis - Зафрэнτισ; Bryozoa - Бриозоа) и как «ц» перед гласными «і», «е», «у» (Zittel - Циттель)

### **Сочетания согласных букв**

ch - произносится как «х» (Chaetetes - Хэтэтес)

ph - как «ф» (Phacops - Факопс);

rh - как «р» (Rhynchonella - Ринхонелла);

th - как «т» (Anthozoa - Антозоа);

ti - как «ци» перед гласной и «ти» в остальных случаях (Lithostrotion - Литостроцион);

sch - как «сх» или «ш» (Schizodus - Схизодус, Schwagerina - Швагерина).

В словах, взятых из новых языков, произношение некоторых звуков подчиняется правилам того языка, которому принадлежит слово, например: Cyrtospirifer archiaci - Циртоспирифер аршиаци (фр. Archiaci); Conchidium knighti - Конхидиум найти (англ. knighti); knight - рыцарь.

### **4.3 Систематика типа древних организмов**

#### **Царство животных**

##### ***Одноклеточные***

Тип простейшие (Protozoa)

##### ***Низшие многоклеточные (Parazoa)***

Тип губки (Spongia или Porifera)

Тип археоциаты (Archaeocyathi)

##### ***Высшие многоклеточные (Vumetazoa)***

А Двуслойные радиальные или лучистые (Radiata)

Тип кишечнополостные (Coelenterata)

Б Трехслойные или двустороннесимметричные (Bilateralialia)

Б.1 Первичноротые (Protostomia)

Надтип черви (Vermes)

Тип кольчатые черви (Annelida)

Тип членистоногие (Arthropoda)

Тип моллюски или мягкотелые (Mollusca)

Тип мшанки (Bryozoa)

Тип брахиоподы (Brachiopoda)

Б.2 Вторичноротые (Deuterostomia)



Тип иглокожие (Echinodermata)

Тип полухордовые или гемихордовые (Hemichordata)

Тип хордовые (Chordata)

## **Царство растений**

### **Низшие растения, слоевцовые или талломные (Thallophyta)**

Тип сине-зеленые водоросли (Cyanophyta)

Тип красные или багряные водоросли (Rhodophyta)

Тип золотистые водоросли (Chrysophyta)

Тип диатомовые водоросли (Diatomeae или Bacillariophyta)

Тип желто-зеленые или разножгутиковые водоросли (Xantophyta или Heterocontae)

Тип пиррофитовые водоросли (Pyrrhophyta)

Тип бурые водоросли (Phaeophyta)

Тип зеленые водоросли (Chlorophyta)

Тип харовые водоросли (Charophyta)

### **Высшие растения (Telomophyta - Cormophyta)**

Тип псилофитовые (Psilopsida)

Тип моховидные (Bryopsida)

Тип плауновидные (Lycopsida)

Тип членистостебельные (Sphenopsida)

Тип папоротниковидные (Pteropsida)

Класс бессеменные (Aspermae)

Класс голосеменные (Gymnospermae)

Класс покрытосеменные (Angiospermae)

## 5 Палеозоология

### 5.1 Одноклеточные *Тип простейшие (Protozoa)*

К типу простейших относятся одноклеточные животные микроскопических размеров (0,1 - 1 мм, max 60-100 мм Ø). От многоклеточных простейшие отличаются также особенностями развития. Если у многоклеточных развитие идет по пути совершенствования совокупности клеток - тканей и органов, а внутриклеточные структуры у них меняются мало, то у одноклеточных усложняются именно внутриклеточные образования - протоплазма и ядро.

Различные физиологические функции у простейших выполняются в пределах одной клетки внутриклеточными органоидами (органеллами) или их сочетаниями. Деятельность органоидов координируется протоплазмой, из которой в основном и состоит клетка.

Важным вопросом биологии (и палеонтологии) является вопрос о происхождении многоклеточных. Есть гипотеза, что многоклеточные возникли как колонии простейших одноклеточных. Однако, А.В.Фурсенко, крупнейший специалист по ископаемым и современным Protozoa, считает, что простейших нельзя считать примитивной группой. У них сложное строение ядра и других внутриклеточных структур, многие организмы имеют весьма сложный скелет разнообразной формы.

Простейшие - это такая ветвь органического мира нашей планеты, развитие которой идет по пути совершенствования внутриклеточных структур. Многие простейшие (род *Nodosaria*) имеют многомиллионную историю и дожили до наших дней. Это тоже довод в пользу самостоятельности и высокой организации типа. Существует точка зрения, что ранг простейших может быть повышен до царства.

Согласно принятой в нашей стране классификации, тип Protozoa включает 4 класса: Mastigophora (жгутиконосцы), Sarcodina (саркодовые), Sporozoa (споровики), Infusoria (инфузории). Для геологии наибольшее значение имеет класс Sarcodina. Представители других классов встречаются в ископаемом состоянии очень редко.

## 5.2 Класс Sarcodina Саркодовые

К классу относятся ископаемые и современные одноклеточные, обитающие в морях или пресных водах.

Одни представители класса имеют голое тело, другие снабжены раковиной или внутренним скелетом. Большинство ведет бентосный, ползающий или прикрепленный образ жизни, другие - планктонный. Саркодовые ползают при помощи выростов протоплазмы - ложноножек или псевдоподий, которые выполняют также функции захвата пищи, выделения, газообмена.

Саркодовые делятся на четыре подкласса: корненожки, фораминиферы, радиолярии и солнечники. Для стратиграфии важны фораминиферы и радиолярии.

### 5.2.1 Подкласс Foraminifera Фораминиферы

Фораминиферы - это саркодовые с тонкими, сложно разветвленными ложноножками или **псевдоподиями**. Тело фораминифер состоит из протоплазмы с одним или несколькими ядрами и заключено в раковину, сообщающуюся с внешней средой через особое отверстие - **устье** (рис. 2). Помимо устья в стенках раковины имеются отверстия - **форамены**, которые выполняют ту же функцию, что и устье. Протоплазма фораминифер состоит из наружного слоя - **эктоплазмы** и внутреннего слоя - **эндоплазмы**. Эндоплазма выполняет (выстилает) внутреннюю полость раковины.

Она отличается неоднородностью состава, содержит разные включения. Эктоплазма более однородна.

Ложноножки или псевдоподии представляют собой подвижные тонкие выросты **эктоплазмы**. Они являются органоидами захвата пищи, частично переваривания, извержения. Ложноножки выполняют также дыхательные функции. Длина псевдоподии может в 100 раз превышать толщину и в несколько раз диаметр клетки.

Передвижение фораминифер происходит путем растягивания и сокращения ложноножек. Питаются фораминиферы микроскопическими (водоросли, личинки, простейшие) организмами и детритом.

**Строение скелета.** Большинство фораминифер имеют раковину. Она может быть секреторной (органического и минерального состава) или агглютинированной (от лат. *agglutinare* - приклеивать).

Органическая раковина состоит из тектина. Она не сохраняется в ископаемом состоянии.

Агглютинированная, или «песчаная», раковина состоит из зерен кварца, спикул губок, раковин других фораминифер и иных материалов, сцементированных железистым, известковым и, реже, кремневым цементом.

Большинство фораминифер образуют секреторно-известковую раковину. Раковина выделяется протоплазмой.

Стенки раковины имеют различную структуру: зернистую, волокнистую, тонкослоистую. Часто на поверхности видны отверстия (форамены). Это отверстия поровых каналов. Стенка без поровых каналов выглядит фарфоровидной и называется **непрободенной**. Пористая (прободенная) стенка выглядит стекловидной.

У фузулинид стенка раковины достигает большой сложности и дифференцирована на несколько слоев.

Раковина у фораминифер однокамерная, двухкамерная или многокамерная и имеет разнообразную форму.

При непрерывном росте образуется однокамерная раковина в форме колбочки, шара или трубки.

Двухкамерная раковина состоит из овальной начальной камеры и второй длинной, трубчатой, отделенной от начальной перегородкой. Вторая камера прямая, спирально свернутая или разветвленная.

Многокамерная раковина развивается в результате прерывистого роста. При замедлении роста на раковине образуются перетяжки, отделяющие одну камеру от другой. Вновь образующиеся камеры внутри раковины отделяются перегородками или **септами**.

Септам на наружной поверхности раковины соответствуют септальные швы.

Наибольшего разнообразия формы достигают многокамерные раковины.

Различают несколько типов строения раковин фораминифер (рисунок 3).

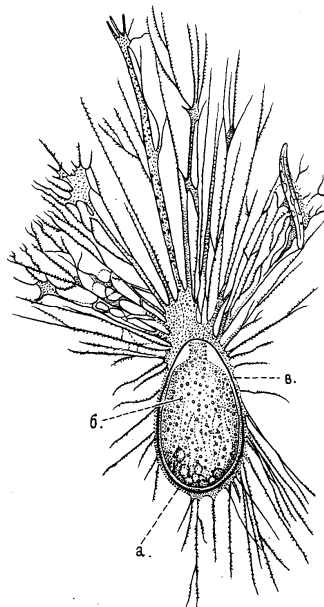
**Типы строения раковин.** Под типом строения раковины понимается закономерность в относительном пространственном расположении ее частей, с чем связана форма раковины.

Различают следующие типы: неправильный, одноосный, спиральный (спирально-плоскостной и спирально-конический), милиолиновый (рисунок 3).

**Неправильный** тип строения наиболее примитивный. Раковина лучистая, ветвистая, неправильно-клубковидная. У лучистых и ветвистых раковина обычно однокамерная, у неправильно-клубковидных -двухкамерная.

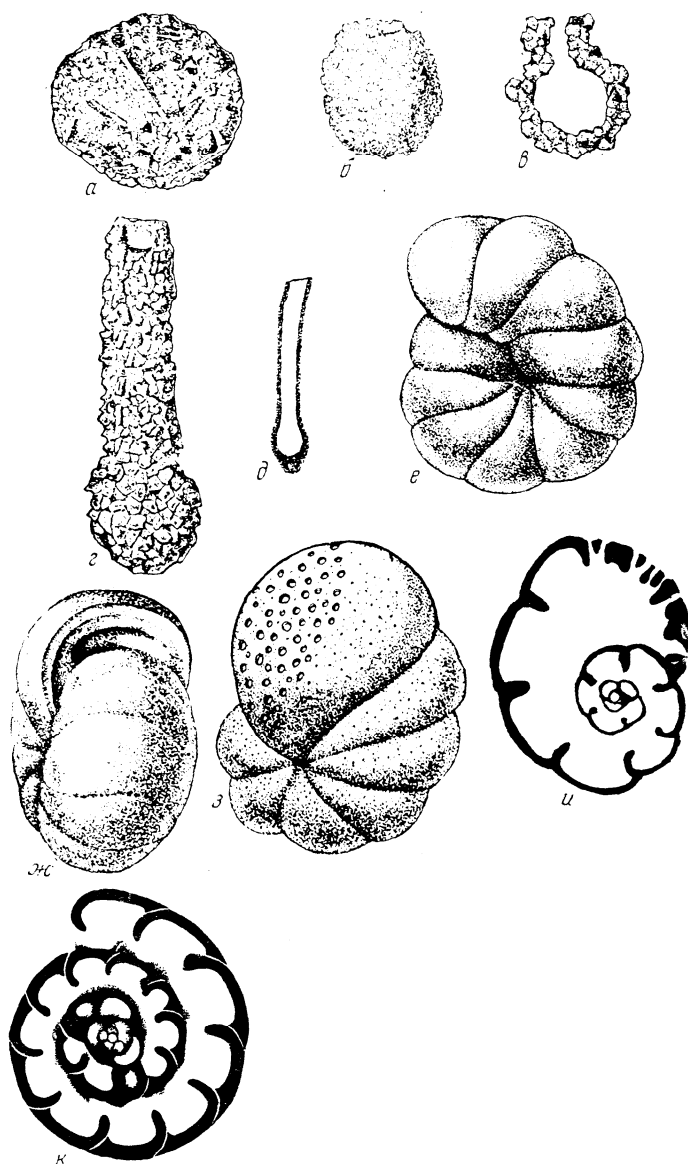
Вторая камера имеет вид завернутой трубки.

**При одноосном типе** строения камеры следуют друг за другом по прямой оси. Раковина однокамерная или многокамерная. Конец раковины, с которого начинается рост, называется **проксимальным**, противоположный конец раковины, на котором расположено устье, называется **дистальным**.



а-псевдохитиновая раковина; б-эндоплазма; в-эктоплазма

Рисунок 7 - Строение современной *Allogromia ovoidea* Rumb (Schultze, 1854)  
Форма и строение раковины.



Отряд Astorhizida: а- *Psammospaera fusca* Schultze. x22.5 олигоцен (по О.К. Каптаренко-Чрноусовой); б,в- *Saccamina ingloria* Е.Вукoвa. x37.5 фаменский ярус (по Е.В. Быковой); г- *Hyperammina elongata* Brady, x30 современный (по Бреди); д- *Earlandia elegans* (Rauser et Reitlinger), x75 живецкий ярус (по Е.В. Быковой). Отряд Endothyrida: е,ж- *Globoendothyra globulus* (Eichw.) x30 визе. г.Тула; з,и- *Cribrospira panderi* Moller: з- x30, и- x26, визе. г.Венев (по Е.А. Рейтлингер); к- *Endothyra omphalota* Rauser et Reitlinger, x26. визе. Подмосковный бассейн.

Рисунок 8 - Виды родов форминифер

Одноосные раковины типичны для донных фораминифер. Они свободно лежат или ползают по дну. Иногда такие формы переходят к прикрепленному образу жизни и тогда раковина становится неправильной, стелющейся по субстрату.

Спирально-плоскостной тип характеризуется спиральной осью, лежащей в одной плоскости - плоскости симметрии. Поэтому раковины имеют двустороннюю симметрию. Воображаемая прямая линия, вокруг которой происходит навивание оборотов раковины, называется **осью навивания** или **осью раковины**. Она перпендикулярна спиральной оси и по ней измеряется толщина раковины.

Раковины могут быть двухкамерными и многокамерными. Первая камера - начальная, шарообразная, вторая - трубчатая, спирально завернутая (рисунок 8).

Многокамерные раковины имеют разнообразную форму, которая зависит от соотношения диаметра и толщины.

Диаметр лежит в плоскости симметрии, он перпендикулярен оси навивания.

Если  $d >$  толщины и значительно, раковина имеет дисковидную или чечевицеобразную форму, если  $d \approx$  толщине раковина приобретает **шаровидную** форму, если толщина  $> d$  (значительно!), появляется **веретеновидная** форма.

В раковине различают **обороты**. Каждый оборот описывает полную окружность. Линии соприкосновения смежных оборотов называются **спиральными швами**. Если все обороты видны с боковой стороны, раковину называют **эволютной** (необъемлющей) - рисунки 3, 4. У многих форм снаружи виден только последний оборот, который закрывает все предыдущие. Такая раковина называется **инволютной** (объемлющей). На многих раковинах наблюдается **пупок** - коническое углубление на каждом боку. У эволютных форм пупок широкий и более или менее глубокий, у **инволютных** - узкий. Иногда пупок заполнен веществом дополнительного скелета.

**Спирально-конический** тип строения отличается от спирально-плоскостного расположением спиральной оси не в одной плоскости, а по воображаемой спиральной поверхности. В этих раковинах (рисунок 8-9) различают высоту и диаметр. В зависимости от отношения высоты к диаметру спирально-конические раковины делятся на трохойдные и спирально-винтовые.

**Трохойдные** - соотношение высоты и диаметра различно, но высота не превышает диаметр.

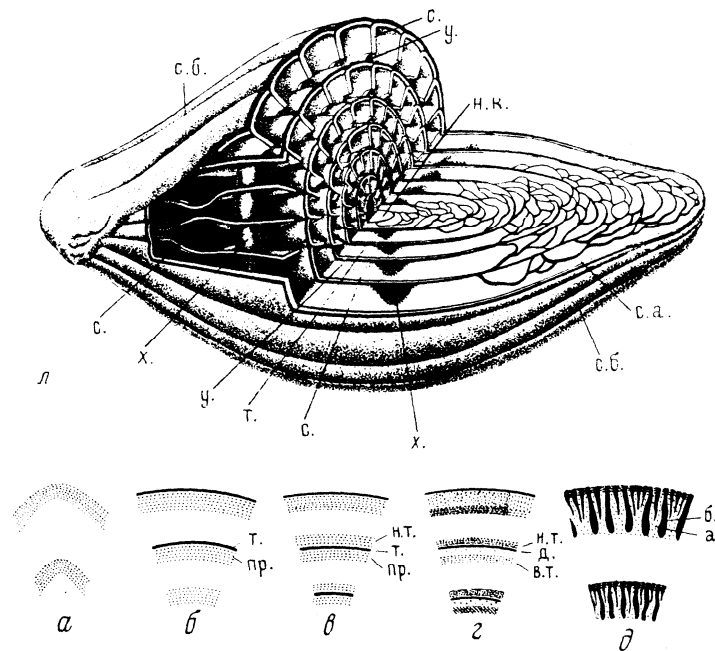


Схема строения фузулинид (н.к. - начальная камера; с.а. – септальные арки; с. – септы; с.б. – септальные борозды; х. – хоматы; у. – устье; т. – туннель). Типы строения стенок раковин фузулинид : а- однослойная стенка (приматека); б- двухслойная протека (т. – текум; пр. – приматека); в- трехслойная (н.т. – наружный текторий; т. - текум; пр. – приматека); г- четырехслойная стенка (н.т. – наружный текторий; д. – диафанотека; в.т. – внутренний текторий); д- кериотекальное строение (а. – поровые каналы кериотеки; б. – межпоровая часть стеки)

Рисунок 9- Отряд Fusulinida

У **спирально-винтовых** высота превышает диаметр. Раковины в основном многокамерные. В отдельных оборотах число камер бывает 2, 3, 4, 5, в зависимости от чего различают двухрядные, трехрядные, четырехрядные и пятирядные раковины. Отдельные камеры располагаются друг к другу под определенным углом. Спирально-конические раковины могут быть **гетероморфными**, т.е. трехрядная может перейти к двухрядному или другому типу строения.

У спирально-конических раковин сторону, на которой видны все обороты спирали называют **дорзальной** или спинной. Сторона, на которой видно меньше оборотов или один последний, называется **вентральной** или **брюшной**.

**Правильно-клубковидный** или **милиолиновый** тип строения - это обособленная группа спирально-плоскостных раковин. Камеры располагаются в



нескольких взаимнопересекающихся плоскостях или в одной плоскости, образуя клубок.

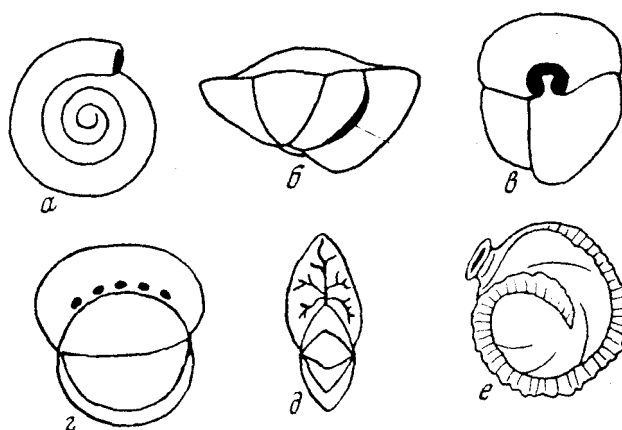
**Циклические** раковины представляют собой разновидность спирально-плоскостных, встречаются сравнительно редко (нумулитиды). Камеры на ранних стадиях располагаются по спирали, а в дальнейшем - по концентрическим окружностям.

**Дополнительный скелет** представляет собой вторичные отложения скелетного вещества на наружной поверхности раковины или внутри нее. Наружный дополнительный скелет представлен ребрами, шипами, бугорками. Иногда это пупочные диски, выполняющие область пупка. Внутренние скелетные образования встречаются в отрядах фузулинид, эндотирид и нуммулитид.

**Размножение** В процессе размножения фораминифер наблюдается чередование поколений - бесполого и полового. В основе того и другого процесса лежит деление клетки. У многокамерных фораминифер один и тот же вид производит 2 типа раковин: **мегасферическую** с большой начальной камерой и небольшим числом последующих камер и **микросферическую** с маленькой начальной камерой и многочисленными последующими камерами. Микросферическая раковина больше мегасферической. Она содержит много ядер, которые в беспорядке рассеяны в протоплазме. Мегасферическая особь имеет одно ядро. Она образуется в процессе полового, а микросферическая - в процессе бесполого размножения. Наличие двух типов раковин у одного вида называется **диморфизмом**.

### **Экология и тафономия фораминифер**

Современные фораминиферы составляют значительную часть планктона тропической и субтропической зон, за пределы которых они выносятся течениями. Заселяют они и дно сублиторали. Континентальные сублиторали фораминиферы обитают между песчинками грунта в заполненных водой капиллярных пространствах. Воды либо слабо соленые, либо пресные.



а-конечное круглое; б-основное (базальное); в-устье с зубом; г-ситовидное; д-дендритовидное; е-устье на конце шейки

Рисунок 10 - Типы устьев раковин форминифер

На развитие морских фораминифер влияет освещенность и пища (одноклеточные водоросли и некоторые бактерии).

Попадая в осадок после гибели животного раковины фораминифер приносят в него углекислый кальций, магний, оксиды железа и др. продукты жизнедеятельности.

В современных осадках тепловодных бассейнов бентосные фораминиферы немногочисленны и являются как бы примесью к основной части осадка.

В рифогенных отложениях современных морей фораминиферы относятся к породообразующим (наряду с кораллами, известковыми водорослями и др. организмами).

Меньшее значение имеют бентосные фораминиферы батимальной области. В абиссальной области на дне накапливаются агглютинированные раковинки фораминифер (до 20 % осадка).

В геологическом прошлом фораминиферы неоднократно были породообразующими. Карбонатные породы среднего карбона на Русской платформе и на западном склоне Урала (Пермская область, Башкирия и Оренбургская область) почти нацело сложены раковинами фузулинид.

В позднем карбоне и ранней перми вдоль западного склона Урала в мелком теплом море формировались куполообразные рифы, в значительной части состоящие из фузулиновых и других органогенных известняков.

Породообразующими были и бентосные фораминиферы поздней перми (Урал, Тянь-Шань, Памир) и всего мелового периода. Толщи мела состоят из раковин бентосных и планктонных фораминифер. Велика породообразующая роль бентосных фораминифер (нуммулитид) в палеогеновых отложениях Европейской части России, Средней и Центральной Азии, Западной Европы.

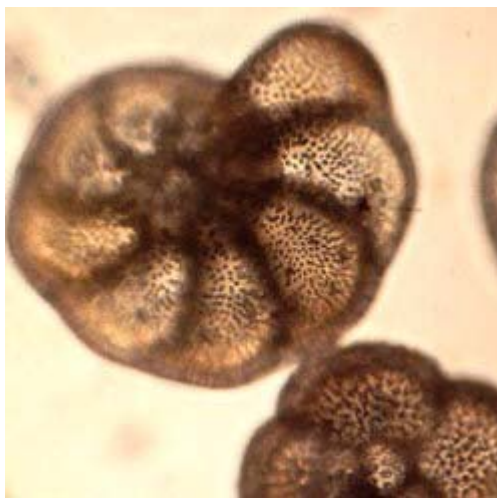


Рисунок 11 – Современные Фораминиферы

Фораминиферы - одни из самых массовых и разнообразных ископаемых простейших. Кембрий-ныне, но скорее всего существовали уже в Докембрии. В современных морях по-прежнему процветают.

#### **Геологическое значение**

Фораминиферы широко используются для установления геологического возраста. Мировая практика геолого-разведочных работ показала, что фораминиферы, в особенности фузулиниды, нуммулитиды, быстро меняются в течение геологического времени. Легко можно выявить виды, характерные для определенных отложений. Благодаря планетарному распространению комплексы руководящих видов фораминифер прослеживаются на значительных площадях. Вследствие малых размеров фораминиферы содержатся в керне буровых скважин в значительных количествах, что повышает точность определения.

Фораминиферы используются также для установления палеогеографических обстановок (т.е. условий окружающей среды в прошлом), т.к. чутко реагируют на фациальные изменения (стенофациальные формы).

### **Методика изучения**

В изучении фораминифер различают следующие этапы:

- 1) сбор материала, т.е. образцов горных пород из естественных обнажений и керна буровых скважин;
- 2) подготовительный - разрыхление породы и выделение раковин или изготовление шлифов;
- 3) визуальное изучение под микроскопом;
- 4) измерение, зарисовка и фотографирование раковин;
- 5) определение видового состава фораминифер по специальным монографиям, справочникам, картотекам.

При сборе палеонтологических образцов следует изучать все разности горных пород, встреченных в разрезе. При мощности слоя от 0,5 до 3 м образцы отбираются в кровле, подошве и середине слоя.

Если породы плотные и из них будут изготавливаться шлифы, размер «осколков» должен быть не менее 2 см<sup>3</sup>. Если породы рыхлые - масса пробы должна быть не менее 100 г. Изготовление шлифов и выделение раковин из рыхлых пород проводится в специальных лабораториях.

### **История изучения фораминифер**

Некоторые фораминиферы были описаны еще античными учеными Геродотом (V в до н.э.) и Плинием (I в н.э.), упоминались в трудах естествоиспытателей средневековья. Многие видовые названия ископаемых фораминифер были предложены К.Линнеем. В России фораминиферы карбона были исследованы профессором Петербургского университета В.И.Меллером (70-е годы 19 века).

Поскольку фораминиферы характеризуют практически любой геологический разрез осадочного генезиса, их геологическое значение постоянно возрастает.

С начала 30 годов в нашей стране в связи с широкомасштабными геологическими и разведочными работами фораминиферы изучаются практически во всех геологических службах и особенно в НИИ и ВУЗах.

Школа советских микропалеонтологов создана в 30-е годы А.В.Фурсенко и Д.М. Раузер-Черноусовой.

### **Классификация фораминифер**

Основана на изучении индивидуального развития и типа строения раковин.

В составе подкласса Foraminifera в настоящее время выделено 12 отрядов, из них 7 имеют важное геологическое значение.

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

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

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

**Отряд Miliolida.** Раковины правильно-клубковидные многокамерные, фароровидные (непрободенные). Камеры длинные, занимающие половину оборота спирали. Обороты навиваются в нескольких плоскостях, ориентированных под определенными углами друг к другу. Устье простое. Известны с девона, максимальное распространение - неоген.

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

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

**Отряд Nummulitida** Раковины многокамерные от шаро - до дисковидных, на начальных стадиях - спирально-плоскостные, на взрослых - циклические. Стенка двухслойная, наружный слой - пористый. Перегородки (септы) пронизаны сложными системами каналов. Имеются дополнительные скелетные образования. Распространение - мел-ныне, преимущественно-палеоген.



На снимке показаны нуммулитовые известняки Крыма - породы, сложенные преимущественно раковинами гигантских вымерших форминифер - нуммулитов. Названы они так из-за сходства с монетками. На сколах видна сложная спиральная структура раковинок с многочисленными перегородками - септами. Возраст известняков - конец раннего или начало среднего эоцена (50-55 млн. лет).

Рисунок 12 – Нуммулитовые известняки

### **5.3 Подкласс Radiolaria. Радиолярии**

Это одноклеточные животные, тело которых в большинстве случаев шарообразно. Оно заключено в центральную пористую капсулу. Капсула состоит из органического вещества (тектина) и делит протоплазму на два слоя. Внешний слой обволакивает капсулу и окружен многочисленными ветвящимися псевдоподиями.

Скелет имеет сложное строение, сетчатый или игольчатый. По составу скелет кремнистый, реже алюмосиликатный.

Размеры радиолярий от десятков микрон до 1-3 мм, у глубоководных форм - до 10 мм. Это одиночные животные, колониальные формы встречаются как исключение и достигает размеров 4-6 см. Размножение как бесполое, так и половое, бесполое и половое поколения чередуются.

#### **Строение скелета**

Кремнистый скелет состоит из отдельных кремневых игл. Прямые или изогнутые, гладкие или шиповатые, простые или разветвленные иглы лежат свободно в теле радиолярий или могут сходиться в каком-то центре, скрепляясь концами в один или несколько пучков. Игольчатые элементы в виде перекладин соединяются концами в поверхностные сети, образуя крупные ячейки.

Есть агглютинированные формы. Поверхность клетки защищается песчинками, обломками раковинок фораминифер, детритом кремнистых водорослей - диатомей.

Скелет радиолярий придает определенную форму протоплазме, выполняет защитные функции и обеспечивает плавучий, планктонный образ жизни.

#### **Экология**

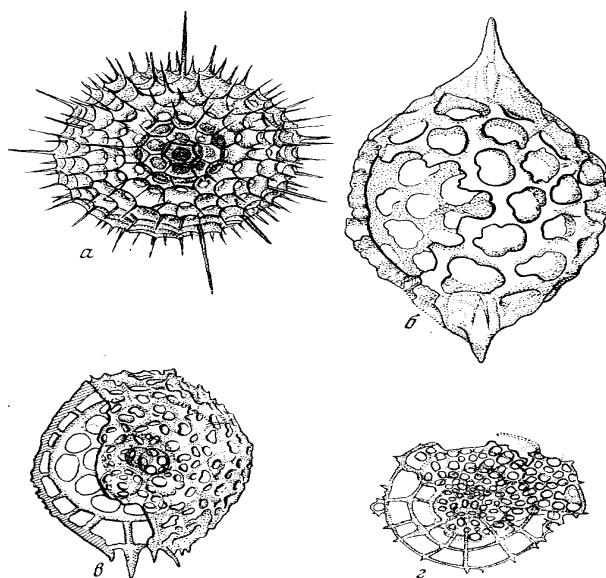
Радиолярии - исключительно морские животные, обитающие в океанах с соленостью 32-38 ‰ и ведущие пелагический планктонный образ жизни. Радиолярии не живут в морях с соленостью ниже 22 ‰ (Каспийское, Черное, Белое, Азовское).

Количество радиолярий с глубиной уменьшается. Максимальное количество радиолярий и разнообразие видов отмечено в слое воды 200 - 400 м. Можно

выделить 2 группы радиолярий - стенобатные (на определенных глубинах обитают) и эврибатные (обитают на разных глубинах).

### **Историческое развитие и геологическое значение.**

Самые древние радиолярии известны из кембрийских отложений юга Франции. Ордовикские радиолярии описаны на восточном склоне Южного Урала. Силурийские радиолярии распространены шире - на севере европейской части России, на Урале, в Казахстане, на Алтае, Тянь-Шане. Девонские - в тех же районах, а также в долине Амура. Каменноугольные и пермские радиолярии известны в европейской части России, на Урале, в долине Амура и на хр. Сихотэ-Алинь. Триасовые радиолярии изучены из кремнистых сланцев Сихотэ-Алиня, юрские - на северо-востоке европейской части России, в пределах Западно-Сибирской низменности, на Кавказе и на Камчатке.



а - семейство *Astrosphaeridae*: скелет, состоящий из трех сфер, с главными и дополнительными радиальными иглами; б - семейство *Ellipsidae*: простая эллипсоидальная раковинка с отходящими от полюсов шипами; в - семейство *Dicrurpullidae*: скелет, состоящий из четырех сфер, отходящие от полюсов шипы и дополнительные балки, соединяющие наружную раковинку с внутренними; г - семейство *Porodiscidae*: маленькая центральная сфера и ячеи камерных кругов.

### **Рисунок 13 - Радиолярии**

Меловые и кайнозойские радиолярии имеют широкое, планетарное распространение.



Важное геологическое значение радиолярий основано на том, что они встречаются как в осадочных, так и в осадочно-вулканогенных породах. Часто радиолярии являются породообразующими. Состоящие из них горные породы называются радиоляритами. К типичным радиоляритам относят яшмы и фтаниты силурийского и девонского возраста на Урале, пермские и триасовые образования на Дальнем Востоке.

Радиолярии обнаружены в кремнистых глинах мелового периода Западной Сибири, в палеогеновых породах Средней Азии. Многие фосфориты также содержат радиолярии.

Широкое распространение радиолярий, особенно в мезо-кайнозойе позволяет использовать их для стратиграфических целей.

Методика изучения радиолярий аналогична методике изучения фораминифер. Палеозойские радиолярии исследуются в шлифах, мезо-кайнозойские - извлекаются из разрыхленной породы.

### **История изучения**

Современные радиолярии впервые были описаны в 1806 году русским натуралистом В.Г.Тилезисом - участником кругосветного плавания И.Ф.Крузенштерна и Ю.Ф. Лисянского. Ископаемые формы были выявлены через 70 лет (1876 г) К. Циттелем в верхнемеловых отложениях Германии. В России меловые радиоляриевые глины были обнаружены в окрестностях г.Симбирска (г. Ульяновска) в 1889 году. В 1890 году Ф.П.Чернышев и А.П. Карпинский впервые отметили находки радиолярий в девонских кремнистых породах Урала. Л.С.Либрович первым доказал мелководное происхождение девонских радиоляриевых яшм на Урале (1931). Начиная с 30-х годов благодаря многочисленным исследованиям было установлено, что радиолярии имеют широкое распространение и достаточно изменчивы, поэтому могут использоваться для определения геологического возраста.

Существенный вклад в изучение радиолярий в нашей стране внесли А.В.Хабаров, Р.Х.Липман, А.И.Жамойда.

### **Контрольные вопросы:**

1. Сформулируйте принципиальные отличия простейших (*Protozoa*) от многоклеточных (*Metazoa*).
2. Какова функция ложноножек или псевдоподий?
3. Дайте краткое определение подкласса *Foraminifera*.
4. Назовите основные типы строения раковин фораминифер.
5. Экология и тафономия фораминифер.
6. Значение фораминифер для геологии.
7. Дайте краткую характеристику подкласса *Radiolaria*.
8. Методы изучения фораминифер и радиолярий.
9. Геологическое значение радиолярий.

## **6 Metazoa Многолеточные**

В отличие от простейших, многоклеточные состоят из множества клеток, которые подразделяются на тканевые (соматические) и половые. Тело многоклеточных - это система. Каждый тип многоклеточных обладает планом строения и определенным уровнем организации. Основной чертой развития многоклеточных является закономерность: чем выше индивидуальность организма (система), тем более она подчиняет себе отдельные клетки.

### **6.1 Тип Spongia или Porifera (Губки)**

Губки - многоклеточные животные - асимметричные или с неопределенным числом элементов симметрии. Живут они в морях, реже - в пресных водах. Относятся к группе прикрепленного бентоса. Губки наиболее примитивные многоклеточные, четко обособленные от других типов.

У губок клетки не образуют тканей и органов, в их теле имеются полости, формирующие водно-ирригационную систему (рисунок 14). Стенки полостей покрыты жгутиковыми клетками- **хоаноцитами**. Движение жгутиков создает ток воды в системе. Вместе с водой в полость губок поступают питательные вещества. У

губок все клетки одинаковые, дифференциация их проявляется только в наличии **хоаноцитов**.

### **Общая характеристика и морфология**

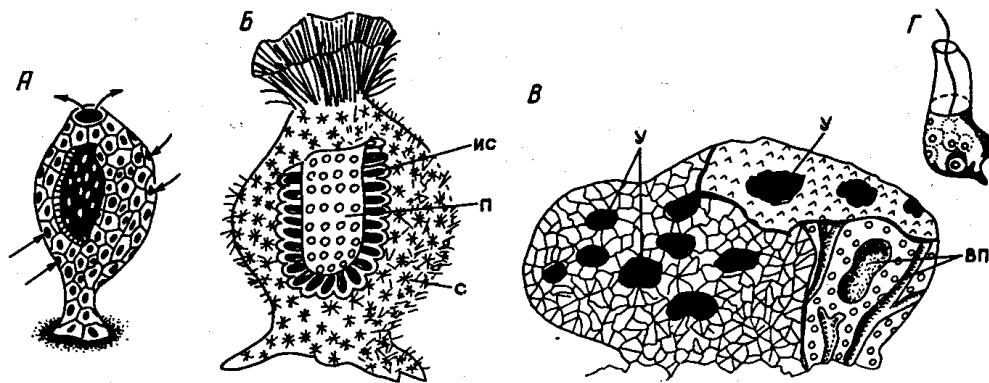
Форма тела губок разнообразна: бокаловидная, цилиндрическая, боченко-, воронко- шарообразная, корковидная, кустисто-разветвленная. Размеры различные - от 10-15 мм до 1,5 м в высоту и от 3-4 см до 1-2м в диаметре. Окраска современных губок в зависимости от наличия пигментов меняется от тускло-серой до изумрудной, фиолетовой, голубой и черной.

Основу тела губок составляет бесструктурное студенистое вещество - **мезоглея**, клетки которой различаются по функциям (уже упоминались хоаноциты). Клетки, строящие скелет, называются склеробластами. Если скелет известковый, то склеробласты называются калькообластами, если кремнистый - силикобластами. Спонгобласты (или силикобласты) выделяют органическое вещество - спонгин.

У губок выделяется три типа водноирригационной системы:

- 1) асконоидный (аскон);
- 2) сиконоидный (сикон) и
- 3) лейконоидный (лейкон).

Аскон встречается у известковых губок. Он напоминает бокальчик. Аскон пронизан порами, внутренняя полость покрыта хоаноцитами и открывается **оскулярным** отверстием или устьем. Сикон - образуется несколькими асконами и представляет собой совокупность полостей. Полости объединены единой общей полостью и имеют одно устье. Сикон также характерен для известковых губок.



А – *Ascetta primordialis* (видна внутрення полость, поры, стрелками показан ток воды); Б – *Sycongraphanus* sp. (ис – иррационная система, п – поры, с – спикулы); В – *Euspongia* sp. (слившиеся губки, у – устья, вп – внутренняя полость); Г – жгутиковая клетка или хоаноцит губки (увеличено)

Рисунок 14 - Внешний вид и строение некоторых современных губок

Лейкон - наиболее сложный тип водно-ирригационной системы. Камеры с хоаноцитами соединяются с внутренней полостью и стенкой кубка через систему каналов. Лейкон свойственен большинству губок.



Рисунок 15 - Современные живые губки на морском дне



Рисунок 16 - Остатки кембрийской губки (хорошо видны отдельные, правильно расположенные спикулы)



Рисунок 17 - Среднекембрийская губка из уникального местонахождения Burgess Shale



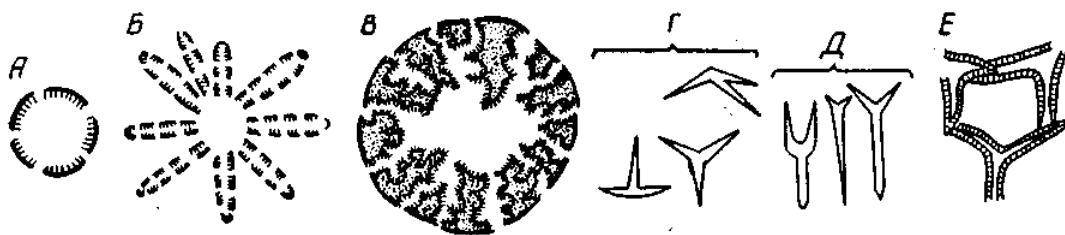
## Строение скелета

Скелет губки является поддержкой для студенистого мягкого тела. Минеральный скелет состоит из игл или спикул, количество которых не поддается учету. Исключение - тело крупной губки *Monorhaphis churi* (до 1 м в длину) поддерживается одной гигантской спикулой - 3 м в длину и 1 см в диаметре.

По составу скелета различают губки известковые, кремневые, роговые (органические) и кремнероговые.

Форма спикул различна (рисунок 19; 20; 21): трехосная или трирадиата, четырехосная или тетрарадиата и одноосная или рабда.

Трирадиаты - это спикулы с 3 лучами, не лежащими в одной плоскости. Лучи бывают равными, но чаще выделяется главный луч - более длинный или более короткий. Иногда два боковых луча сильно сближаются. У тетрарадиат к трем лучам, сходным с лучами трирадиат, присоединяется четвертый, изогнутый.



А-Б – поперечные разрезы губок с аксоноидной (А), синокоидной (Б) и лейкоидной (В) ирригационными системами; Г – трирадиата; Д – диапазонные спикулы (измененные трирадиаты); Е- фрагмент скелкта современных губок под микроскопом

Рисунок 18- Строение водно-иригационной системы и спикул губок

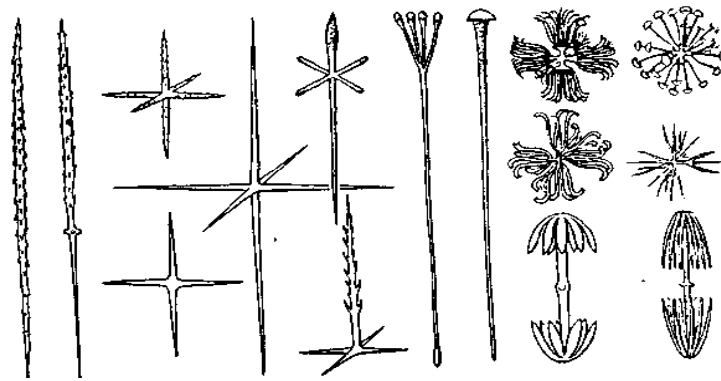


Рисунок 19 - Спикулы кремневых (стекянных) губок

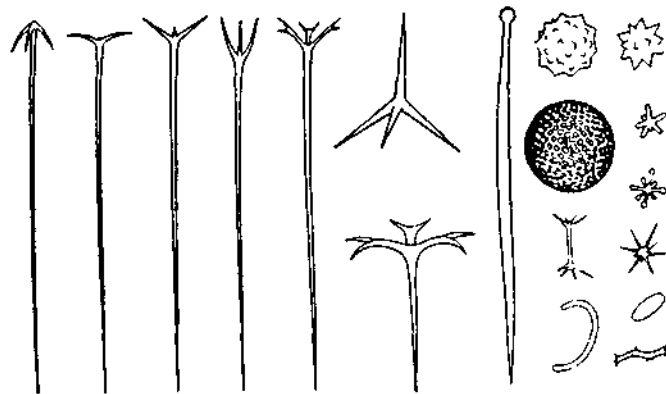


Рисунок 20 - Спикулы кремневых четырехлучевых губок

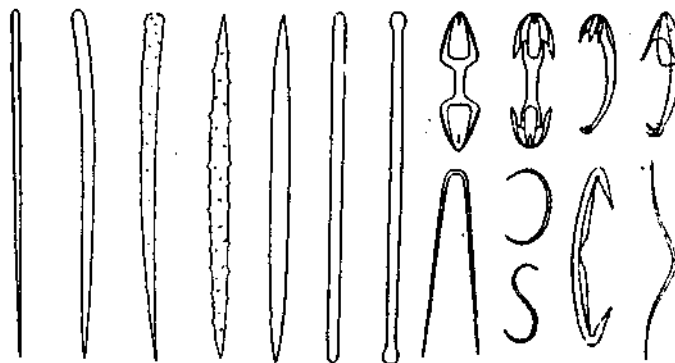


Рисунок 21 - Спикулы кремнеуголовых губок

Все указанные типы характерны для известковых губок. Каждая спикула образована одним кристаллом кальцита. Лучи три- и тетрадиат имеют длину 60-120 мкм, а рабды - 1 см. Спикулы располагаются в толще ткани и на поверхности губки изолированно друг от друга. Соединение спикул дает связанный или **фаретронный** скелет.

Скелет **кремневых** губок состоит из аморфной кремнекислоты, иногда с примесью спонгина. Спикулы кремневых губок по размерам подразделяются на макро- и микросклеры. Первые образуют основу скелета, вторые рассеяны в толще

ткани. Среди макросклер различают одоосные рабды и трехосные - **триаксины**. У триаксин лучи расположены взаимно перпендикулярно. Основную форму скелета создают гексактины с 6 лучами. Спаянные гексактины создают пространственную решетку с кубическими ячейками. Тетраксины - спикулы с 4 осями - встречаются редко. Микросклеры имеют разнообразную и причудливую форму.

**Кремнероговые** губки обладают только одноосными кремнистыми спикулами - рабдами. Иногда рабды соединяются друг с другом, образуя спаянный или **литистидный** скелет. Для кремнероговых губок характерно наличие спонгина. Спонгиновые волокна образуют скелет губок, в спонгин погружены рабды, концы которых могут быть соединены.

У группы роговых губок скелет построен только из спонгиновых волокон. Середина рыхлая, наружные слои более плотные.

### **Экология и тафономия**

В настоящее время большинство губок являются морскими обитателями. В озерах и реках живут только кремнероговые губки (*Corneruspongia*), которые встречаются и в морях.

Распространены губки планетарно, но на определенных широтах преобладают те или иные группы. Известковые губки можно обнаружить и в северных и в южных широтах, главным образом в пределах литорали. Кремневые губки также встречаются на всех широтах, но в тропических морях число их видов наиболее велико. Они малочисленны на небольших глубинах, а на глубинах 500 - 1000 м губки многочисленны и разнообразны.

На твердом каменистом дне, на скалах в прибрежной полосе распространены губки, прирастающие ко дну. С увеличением глубины дно становится илистым и рыхлым, и губки либо «укореняются» с помощью пучков длинных спикул, либо свободно лежат на дне (погружению их в ил препятствуют различные отростки).

В палеозое все остатки губок приурочены к мелководным отложениям. Известны мелководные губки и в мезозое, но в этот период впервые появляются губки, типичные для больших глубин (500 - 1000 м).



Несвязанный скелет, характерный для большинства губок, после отмирания мягких тканей распадается и спикулы рассеиваются по грунту. Там, где постоянно живут губки, дно покрывается слоями беспорядочно ориентированных кремневых спикул. Так возникают обогащенные кремнеземом породы - **спонголиты**. У кремневых губок в ископаемом состоянии сохраняются только макроскелеры литистидных (связанных) скелетов. Кремневые спикулы в процессе фоссилизации замещаются кальцитом, пиритом, глауконитом, иногда халцедоном. Известковые губки с несвязанным скелетом в ископаемом состоянии не сохраняются.

Ископаемые кремнеугольные и роговые губки представлены обычно целыми экземплярами. Ископаемые пресноводные губки встречаются очень редко в кайнозойских отложениях.

### **Геологическое значение**

Губки размножаются бесполом и половым путем. В результате бесполого размножения образуются колонии. Губки являются наиболее простыми по организации многоклеточными животными. Детальное изучение их эволюции позволяет связать одноклеточных и многоклеточных животных, понять происхождение последних. Значение губок для определения возраста невелико, хотя в ряде случаев они позволяют точно установить возраст пород. Губки могут быть породообразующими (спонголиты), кроме того в течение всего фанерозоя они участвовали в формировании рифов.

### **Историческое развитие**

Картина исторического развития губок еще не вполне ясна. Известно, что в отдельные геологические эпохи губки пользовались массовым распространением: так в нижнем карбоне Британских островов отмечается толща мощностью в 100 м, образованная скоплениями спикул кремневых губок.

Кремневые губки обычны для кембрийских отложений всего мира. Академик Виноградов А.П. считает, что кремневый скелет появился в животном мире раньше, чем карбонатный или хитиновый. По-видимому, кремневые губки были древнейшими многоклеточными. Наиболее ранние их находки известны в кембрии (или ранее?), а расцвет они пережили в ордовике и силуре. В ордовике были

распространены сверлящие губки, следы их жизнедеятельности наблюдаются в колониях мшанок, табулят и т.д. Упадок в развитии кремневых губок начался в девоне и продолжался до триаса. Следующий максимум их распространения приходится на юру и мел.

Наличие спикул в породе - признак существования губок в данном регионе.

Литистидные губки (со связанным скелетом) встречаются в ископаемом состоянии начиная с юры. Форма их напоминает кубок. История эволюции известковых губок менее изучена. Малочисленные фаретронные губки встречаются в силуре и девоне. Расцвет их отмечался в мезозое (меловой период).

Особый интерес в настоящее время представляет класс *Sclerospongia*. У губок этого класса имеется фаретронный карбонатный скелет и кремневые спикулы.

### **Методика изучения**

Для определения кремневых губок (рода, вида) готовят препарат изолированных спикул. Для этого кусочек образца (губки) кипятят в соляной кислоте, спикулы выделяют из раствора центрифугированием, высушивают и помещают в канадский бальзам, затем изучают под микроскопом.

Общее строение скелета губок исследуется в тонких шлифах, ориентированных вдоль и поперек осей кубка.

Известковые губки изучают только в шлифах при увеличении  $5^x$  -  $10^x$ , спикулы - при увеличении 40 - 120, микросклеры - 70 - 250 раз.

В познание ископаемых губок большой вклад внесли отечественные исследователи И.Т.Журавлева, П.Д.Резвой, А.С.Моисеев. В настоящее время губки изучаются Э.В.Бойко.

### **Классификация губок**

Классификация сложна и не является устойчивой. Основана классификация губок как на составе скелета, так и на характеристике спикул. Основными отрядами, имеющими геологическое значение являются:

**Отряд** *Calcarea* или *Calcispongia* (известковые). Скелет известковый разнообразной формы. Ирригационная система асконоидного, лейконоидного и сиконоидного типов. Спикулы представлены тетра-, трирадиатами и рабда- ми.

Ископаемые известковые губки имеют спаянный (фаретронный) скелет. Распространение - силур (?) - девон - ныне.

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

**Отряд Tetraxonida** (четырёхлучевые). Губки разнообразной формы с кремнистыми четырёхлучевыми макросклерами (триаксониды).

Распространение-рифей (?), кембрий - ныне.

**Отряд Corneruspongia** (кремнероговые). Форма губок разнообразная. Спонгин присутствует в различных количествах. Он либо склеивает спикулы (если его мало), либо образует пучки волокон, обволакивающих рабды.

Распространение - рифей(?)-ныне.

**Класс Sclerospongia** (склероспонгии)

Скелет имеет массивное арагонитовое основание, над которым возвышаются отдельные выступы. Неровная поверхность колонии покрыта тонким слоем мягкой ткани. Наблюдается звездообразная система выводящих каналов. Спикулы кремнистые. Современные формы.



Рисунок 22 - Юрский губковый риф (Германия)

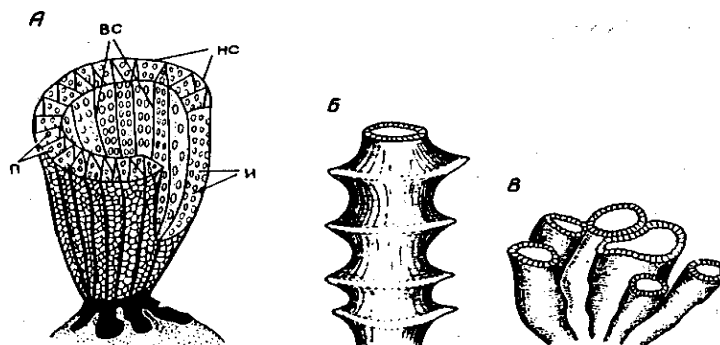
### 6.1.1 Тип Archaeocyathi. Археоциаты

Археоциаты (греч. *Archaios* - древний, *cyathos* - кубок) - вымершие одиночные или колониальные организмы, обладающие простым органогенно-карбонатным скелетом. Одиночные археоциаты имели форму двустенного кубка (рисунок 23) Пространство между стенками - **интерваллюм** - пересекается горизонтальными и вертикальными перегородками. Перегородки и стенки кубка пронизаны многочисленными порами. Археоциаты - морские животные, принадлежавшие к группе прикрепленного бентоса.

**Общая характеристика.** Преобладающая форма археоциат - кубковидная коническая, иногда с переходом в цилиндрическую. Вершинный угол до 120°. Одиночные особи имели дисковидную форму.

Пространство интерваллюма разделено септами на камеры или **локули**. Иногда в интерваллюме существовали дополнительные стержневидные образования - **синаптикулы**.

Кубки археоциат имели диаметры от 10 до 100 мм, высоту - от 10 до 50 мм. Центральная полость заключала в себе мягкое тело или «внутренний орган» археоциат. Мягкое тело представляло собой губчатую массу мягких тканей, пронизанную системой тонких каналов. Каналы сообщались друг с другом и с внешним пространством. Стенки камер были покрыты слоями мягких клеток (жгутиковых), которые обеспечивали движение воды, несущей пищевые частицы. Пищей для археоциат служили бактерии, одноклеточные водоросли, споры.



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

Рисунок 23 - Реконструкции некоторых археоциат



Рисунок 24 - Раннекембрийская порода с многочисленными археоциатами

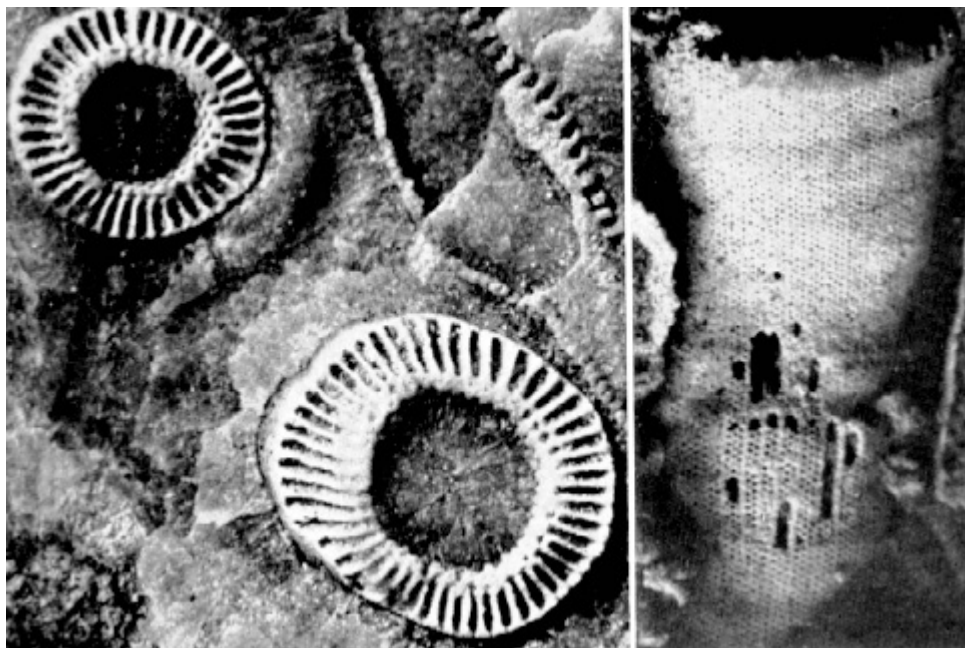


Рисунок 25 - Кубки археоциат в поперечном разрезе (слева) и сбоку

### **Индивидуальное (онтогенетическое) развитие**

В индивидуальном развитии археоциат выделяют три стадии:

1) личиночную или стадию свободного плавания в составе морского планктона; стадия могла быть длительной, а личинки могли перемещаться на большие расстояния;

2) раннюю бентическую - с момента оседания на дно бассейна до начала построения скелета;

3) позднюю бентическую - до конца формирования скелета.

Археоциаты - вымершие животные, однако фоссилизированные личинки их удалось обнаружить в разных местах земного шара.

Послеличиночное развитие начинается постройкой непористого известкового кубка с «каблчком» прирастания. Высота кубка 0,4 - 0,5 мм, диаметр 0,1 - 0,12 мм. Затем происходило обособление наружной и внутренней стенок, возникали поры, увеличивались диаметр и высота кубка.

### **Историческое развитие**

Некоторые исследователи полагают, что проблематичные археоциаты известны с позднего протерозоя (венд?) в Индии и Восточной Сибири. Однако, такое мнение не является общепринятым.

Наиболее вероятное время существования археоциат - раннекембрийское.

### **Палеоэкология и тафономия**

Известный палеонтолог А.А.Борисяк еще в 1919 году отмечал, что в кембрийских отложениях Сибири существуют рифостроящие организмы - это и были археоциаты. Они обладали способностью интенсивно выделять карбонат кальция. Позднее (силур, ордовик) археоциаты были вытеснены другими рифостроителями- кораллами.

Мощность археоциатовых построек достигает нескольких десятков метров, иногда они распространяются на площади в несколько сотен метров.

Для питания археоциатам необходимо было всасывать воду с пищевыми компонентами, поэтому кубки вытягивались в направлении привноса пищевых частиц. Селились археоциаты на небольших глубинах. На илистом дне археоциаты приживались редко, изменение (повышение) солености воды ограничивало жизнедеятельность организмов.



Вследствие способности личинок к дальним перемещениям распространение археоциат в раннем кембрии было повсеместным (во всех морях и океанах).

### **Геологическое значение**

Несмотря на короткий период существования - ранний кембрий, археоциаты имеют и геологическое и биологическое значение. Они были активными рифостроителями (совместно с губками и водорослями). Благодаря наличию рифов отдельные участки морских бассейнов отделялись от открытого моря и в них происходило осаждение марганца.

Археоциаты используются также для определения возраста. Изучаются археоциаты только в шлифах.

### **Классификация археоциат**

**Тип Archaeocyathi** подразделяется на 2 класса: Regularis, или правильные, и Irregularis, или неправильные.

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

### **Класс Irregularis.**

Объединяет одиночные и колониальные формы, кубки различной, чаще всего неправильной формы, наружная и внутренняя стенки пронизаны порами. В широком интерваллюме присутствуют различно ориентированные стерженьки, пузырчатая ткань, прерывистые или искривленные днища (тении). Очень редко центральная полость заполняется призматическими трубочками. Распространение - нижний кембрий, некоторые роды дожили до среднего кембрия.

## **Вопросы и задания для самопроверки:**

*1. Отличие губок от других животных. Характерные черты строения скелета и мягкого тела.*

2. *На чем основана классификация губок?*
3. *Назовите основные типы губок.*
4. *Какова зависимость между составом скелета губки и условиями ее обитания?*
5. *Назовите основные формы спикул губок.*
6. *Назовите основные черты археоциат.*
7. *Геологическое значение археоциат.*

## **6.2 Radiata Радиальные Тип Coelenterata Кишечнополостные**

### **Общая характеристика**

Coelenterata от греч. coel - полость, enteron - кишка. К этому типу относятся ископаемые и современные коралловые и гидроидные полипы, медузы. Они имеют двухслойную стенку, окружающую мешкообразную кишечную полость с одним отверстием (оно и ротовое и анальное). У большинства животных кишечная полость разделена радиальными перегородками. На этом основании они и относятся к Radiata - радиальным или лучистым.

В целом для кишечнополостных характерно наличие главной продольной оси, вокруг которой располагаются внутренние органы. Через главную ось можно провести несколько плоскостей симметрии. Под воздействием прикрепленного образа жизни в некоторых палеозойских кишечнополостных была двусторонняя симметрия.

Кишечная полость (гастроваскулярная) - предназначена для переваривания пищи и разнесения питательных веществ по телу. Кишечнополостные не обладают ни дыхательной, ни выделительной, ни нервной системами. Система размножения у них сложная: половое и бесполое поколения чередуются, причем особи разных поколений, резко отличаются друг от друга по строению и образу жизни. Половое поколение имеет **личинки** - планулы. Планула не способна ни питаться, ни размножаться, она необходима только для расселения. После прикрепления планулы



к субстрату осуществляется ее перестройка и формирование полипа. Полипы могут размножаться бесполом путем (делением, почкованием). Экодерма полипов способна образовывать наружный скелет - органический или минеральный.

Кишечнополостные могут существовать как в виде полипов, так и в виде медуз. Медузами называют неприкрепленные организмы, обладающие зонтиковой формой. Медузы имеют диаметр от 10 см до 2 м. Размеры полипов - от нескольких мм до 1 м.

Кишечнополостные исключительно водные организмы, преимущественно морские.

В большинстве случаев они живут колониями, хотя нередки и одиночные формы. Обычно кишечнополостные - это прикрепленный бентос, но некоторые группы способны к активному плаванию. Многие кишечнополостные образуют вокруг себя карбонатные скелетные структуры и поэтому хорошо фоссилизируются.

Вокруг ротового отверстия могут располагаться щупальца, обладающие стрекательными клетками. По присутствию этих клеток среди кишечнополостных выделяют 2 подтипа: Cnidaria -стрекающие и Acnidaria - нестрекающие. В ископаемом состоянии известны только Cnidaria. Они подразделяются на 3 класса: Anthozoa - высшие, или коралловые полипы; Scyphozoa - цифоидные полипы; Hydrozoa - гидроидные полипы. Наиболее часто встречаются представители классов Anthozoa и Hydrozoa. Представители класса Scyphozoa не обладают твердым скелетом.

### 6.2.1 Класс Anthozoa Коралловые полипы

Это наиболее высокоорганизованные колониальные и одиночные кишечнополостные. В отличие от гидроидных, кишечная полость Anthozoa разделена мягкими (мезентериальными) перегородками на камеры. Радиальная симметрия нарушается щелевидной формой ротового отверстия.

## **Подкласс Tabulata. Табуляты**

Животное происхождение табулят окончательно установлено в 18 веке. Современное название Tabulata предложено в 1851 году. Изучению табулят посвящено более 3000 работ. Наиболее значительные исследования принадлежат отечественному палеонтологу, академику Б.С. Соколову.

Tabulata - палеозойские колониальные организмы. Колонии различной формы и размеров состоят из совокупности кораллитов. Кораллиты объединяются в колонии посредством трубок или пор.

Строение колонии Favosites приведено на рисунке 21.

Зооиды - «живая» часть колонии- представляют собой тонкий покров (4-6 мм).

Колониальность табулят - результат бесполого размножения, когда при почковании новые особи не отделялись от материнских, образуя единую скелетную постройку- полипняк.

### **Типы полипняков**

В зависимости от характера соединения различают полипняки **массивные, кустистые и стелющиеся**. Тип полипняка учитывается при выделении отрядов. В массивных (фавозитоидных) полипняках кораллиты плотно прилегают друг к другу и приобретают в результате полигональную форму. Сами полипняки имеют форму близкую к полусферической или пластинчатой.

Среди массивных полипняков выделяется **тамнопороидный** подтип. Колонии такого подтипа свойственна субцилиндрическая форма. Кораллиты в осевой части плотно прилегают друг к другу, а на периферии поворачиваются к оси под некоторым углом. У периферических кораллитов стенки сильно утолщены.

В **кустистых** полипняках кораллиты всегда отделены друг от друга свободным пространством. Поперечное сечение кораллитов округлое, эллиптическое, реже угловатое. Среди кустистых полипняков выделены несколько подтипов.

**Сирингопороидный** (по роду Syringopora) - кораллиты располагаются почти параллельно друг другу и соединяются горизонтальными соединительными трубочками (рисунок 28 Б). Для **хализитоидного** подтипа (по роду Halysites)

характерно срастание кораллитов друг с другом двумя сторонами и образование изгибающихся замкнутых вертикальных рядов (рисунок 28 Г).

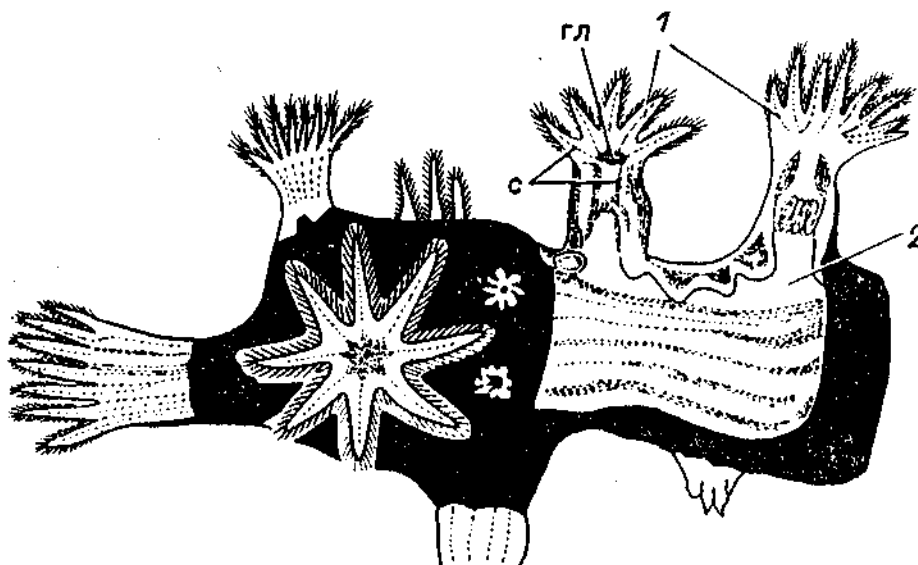
В **стелющихся** полипниках часто присутствует сетчатый или линейно-вытянутый подтип - **аулопороидный** (по роду *Aulopora* – рисунок 28 Д). Прижатые к субстрату мелкие кораллиты вытягиваются в стелющуюся сетку.

К стелющимся полипникам относится и **альвеолитоидный** (по отряду *Alveolitida* – рисунок 28 В) подтип. Кораллиты во всех колониях ограничены стенкой, имеющей сложное микростроение.

Размеры поперечного сечения кораллитов в пределах колонии всегда постоянны.

Соединительные образования являлись средством сообщения гастральных полостей зооидов, что обеспечивало питание колонии. Часто эти образования были связаны и с вегетативным размножением.

Соединительные поры - округлые отверстия, пронизывающие стенки. Размещение пор - признак для выделения родов.



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

Рисунок 26- Часть колонии современного кораллового полипа - красного коралла *Corallium rubrum*

Соединительные трубки (род *Syringopora*) представляют собой выросты на стенках кораллитов.

Септальные образования (рисунок 27) незначительны по размерам и представляют собой выросты стенок в виде шипиков, ребер.

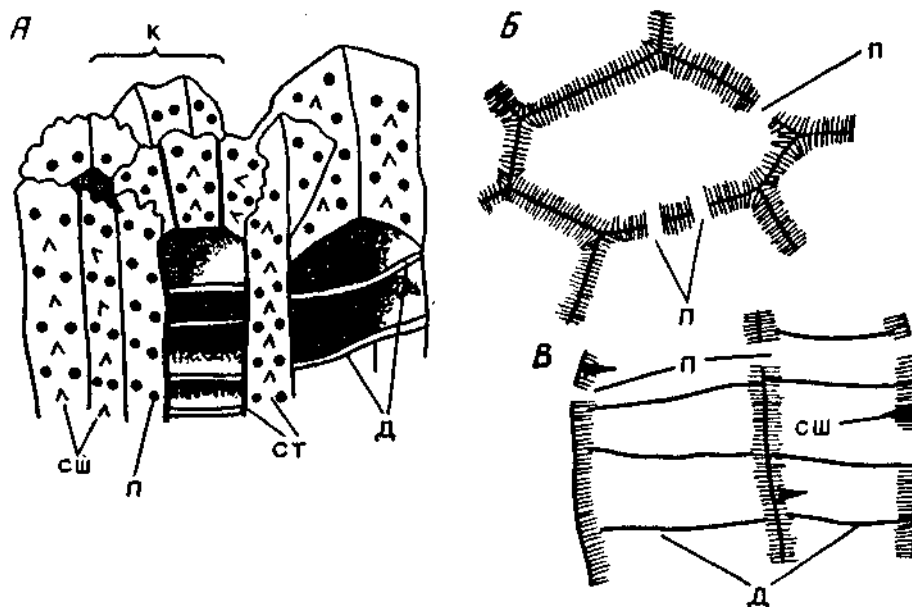
У большинства табулят осевая зона кораллитов не имеет скелетных образований она пересекается только днищами - горизонтальными или наклонными. Днища прикрепляются к стенкам кораллита и фиксируют передвижение зооида по мере роста кораллита.

Днища чаще всего горизонтальные, у синрингопорид - воронковидные.

### Экология и тафономия

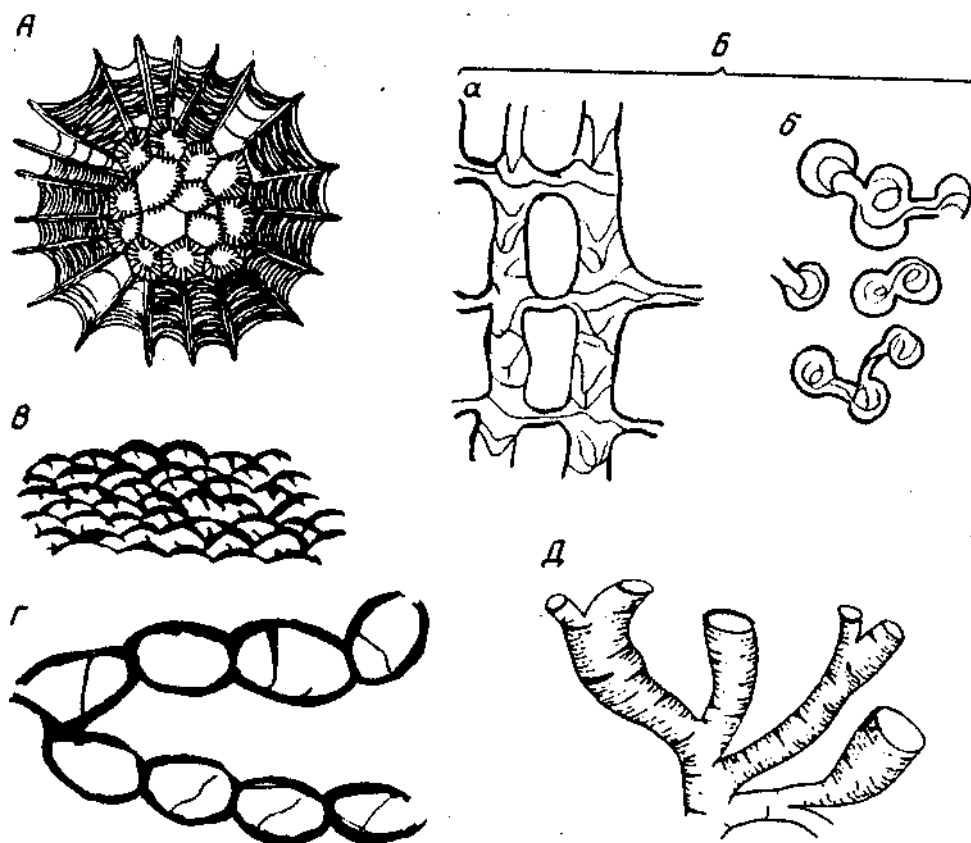
Табуляты - типичные морские организмы, стеногалинные, существовали на мелководном шельфе (~ 50 м) в виде прикрепленного бентоса. Обычно обитали на твердом основании, но могли жить и на рыхлых песчаных грунтах.

Табуляты были широко распространены в палеозойских морях. Вместе с ругозами, строматопорами и гелнолитаидеями они участвовали в образовании рифов.



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

Рисунок 27 - Массивный (фавозитоидный) полипняк



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

Рисунок 28 - Типы полипняков

**Геологическое значение** табулят имеет два аспекта - определение возраста палеозойских пород и диагностика рифов.

### **Историческое развитие**

Табуляты известны с конца среднего ордовика. Они быстро распространились в бассейнах позднего ордовика и силура, но к началу позднего девона почти все вымерли, только отряды Auloporida и Syringoporida существовали до конца палеозоя.

### **Подкласс Heliolitoidea Гелиолитоидеи**

Гелиолитоидеи - вымершие палеозойские колониальные кораллы. Колонии образованы мелкими зооидами, объединенными промежуточной тканью - цененхимой.

Все гелиолитоидеи образуют массивные компактные полипняки, которые имеют полусферическую или пластинчатую форму. Отдельные кораллиты имеют округлые очертания. Присутствуют септы, септальные шипы, их число, независимо от степени развития, всегда равно 12.

Цененхима формирует промежуточный скелет, объединяющий кораллиты. Скелет представлен пузырчатой тканью или полигональными трубками, разделенными днищами.

Днища такие же как у табуляты.

Трубки создают вокруг кораллитов правильные ореолы. Ореолы состоят из 12 трубок, разделенных периферическими концами септ.

Специфическими чертами гелиолитоидей являются наличие промежуточного скелета, постоянного количества септальных образований и отсутствие сообщения между кораллитами.

### **Историческое развитие**

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

### **Экология и тафономия**

Как и все кораллы, гелиолитоидеи - представители прикрепленного бентоса. Обычно они встречаются совместно с другими кишечнополостными, а также с брахиоподами. Гелиолитоидеи - обитатели окраинных морей, где шел процесс терригенно-карбонатного осадконакопления.

Гелиолитоидеи часто связаны с органогенными постройками. Они хорошо сохраняются в ископаемом состоянии. Практически на месте обитания.

## **Геологическое значение**

Гелиолитоидеи важны для изучения эволюции ископаемых Anthozoa. В их скелете отразилась деятельность не только зооидов, образующих кораллиты, но и единой колониальной особи **ценосарка**, который продуцировал промежуточную ткань - ценохиму.

Уже в конце 19 века было установлено, что гелиолитоидеи быстро менялись в течение геологического времени, поэтому они используются для определения возраста (ордовик и силур).

Изучали гелиолитоидеи русские палеонтологи Б.С. Соколов, Б.В.Преображенский, О.Б. Бондаренко.

## **Подкласс Rugosa или Tetracoralla** Ругозы или тетракораллы

Ругозы - вымершая палеозойская группа, представители которой сохраняются в ископаемом состоянии в виде скелетных образований эктодермального происхождения.

Ругозы известны в одиночных и в колониальных формах.

**Строение скелета** Одиночные кораллы имели коническую или цилиндрическую форму, были прямыми или изогнутыми, тупыми или заостренными к основанию, с пережимами на боковой поверхности. Длина и ширина кораллов сильно варьируют. Сильно укорачиваясь, они становятся грибообразными и даже дисковидными, реже приобретают призматическую или туфлеобразную форму.

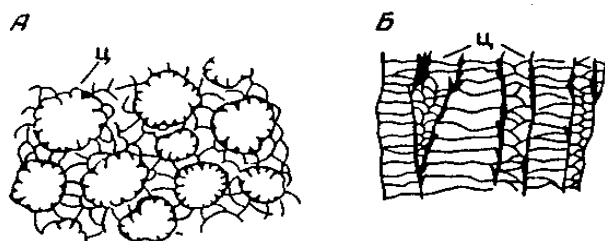
В этом случае у них была одна или несколько крышечек. Крышечки либо были свободными и поднимались и опускались телом полипа, либо прикреплялись к краю чашки и качались на особом шарнире.

В нижней части одиночных кораллов наблюдались рубцы и располагались выросты для прикрепления.

Колонии ругоз состоят из кораллитов разной формы и величины. Различают колонии кустистые (ветвистые), в которых кораллиты неплотно прилегают друг к другу, и массивные. Массивные имеют общую стенку, объемлющую все кораллиты. Если общая стенка отсутствует, колония называется **астреевидной**.

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

Важнейшей частью скелета являются септы. Это вертикальные перегородки, разделяющие полость кораллитов на камеры. Септы нарастают вверх слоями. Они могут быть толстыми и тонкими, веретено - и клиновидными. Иногда на одной стороне коралла септы более толстые, чем на другой. На ранних стадиях наблюдаются две септы - главная и противоположная - они располагаются в плоскости симметрии коралла. Затем появляются две боковые септы. Четыре первичные септы разделяют полость коралла на четыре квадранта. Позже формируются две септы по обе стороны от главной и по одной около боковых септ. Более длинные септы называются септами 1 порядка, более короткие - септами 2 порядка.



(округлые кораллиты со слабо развитыми септальными образованиями окружены пузырчатой соединительной тканью - ценохимой - ц)

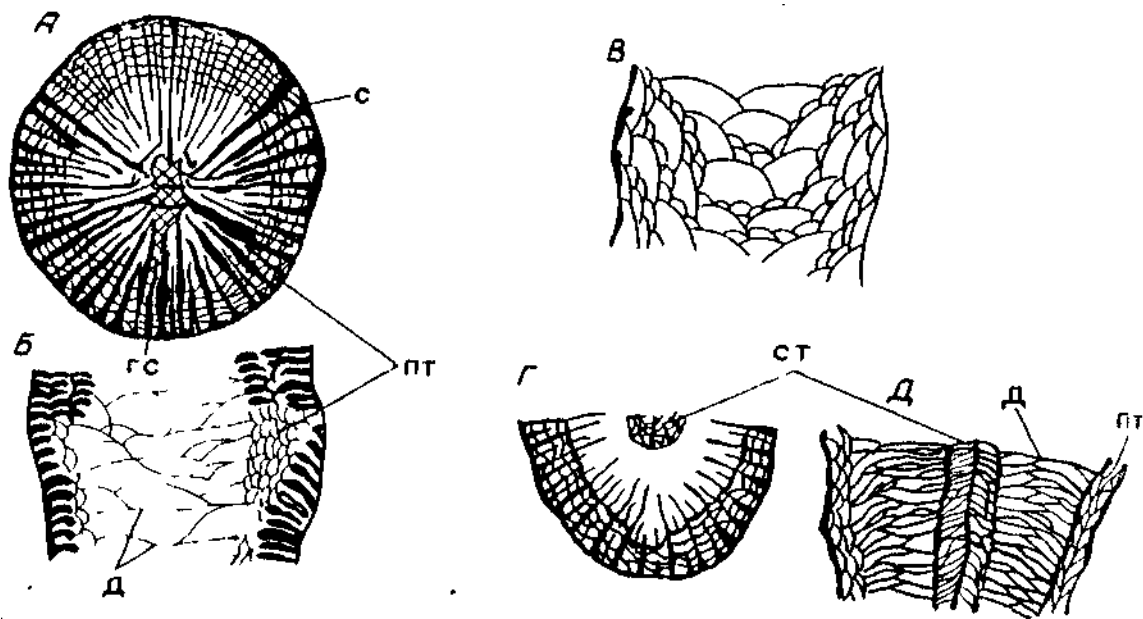
Рисунок 29 - Поперечный (А) и продольный (Б) разрезы колонии гелиолитоидей *Proroga*



А - конической с отчетливой продольной ребристостью (*Eniskillenia*), Б - дисковидной (*Chonophyllum*), В - туфлеобразной с качающейся крышечкой (*Calceola*)

Рисунок 30 - Одиночные кораллы ругоз различной формы





А-*Timania schmidti*; с-септы; пт-пузырчатая ткань; гс-главная септа; Б-*Neostriophyllum mochcum*; д-днища; В-*Pseudomicroplasma fongi*; Г-Д-*Dibunophyllum turbinatum*; ст-столбик.

Рисунок 31 - Внутреннее строение одиночных кораллов

В точках появления новых септ межсептальные промежутки более широкие и в них возникали особые ямки - **фоссулы**. Чаще всего фоссулы размещались на месте главной септы. Значение фоссул не ясно. Возможно они служили вместилищами каких-то особых образований.

Днища - горизонтальные пластинки, разделяющие внутреннюю полость кораллита (рисунок 31). В осевой части кораллита днища горизонтальные, в периферической - наклонены к оси или вогнутые. Кроме днищ по периферии развита **пузырчатая** ткань. Она состоит из мелких пузырьков (диссепиментов). Иногда вся полость коралла заполнена пузырьками.

У некоторых кораллов появляются **столбики**. Они формировались при утолщении одной или нескольких септ и завивании их в осевой части. Выделяются сложные столбики или **осевые колонны**. В них есть осевая пластинка, а вокруг нее - осевые пузырьки (рисунок 31, Г-Д).

Размножение ругоз осуществлялось чередованием полового и бесполого поколений. Формирование полового поколения, как предполагают ученые, начиналось с яйцевидных клеток. Слияние этих клеток приводило к образованию

личинок - **планул**. Личинки свободно переносились водой и широко распространялись в палеозойских морях. После прикрепления личинка превращалась в полип, который размножался бесполом путем - делением или почкованием.

Изучение онтогенетического развития одиночных кораллов показало, что на начальных и конечных стадиях роста они резко отличаются по внутреннему строению. Изучение онтогенеза ругоз подтверждает один из основных законов биологии - **закон рекапитуляции признаков**: на ранних стадиях признаки предков повторяются в индивидуальном развитии потомков. Новые родовые и видовые признаки у одиночных кораллов появляются только на взрослых стадиях.

### **Историческое развитие**

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

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

К концу ордовика уже существовали ругозы с отчетливыми септами и днищами. Параллельно с одиночными в ордовике существовали и колониальные кораллы.

Силур и девон время расцвета ругоз. В карбоне и перми развивались как одиночные, так и колониальные формы, появились кораллы со столбиками и осевыми колоннами.

Четырехлучевые кораллы вымерли в конце палеозоя, в мезозое появились шестилучевые кораллы.

## **Экология и тафономия**

Тетракораллы всегда встречаются в морских отложениях - это были обитатели открытых морей с нормальной соленостью. Ругозы были стеногалинными формами, но хорошо переносили колебания температуры. Почти все тетракораллы вели прикрепленный образ жизни, но некоторые существовали так только на молодых стадиях. Вырастая, они обламывались и развивались далее, лежа на дне. Тетракораллы часто испытывали перемещения после смерти - они бывают погребены в перевернутом или окатанном виде. Тетракораллы участвовали в образовании рифогенных построек.

## **Биологическое и геологическое значение**

Изучение онтогенеза ругоз позволило выявить родственные связи отдельных родов. Большой интерес вызывает колониальность ругоз. Считается, что тетракораллы не образуют настоящих колоний - в колониях ругоз отсутствуют элементы соединения. Не исключено, что колониальность ругоз возникала только в определенных условиях или на определенных стадиях развития.

Ругозы широко используются при определении возраста (многие их виды существовали краткое геологическое время и были широко распространены). Успешно используются они и в палеогеографических целях - установление границ ископаемых морских бассейнов, их глубины, солености, соединения или разобщенности.

В нашей стране изучением ругоз занимались Е.Д. Добролюбова, Н.Я. Спасский и многие другие исследователи.

## **Подкласс *Nehacoralla*. Шестилучевые кораллы**

Гексакораллы, одиночные и колониальные, известны с мезозоя по настоящее время.

В отличие от *Tetracoralla*, количество септ у *Nehacoralla* кратно 6. Главные 6 септ образуют камеры, в которых размещаются группы органов.

Септы слагаются **склеродермитами** или радиально-лучистыми агрегатами органогенной извести с темными центрами кальцификации. Структура септ-родовой

и видовой признак. В результате закручивания септ в осевой части коралла формируются особые структуры - **колумеллы**.

### **Историческое развитие**

Древнейшие шестилучевые кораллы известны из отложений среднего триаса, достаточно точно идентифицированы в позднем триасе. Ранне- и среднеюрские кораллы близки к триасовым. Поздняя юра (J<sub>3</sub>) является временем мощного рифообразования и обновления состава гексакораллов. В начале мелового периода рифообразование было незначительным, в позднем мелу оно усилилось. Кайнозойские гексакораллы изучены слабо.

### **Экология и тафономия**

Гексакораллы обитают в основном до глубины 90 м. Нерифостроящие кораллы расселяются в широком интервале глубин от 90 до 5 800 м. Наибольшей численности и разнообразия они достигают на глубинах 180-550 м. Для рифостроящих кораллов оптимальной является температура от +25 °С до +29 °С, выживают они и при t +18,5 °С. Гексакораллы способны переносить колебания солености в пределах от 27% до 40 %.

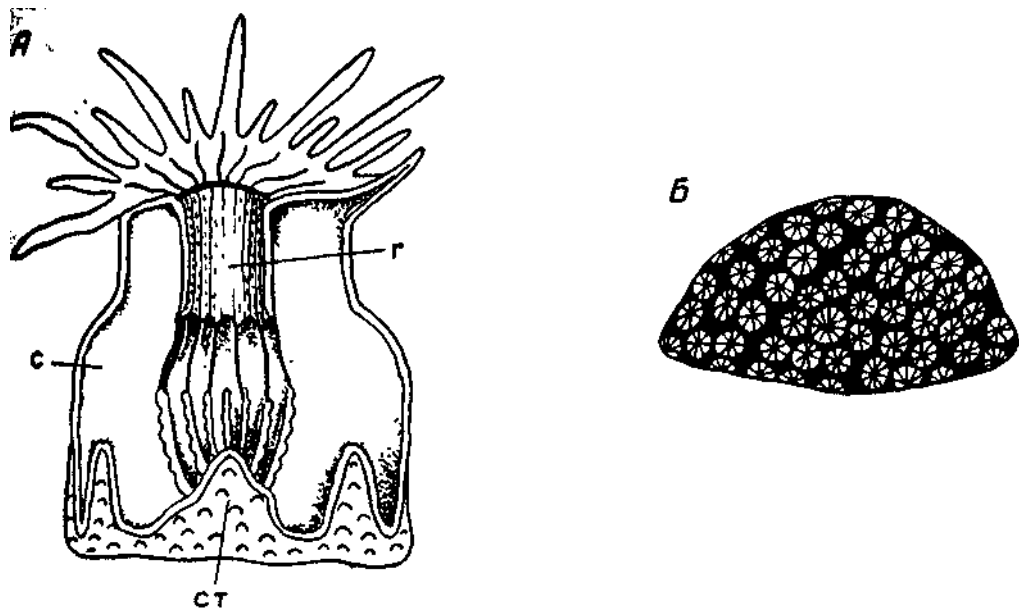
При понижении уровня воды при отливах кораллы могут некоторое время пребывать на воздухе. Интенсивное солнечное освещение является условием роста мощных коралловых рифов, нерифостроящие кораллы могут развиваться и в полной темноте.

### **Геологическое значение**

Гексакораллы хорошие индикаторы условий бассейна, что особенно важно при изучении рифогенных толщ. Кроме того, гексакораллы используются для определения возраста (триасовые и юрские отложения).

### **Подкласс *Octocoralla* Восьмилучевые кораллы**

В состав подкласса входят кораллы, полипы которых имеют 8 широких бахромчатых щупалец, окружающих рот. Полость тела полипа делится радиальными перегородками на 8 камер. Простейшей формой скелета являются отдельные **склеродермиты**, соединяющиеся друг с другом известковым или роговым цементом.



с- септа; г - глотка; ст - столбик

Рисунок 32- Внутреннее строение, скелет (А) и внешний вид колонии (Б) шестилучевых кораллов

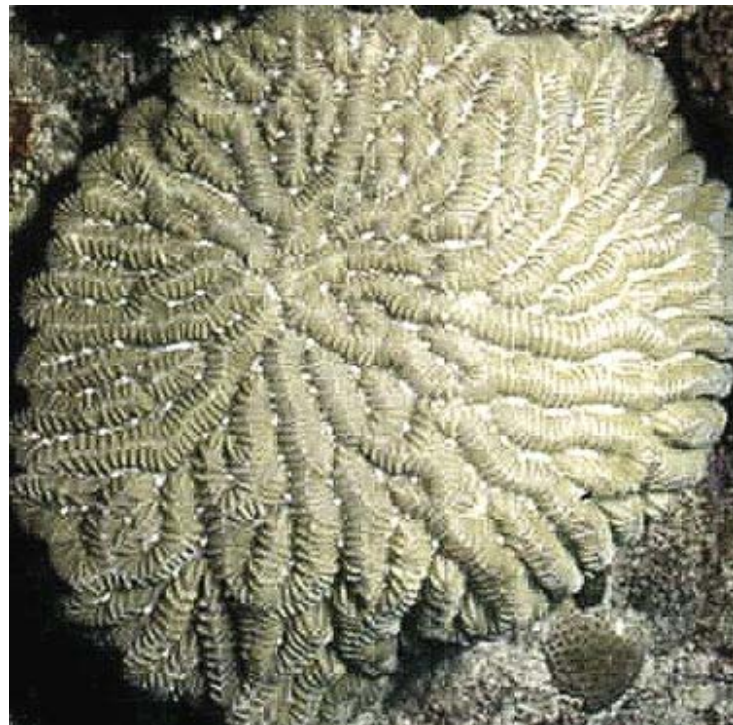
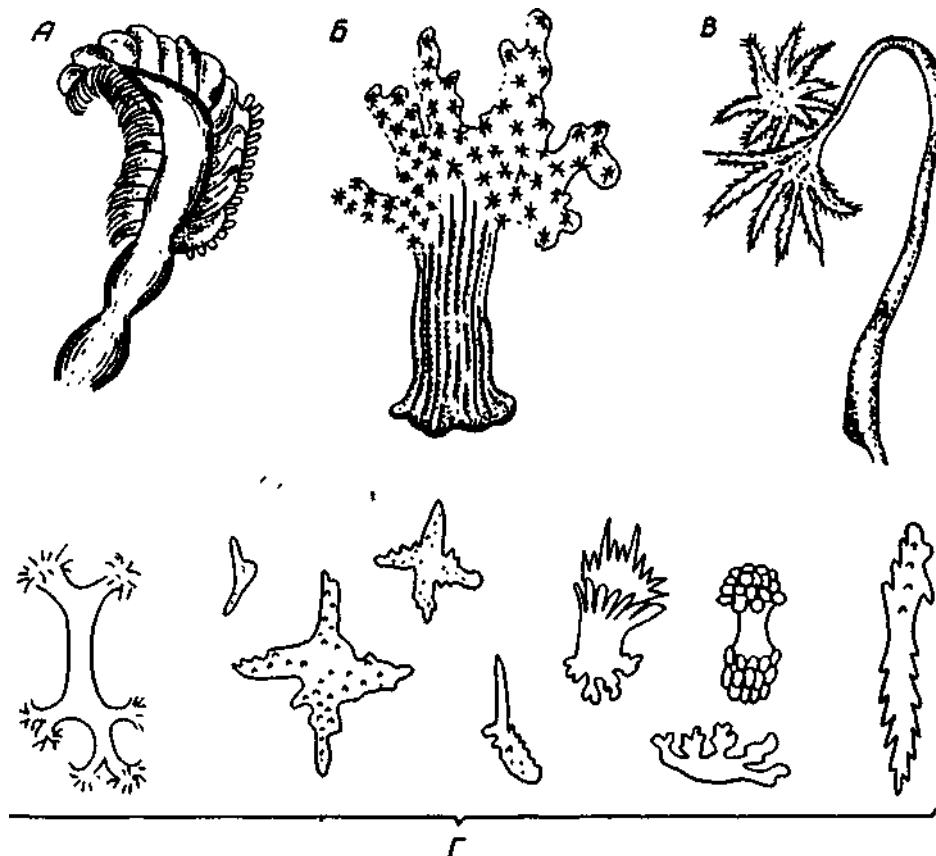


Рисунок 33 - Кайнозойский шестилучевой коралл Meandrina



Кораллы: А - Pennatula, Б - Alcyonium, В - Umbellula

Рисунок 34- Общий вид (А-В) и различные формы склеродермитов (Г) современных восьмилучевых кораллов

Обитают *Otocoralla* в морях на значительных глубинах.

Из современных форм наиболее известны альционарии (*Alcyonaria*). В ископаемом состоянии они встречаются редко в виде изолированных склеродермитов и трубочек в нижнем триасе, юре, мелу, кайнозойских и современных отложениях.

### Методика изучения ископаемых *Anthozoa*

Изучение скелета *Anthozoa* подразделяется на определение внутренних и внешних признаков. Исследование внешней поверхности полипняка позволяет установить характер чашечки кораллитов, эпитеки колонии, способ вегетативного размножения. Большое внимание следует обращать на выветрелые полипняки. При изучении их с помощью лупы или бинокулярного микроскопа можно обнаружить детали строения, которые не видны в шлифах.

Внутреннее строение кораллитов изучают в ориентированных шлифах (перпендикулярно оси кораллита и вдоль нее). Толщина шлифов 0,3 - 0,4 мм. Для изучения онтогенеза изготавливаются серии поперечных шлифов. При исследовании колоний шлифы рекомендуется делать из различных их участков. Для детального изучения микроструктуры септ, стенок кораллитов используются электронно-микроскопические методы.

Среди отечественных исследователей Anthozoa следует назвать Л.Ш. Давиташвили, Е.В. Краснова, Е.Н. Кузьмичеву.

### **Класс Hydrozoa Гидроидные полипы**

В отличие от представителей Anthozoa гидроидные полипы не имеют септальных образований. Класс Hydrozoa объединяет многочисленные и разнообразные современные и ископаемые организмы. Рассмотрим подкласс Stromatororata и группу Chaetetida.

### **Подкласс Stromatororata Строматопораты**

Подкласс включает палеозойские и мезозойские формы, обладающие наружным известковым скелетом - **ценостеумом**. Ценостеум продуцируется единой колониальной особью - **ценосарком**. Ценосарк отпочковывает отдельные зооиды, которые мало изолированы друг от друга и от ценосарка.

Ценостеум может быть сформирован различными элементами - инфлекссионными, цистозными, горизонтальными и вертикальными. Инфлекссионные - трудно провести границу между горизонтальным и вертикальным направлениями, хотя они и выделяются, т.е. есть слабая дифференциация.

У цистозных такая дифференциация отсутствует.

Распространение строматопорат - ордовик-мел.

Самые древние - ордовикские - строматопораты образуются пузеревидными выпуклыми пластинками, которые называют **цистами**. В позднем ордовике появляются инфлекссионные **элементы**, которые сохраняются до позднего девона и раннего карбона. К инфлекссионным элементам относятся ламины, дентикулы, столбики, ценностелы и астроризы.

Ламины - основные горизонтальные элементы строматопорат. К вертикальным элементам относятся дентикулы, столбики и ценостелы.

Дентикулы - короткие конические выступы на поверхности цист, покрывающие всю их поверхность.

Столбики - наиболее обычные вертикальные элементы. Их рост периодически приостанавливался при образовании новой вышележащей ламины. При возобновлении роста столбики либо росли в прежнем направлении, либо меняли его (сепаратные столбики). **Ценостелы** - вертикальные элементы, плотно слившиеся друг с другом, в результате возникает сложно изогнутая стенка (рисунок 35, Ж).

Астроризы - это система звездообразно сгруппированных ветвящихся каналов, располагающихся на поверхности горизонтальных элементов ценостеума.

Предполагается, что астроризы были местами обитания зооидов.

Особенности строматопорат:

ценостеум формируется как зооидами, обитавшими в астроризах, так и ценосарком, находящимся вне астрориз.

Палеозойские формы строматопорат обитали в условиях морского мелководья, участвовали в создании рифогенных построек.

Мезозойские строматопораты изучены слабо.

Изучаются Hydrozoa по внешним признакам ценностеума и в шлифах.

Существенный вклад в их изучение внесли В.Н. Рябинин и В.И. Яворский.

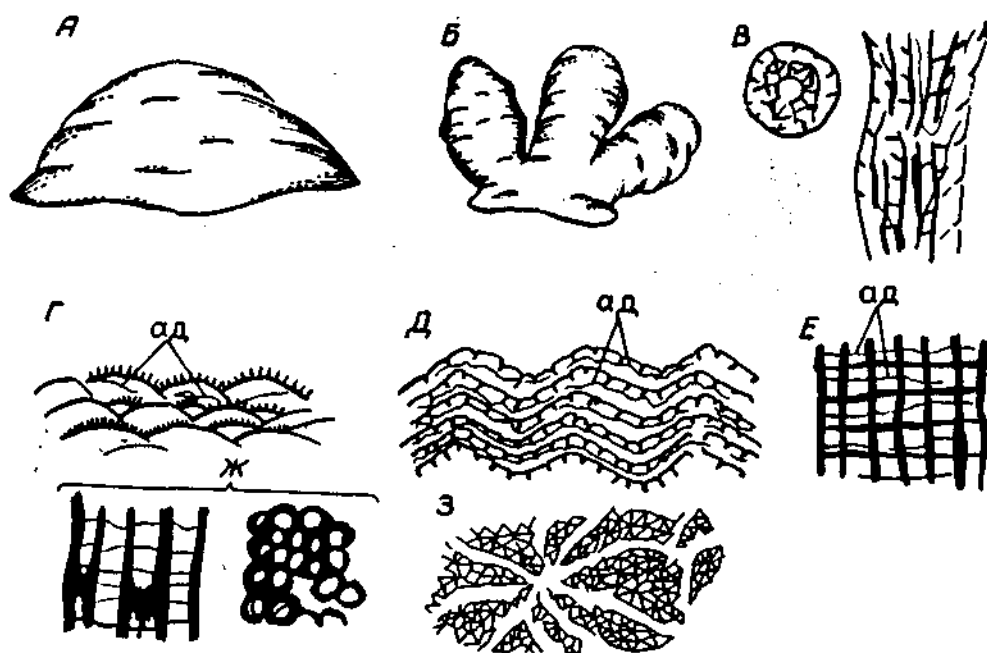
### **Группа Chaetetida** Хететиды

В состав группы входят исключительно колониальные формы. Колонии состоят из многочисленных полигональных, округлых или меандрических кораллитов. Элементы соединения (поры, соединительные трубки) отсутствуют, имеются днища (рисунок 33).

Размножение вегетативное, путем деления, осуществляется при помощи псевдосептальных выступов. Выступы возникают в местах «пережима» стенки материнского кораллита (рисунок 34). В процессе роста псевдосептальный выступ превращается в стенку, делящую кораллит пополам. Деление в пределах колонии

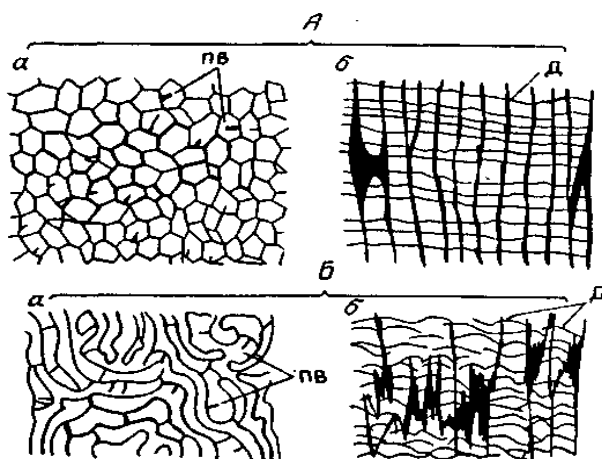


неравномерно, есть активные и неактивные участки. По экологии и тафономии хететиды не отличаются от других кишечнополостных - это обитатели открытого мелкого моря, участвуют в образовании рифогенных построек.



А – близкая к полусферической; Б – дендроидная; В – субцилиндрическая; Г – цисты и дендриты; Д – инфлексионные элементы; Ж – ценостеллы; Е – столбики и ламины; З – астрориза; ад – астроризальные днища.

Рисунок 35 - Формы ценостеумов (А-В) и особенности внутреннего строения стромопорат.



А – chaetetes tenuiradiata: а – поперечное сечение; б – продольное сечение; пв – псевдосептальные выступы; д – днища. Б – chaetetipora abrustiformis: а – поперечное сечение; б – продольное сечение.

Рисунок 36 - Строение некоторых хететид.

Самые древние хететиды найдены в ордовикских отложениях северо-востока России и севера Канады. Достоверные силурийские формы неизвестны. Редкие хететиды определены в девонских породах. Временем расцвета хететид были карбон и пермь. В конце триаса и до конца мезозоя они вновь широко распространены, однако мезозойские формы хететид изучены слабо. Исследуются хететиды теми же методами, что и другие кишечнополостные.



Рисунок 37 - Коралловые рифы

Коралловые рифы формируются на мелководьях вокруг островов. В случае опускания суши из такого "барьерного рифа" образуется коралловый остров - атолл.

### 6.3 Тип *Arthropoda* Членистоногие

Тело представителей типа состоит из отдельных сегментов, несущих парные **членистые** конечности.

Скелет образован покровной **кутикулой**, состоящей из хитина. У форм, ведущих водный образ жизни, хитин пропитан кальциевыми солями и скелет более прочный.

Количество сегментов тела от 2 до 180, степень сегментации неодинакова. Сегменты объединяются в комплексы. Одним из комплексов является хорошо

обособленная голова - **просома**. Сегменты головы выделяются по глазам, антеннам, челюстям.

Конечности состоят из члеников, иногда ветвящихся.

Сегментация тела выражена и в расположении внутренних органов. Нервная система состоит из парных нервных узлов, расположенных на брюшной стороне тела в каждом сегменте. Парные узлы сближаются и сливаются в **ганглии**, которые соединяются парными нервными стволами.

Сердечно-сосудистая система почти замкнута.

Дыхание осуществляется посредством жабр, а у наземных форм - трахей.

Животные раздельнополые.

Панцирь (наружный покров или скелет) периодически сбрасывается, т.е. животные линяют. Процесс линьки болезнен и опасен, т.к. животное становится уязвимым для врагов.

Тип распространен от венда до ныне.

### 6.3.1 Надкласс Trilobitomorpha Трилобитообразные

#### 6.3.1.1 Класс Trilobita. Трилобиты

Трилобиты - вымершие морские палеозойские животные. Тело овально-удлиненной формы, от 2 до 10 см длиной. Со спинной стороны покрыто твердым панцирем (спинным щитом). Панцирь в поперечном и продольном направлениях расчленяется на 3 части. На брюшной стороне находится окруженный губами рот и 5 пар конечностей. Развитие начинается от личинки и совершается путем последовательных превращений, сопровождаемых линькой.

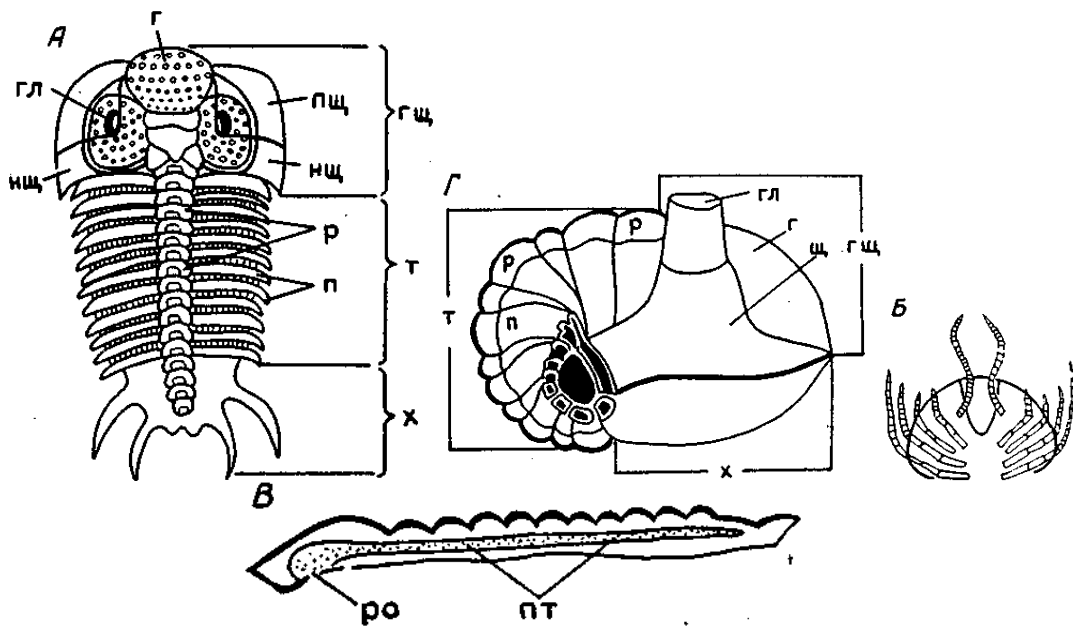
#### **Строение панциря**

Панцирь состоит из хитина, пропитанного углекислой или фосфорнокислой известью. Он бывает гладкий и скульптурированный. Толщина его ~ 1 мм. Форма спинного щита удлиненно-овальная. Он разделен вдоль на 3 части или лопасти. Средняя часть более выпуклая, это осевая часть или **рахис**.



Рисунок 38 - Трилобит вид сверху

Более плоские боковые части называются боками или плеврами (рисунок 39). Панцирь делится и в поперечном направлении, при этом различают **головной щит** или **цефалон**, туловищный или **торакс** и хвостовой или **пигидий**. Обычно головной щит больше хвостового (рисунок 39).



А – вид со спинной стороны: гщ – головной щит, т – глабель, пщ – подвижные, нщ – неподвижные щеки, гл – глаза, т – туловище, р – рахис, п – плевры, х – хвостовой щит. Б – вид головного щита с брюшной стороны. В – продольное сечение трилобита: ро – ротовое отверстие, пт – пищеварительный тракт. Г – пандеровы органы(черное) у свернувшегося трилобита: щ – щека.

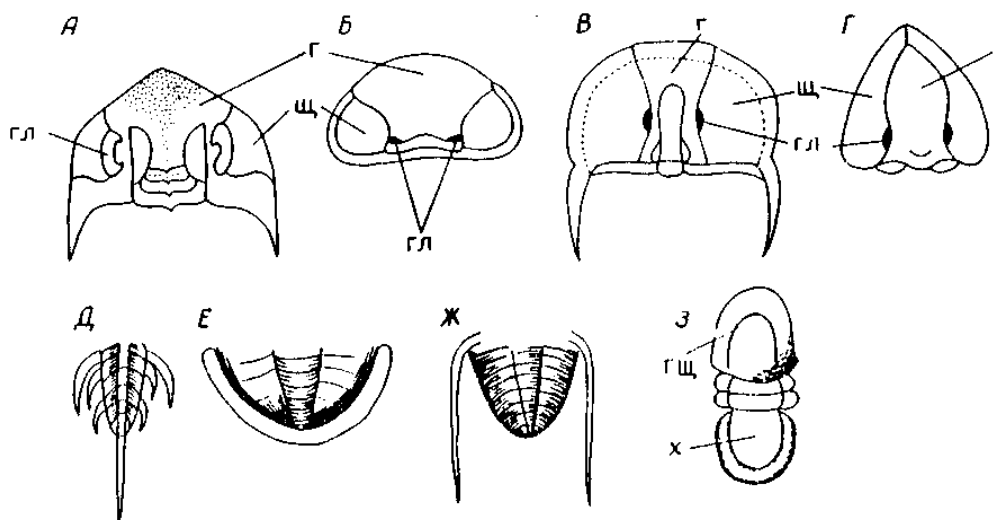
Рисунок 39- Схема строения панциря (А) и элементы строения (Б-Г) трилобита.

На головном щите расположены глаза, прикрытые глазными крышками. Вместе они образуют глазной бугор. Глаза трилобитов сложные, состоят из разного числа линз. На головном щите находятся и чувствительные щетинки - органы осязания. Туловище трилобитов - торакс - состоит из сегментов, подвижно сочлененных друг с другом. В каждом из сегментов различаются 3 части - рахис и две плевры.



Рисунок 40 – Глабель Трилобита

Хвостовой щит - пигидий - более или менее выпуклая пластина, состоящая из слившихся сегментов. Пигидий также поделен на 3 части - рахис и две плевры. Пигидий древних трилобитов иногда представлен заостренным шипом.

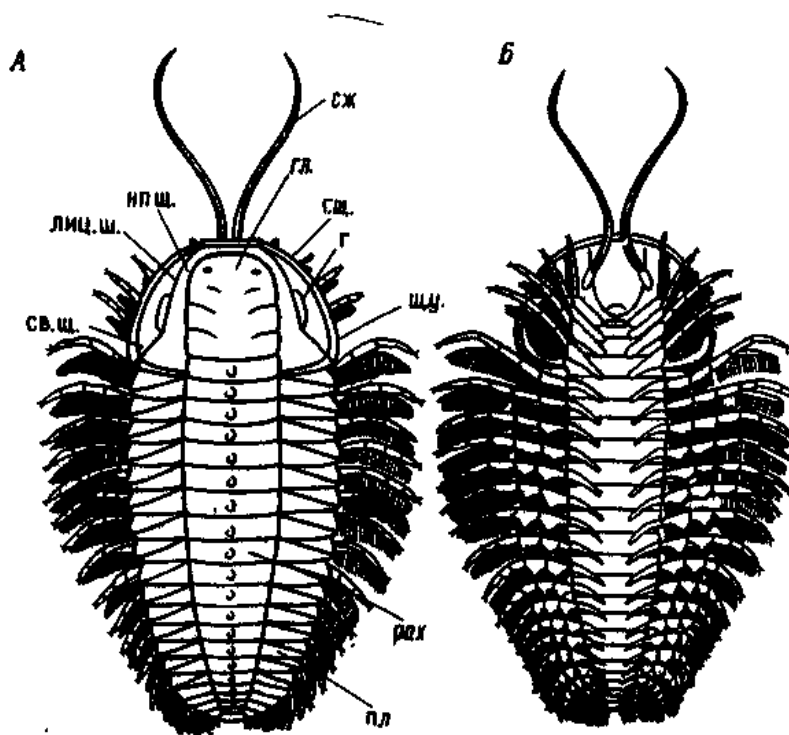


г – глабель; щ – щеки; гл – глаза; гщ – головной щит; х – хвостовой щит.

Рисунок 41- Разнообразные формы головных и хвостовых щитов у представителей Polimera (А-Ж) и Miomera (З).

Панцирь (спинной щит) закрывая неприкрытую брюшную сторону. Трилобиты могли сворачиваться благодаря наличию **пандеровых** органов. Это диагональные валики или бугорки со щелевидными отверстиями.

Трилобиты - раздельнополые животные.



А — вид со спинной стороны, Б - вид с брюшной стороны; сж - сяжки (антенны), гл — глабелла, г.щ. — головной щит, г — глаз, щ.у. — щечный угол, нп.щ. — неподвижная щека, лиц.щ. — лицевой шов, св.щ. — свободная подвижная щека, рах — рахис (segment осевой части панциря), пл — плевры (боковые части панциря)

Рисунок 42 - Схема строения трилобита, род *Triathus*



а - переднещечный, б - заднещечный, в — угловощечный

Рисунок 43- Лицевые швы трилобитов

## **Экология и тафономия**

Трилобиты - вымершая группа членистоногих, поэтому особенности их жизни мы не можем представить достаточно достоверно. Их панцири встречаются только в морских терригенно-карбонатных породах - известняках, мергелях, сланцах. Большинство трилобитов обитало, по-видимому, на мельководье. Это были подвижные - ползающие или плавающие бентосные животные (у них уплощенная форма тела, незащищенная брюшная сторона).

Личинки трилобитов входили в состав планктона и широко расселялись в древних морях. Остатки трилобитов встречаются в виде частей панциря, обычно это головные и хвостовые щиты.

## **Геологическое значение**

Обилие, разнообразие и быстрая изменчивость трилобитов позволяют использовать их для определения возраста. Особенно многочисленны и разнообразны трилобиты в кембрийских отложениях (кембрийские синие члены в Саблино под С-Петербургом). При обилии остатков панцирей трилобиты могут быть породообразующими. Начиная с силура количество трилобитов сокращается и к концу PZ они окончательно вымирают.

Трилобиты являются древнейшими членистоногими, поэтому их изучение важно для познания эволюции типа.

## **Методика изучения**

Остатки трилобитов чаще всего представляют собой внутренние ядра или отпечатки с панцирем или без него. Панцирь редко сохраняется целым, он распадается по линиям подвижного сочленения. Остатки щитов встречаются на поверхности напластования пород. При препарировании необходимо сохранять внешнюю поверхность панциря, которая затем исследуется под микроскопом. Свернутые трилобиты последовательно пришлифовываются. В процессе определения выясняются мельчайшие детали строения щитов, существует более 100 терминов для их характеристики.

## **История изучения**

Первые описания и изображения трилобитов известны с конца 18 века. Первые научные исследования принадлежат К. Линнею (1745 г.). Большой вклад в изучение трилобитов внесли отечественные ученые Э.Эйхвальд, Ф. Шмидт, Н.Е. Чернышова, З.А. Максимова, Н.В. Покровская и др.

## **Классификация трилобитов**

**Подкласс Miomera** (малочленистые) - мелкие (до 20 мм) трилобиты с 2 или 3 сегментами туловища цефалон и пigidий сходны по размерам и по форме. Распространение - кембрий - ордовик. Характерным представителем является отряд **Agnostida** (агностиды). Это миомеры с 2 туловищными сегментами, глаза и лицевые швы отсутствуют. Типичный представитель - род **Agnostus** (поздний кембрий).

**Подкласс Polymera** (полимеры или многочленистые). Размеры различные. Панцирь с 5 и более туловищными сегментами. Распространение - кембрий - пермь. Подкласс разделен на 7 отрядов. Характерные представители: род **Paradoxides** (средний кембрий), **Asaphus** (средний ордовик), **Phillipsia** (карбон-пермь).

## **Надкласс Crustaceomorpha. Крустацеоморфы.**

Представители надкласса - исключительно водные животные. Голова их несет 5 пар конечностей и состоит из 2, реже 3-х разделов. Конечности двуветвистые. Распространение - палеозой-ныне.

### **Вопросы и задания для самопроверки:**

- 1. Дайте общую характеристику трилобитообразных.*
- 2. Каково геологическое значение трилобитов?*

## **6.4 Тип Brachiopoda Брахиоподы (Плеченогие)**

Брахиоподы – морские одиночные, двусторонне-симметричные животные, ведущие бентосный, прикрепленный образ жизни.



Мягкое тело животных заключено в двустворчатую раковину и окружено оболочкой-мантией. Плоскость симметрии делит каждую створку раковины пополам.

Внутренняя полость раковины также делится на две части мягкой перегородкой. В задней трети раковины расположен висцеральный мешок, в котором находятся почти все внутренние органы. В мантийной полости располагается лофофор – мясистый орган в виде двух конических спиралей, усаженных щупальцами. Лофофор служит для дыхания, захвата пищи и вывода неусвоенных продуктов.

Раковина выделяется наружным эпителием мантии и состоит из брюшной и спинной створок. По составу раковины бывают хитиново-фосфатными и известковыми. Размножаются брахиоподы половым путем. Известно около 30000 видов ископаемых брахиопод. Современные брахиоподы представляют, по-видимому, реликтовую группу и охарактеризованы 260 видами.

### **История изучения**

Впервые название Brachiopoda было предложено французским палеонтологом Ж.А. Дюмерилем в 1806 году. Анатомическое изучение современных брахиопод проведено в конце 19 века. К концу 19 века появилась современная классификация брахиопод. В 20 веке появились работы по этапности развития, экологии, тафономии брахиопод. Этой группе животных придается большое стратиграфическое значение. Исследованиями брахиопод занимались и занимаются более 1000 палеонтологов. Можно назвать таких ученых как Д.В.Наливкин, М.П. Ржосницкая, А.П.Тяжева, Т.Г.Сарычева, Б.К.Лихарев, В.П. Макридин. В нашей области многие годы занималась изучением брахиопод Степанова Г.П.

### **Общая характеристика и морфология**

Вне раковины у некоторых брахиопод находится **ножка**, с помощью которой они прикрепляются ко дну. Мантия, которая окружает мягкое тело и лофофор, при открытой раковине также выступает за ее пределы.

Ножка прикрепляется к брюшной (вентральной) створке. Рост раковины начинается от той ее части, где размещается мягкое тело и где выходит ножка. Это висцеральная, задняя часть. Мускулы брахиопод, служащие для открывания и закрывания створок, движения ножки и других целей прикрепляются окончаниями к внутренней поверхности створок следы прикрепления наблюдаются в висцеральных полостях раковины в виде отпечатков.

Лофофор, расположенный в мантийной полости, поддерживается известковым скелетом – брахиальным («ручным») аппаратом или аппаратом ручной поддержки. Различные типы строения ручного аппарата приведены на рисунке 44.

Часть створок, откуда начинается их рост, называется **макушками**. Чтобы установить брюшную и спинную створки, раковину поворачивают боком, макушкой кверху. Та створка, макушка которой возвышается над соседней, является брюшной.

Форма раковин брахиопод весьма разнообразна. Различают раковины плоско- и двояковыпуклые, выпукло-плоские, выпукло-вогнутые (первое слово указывает на характер спинной, а второе – брюшной створки).

Встречаются коленчато – изогнутые раковины.

Под макушками располагается **замочный** край, противоположный ему край раковины называется передним. Боковые ограничения раковины называются боковыми краями.

Характерной особенностью раковин брахиопод является наличие на брюшной створке углубления – **синуса**, идущего от макушки к переднему краю. На спинной створке синусу соответствует поднятие-**седло**. Есть роды, у которых синус и седло меняются местами или синусы имеются на обеих створках.

Под макушками обеих створок у некоторых раковин имеются площадки или **ареи**. Они лучше выражены на брюшных створках и бывают треугольными или прямоугольными. Очень низкие ареи называются линейными.

Ножка для прикрепления раковины выходит из-под макушки брюшной створки через отверстие, форма которого меняется. Круглое отверстие называется **форменом**, треугольное – **дельтириумом**.

Двусторонняя симметрия раковин брахиопод иногда нарушается (результат образа жизни) и они становятся асимметричными.

Размеры раковин в среднем 3-7 см, но иногда они достигают и более крупных размеров.

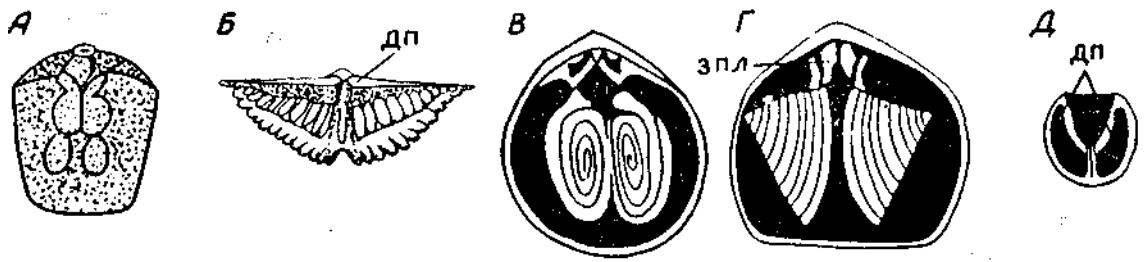
По составу раковины, как уже отмечалось, бывают хитиново-фосфатными (класс Inarticulata) и известковыми (класс Articulata). Известковые раковины могут быть сплошными, пористыми и ложнопористыми. На поверхности створок раковин брахиопод отличаются концентрические линии нарастания кроме них на створках есть ребра, складки, морщины обычно радиального направления. Нередко скульптура створок дополняется **шипами** и **иглами**.

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

Внутреннее строение раковин брахиопод имеет ряд особенностей, которые учитываются при классификации. Створки замковых брахиопод (класс Articulata) соединяются посредством замочного аппарата или **замка**. Замок состоит (рисунок 40) из двух зубов, расположенных всегда на брюшной створке симметрично по отношению к дельтириуму. На спинной створке находятся две зубные ямки, в которые входят зубы. Иногда вместо зубов на брюшной створке находятся зубные пластины. Они могут срастаться, образуя **спондилиум**.

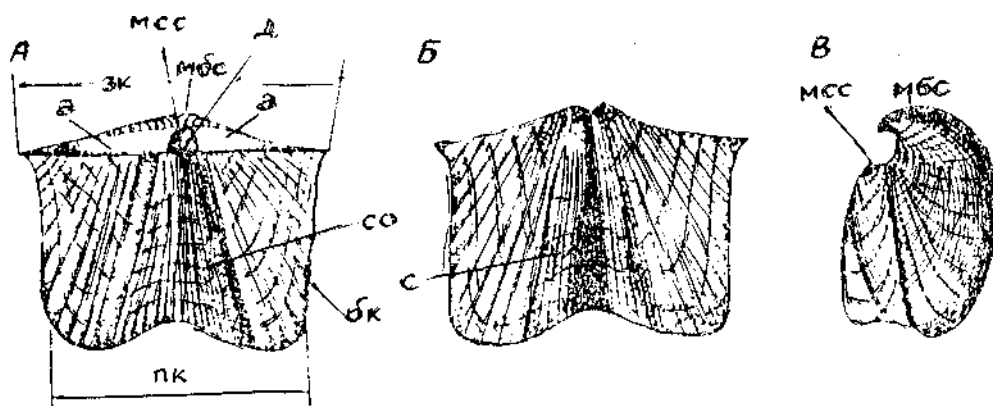
Сложное строение мускульной системы наблюдается у беззамковых брахиопод (класс Inarticulata). Мускулы не только открывают и закрывают створки, но и обеспечивают их скольжение относительно друг друга.

Важным признаком для характеристики брахиопод является строение ручного аппарата, у беззамковых брахиопод он редко сохраняется в ископаемом состоянии, а у замковых – бывает в виде петли или различным образом ориентированных спиральных конусов.



А – сложная петля, прикрепляющаяся к срединной перегородке (род *Magellania*); Б-Г – спиральные конусы с осями, лежащими в разделяющей плоскости (Б – семейство *Spireferidae*; дп – дельтиральные пластинки), перпендикулярные брюшной створке (В – род *Атрыра*) и направленными к бокам раковины (Г – род *Athryris*; зпл – зубные пластинки); Д – сросшиеся зубные пластинки *Pentamerida*, образующие спондилиум.

Рисунок 44 - Различные типы строения ручного аппарата брахиопод (А-Г) и элементы замка (Д) у замковых брахиопод



А-В – виды со стороны спинной (А), брюшной (Б) створок и виды сбоку (В): мсс и мбс – макушки спинной и брюшной створок, д – дельтуриум, а – ара, со – седло, с – синус, бк, пк и зк – соответственно боковой, передний и замочный края. На створках видны продольные ребра и концентрические линии нарастания.

Рисунок. 45- Основные признаки строения раковин брахиопод на примере рода *Cyrtospirifer*

### Историческое развитие

Историческое развитие плеченогих начинается в раннем кембрии. Существовали и замковые и беззамковые группы. Бедность в целом родового и видового состава беззамковых связана с медленной их эволюцией. Эволюция

замковых брахиопод протекала достаточно быстро. Появившись в раннем кембрии замковые пережили расцвет в течение ордовика, силура, девона и карбона. Обилие родов и видов, а также семейств замковых брахиопод могло быть связано с благоприятными физико-химическими условиями морей, где они обитали. Похолодание в конце палеозоя и сокращение площади морей вызвали вымирание большинства плеченогих.

В мезозое произошло обновление брахиопод. Широко распространились ринхонеллиды и теребратулиды. В настоящее время представители этих отрядов вместе с беззамковыми формами составляют реликтовую фауну. В бентосе Мирового океана, начиная с мезозоя, брахиоподы вытесняются моллюсками, достигшими расцвета в кайнозое.

### **Геологическое значение**

Брахиоподы имеют большое значение для установления относительного возраста горных пород. Многие роды плеченогих широко распространены, но существовали в сравнительно ограниченное геологическое время. К таким родам относятся *Conchidium*, *Atrypa*, *Productus* и др.

Брахиоподы используются и для палеогеографических реконструкций. Присутствие брахиопод всегда указывает на морской генезис отложений.

Из ныне живущих форм только некоторые беззамковые могут выносить опреснение морской воды.

Брахиоподы с крупными толстыми створками обитали в теплых водах на прибрежном мелководье. Толщина стенок связана также с подвижностью вод (течение, прибой и т.д.). В настоящее время брахиоподы в основном живут в теплых морях, хотя отдельные роды существуют в арктических широтах, на больших глубинах.

Иногда брахиоподы могут быть породообразующими – их скопления в виде целых раковин, отдельных створок и обломков створок переполняют породу.

Брахиоподы, обладающие известковой раковиной, накапливают известь в осадках морского бассейна. Скопление фосфатнохитиновых раковин некоторых

Inarticulata (род *Obolus*) обогащает породу фосфором, в дальнейшем здесь могут образоваться фосфориты.

### **Методика изучения**

Брахиоподы наиболее многочисленны и разнообразны в рифогенных толщах. Рифы – наилучшая среда полного сохранения раковин брахиопод. В песчаниках известковые раковины выщелачиваются и от брахиопод остаются только внутренние ядра и отпечатки.

Из вмещающей породы раковина извлекаются в полевых условиях с помощью геологического молотка и набора зубил.

Для выявления более тонких деталей строения (ареи, дельтириума) в камеральных условиях используют более тонкие инструменты, вплоть до бормашины.

Для всестороннего изучения брахиопод и их точного определения необходимо иметь максимально возможное количество экземпляров раковин различного возраста, а также отпечатки раковин, внутренние ядра.

Для изучения внутреннего строения изготавливают серию пришлифовок в примакушечной части раковины. Перед изготовлением пришлифовок желательно сделать гипсовый слепок изучаемого экземпляра, чтобы сохранить его внешний вид. Пришлифовывание начинается от макушки и продолжается к переднему краю раковины, т.о. экземпляр разрушается. Вместо раковины палеонтолог имеет серию отпечатков на пленке, на которых видны все детали внутреннего строения.

Для получения отпечатков на пленке пришлифованную поверхность протравливают в течение 10 минут раствором соляной кислоты, потом промывают и сушат. В результате травления поверхность становится рельефной. На нее наносят равномерно несколько капель ацетона, затем прижимают к поверхности ацетатную пленку (можно использовать отмытую от эмульсии кино- и фотопленку). Через 5-10 минут на пленке фиксируется отпечаток пришлифованной поверхности. Метод последовательных пришлифовок является сейчас основным при изучении внутреннего строения брахиопод.

## **Классификация брахиопод**

В процессе почти 200-летнего изучения брахиопод предлагались различные классификации. Согласно выбранной нами классификации тип брахиоподы подразделяется на классы *Inarticulata* (беззамковые) и *Articulata* (замковые).

### **Класс *Inarticulata***

Раковины хитиново-фосфатные, реже известковые. Соединение створок при помощи хорошо развитой мускульной системы. Лофофор без скелетных образований и в ископаемом состоянии сохраняется редко. Ножка формируется брюшной частью мантии, и ее длина нередко в несколько раз превышает длину раковины.

Распространение - ранний кембрий - ныне. Характерные представители класса - роды *Obolus* (ордовик), *Crania* (мел-ныне), *Lingula* (ордовик-ныне).

### **Класс *Articulata***

Раковины известковые. Створки с замковым соединением. Лофофор со скелетными образованиями. Ножка прикрепляется к обеим створкам. Наиболее характерными отрядами являются: *Orthida*, *Pentamerida*, *Strophominida*, *Productida*, *Rhynchonellida*, *Atrypida*, *Spiriferida*, *Terebratulida*.

**Отряд *Orthida*.** Раковины плоско- или двояковыпуклые. Ареи с прямым замочным краем развиты на обеих створках. Ручной аппарат в виде крючков. Зубные пластины срастаются в спондилиум. Наружная поверхность раковин с резкими радиальными ребрами.

Распространение - кембрий - пермь. Характерным представителем является род *Orthis*.

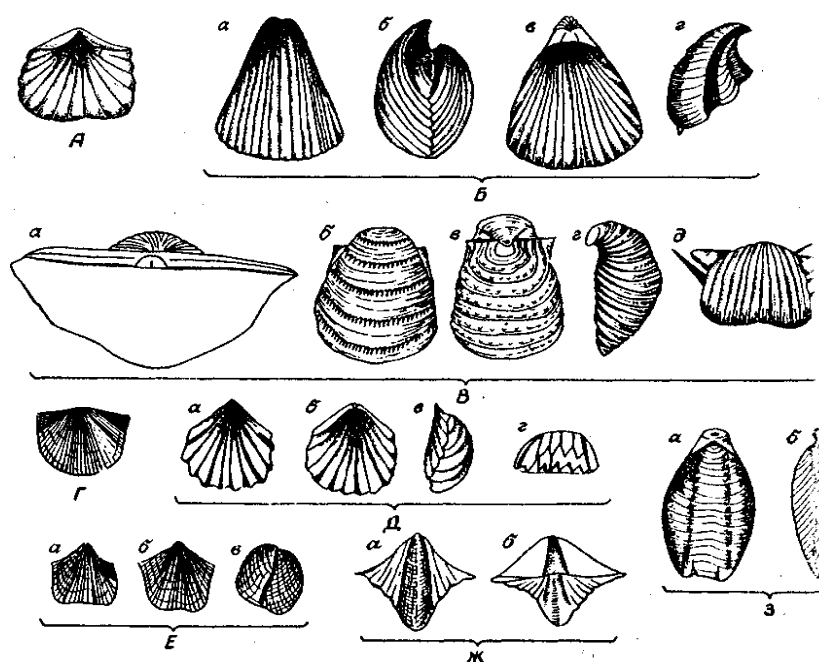
**Отряд *Pentamerida*.** Раковины двояковыпуклые с изогнутым замочным краем. Ручной аппарат - в виде пластин. Зубные пластины сросшиеся (спондилиум). Макушки хорошо выражены на обеих створках. Ареи могут быть также на обеих створках. Имеется дельтириум. Раковины гладкие или в различной степени ребристые.

Распространение - ранний кембрий - поздний девон.

Характерными родами являются *Pentamerus* (ордовик-силур), *Conchidium* (силур), *Conchidiella* (средний девон), *Brooksina* (силур), *Gypidula* (силур-девон).

**Отряд Strophomenida.** Раковины вогнутые, двояковыпуклые, реже выпукло-вогнутые, с прямым замочным краем. На брюшной створке находятся зубы и зубные пластины. Ручной аппарат не сохраняется. Ареи наблюдаются на обеих створках. Поверхность створок покрыта ребрами.

Распространение - ордовик. К характерным родам относятся *Strophomena* (средний-поздний ордовик) и *Stropheodonta* (ордовик-девон).



А – *Orthida*, род *Orthis* – вид с внутренней стороны брюшной створки; Б – *Pentamerida*, род *Conchidium*: а-в – вид со стороны брюшной створки (а), сбоку (б) и со стороны спинной створки (в), г – раскол раковины по зубной пластине; В – *Productida*: а – род *Productus* (брюшная створка с внутренней стороны), б-д – род *Echinonchus*, б-в – брюшная створка с внешней (б) и внутренней (в) стороны, г – вид сбоку, д – брюшная створка с иглами; Г – *Strophomenida*, род *Strophomena*, вид со стороны брюшной створки; Д – род *Samarotoechia*, вид со стороны переднего края (г); Е – род *Atrypa*, вид со стороны брюшной (а), спинной (б) створок, сбоку (в); Ж – род *Spiriferillina*, вид со стороны брюшной (а) и спинной створок (б); З – род *Terebratula*, вид со стороны спинной створки (а) и сбоку (б).

Рисунок 46- Представители основных отрядов замковых брахиопод



**Отряд Rhynchonellida.** Раковины двояковыпуклые или выпукло-плоские с коротким изогнутым замочным краем, обособленной клювовидной макушкой, синусом и седлом. Имеется дельтириум. Ручной аппарат состоит из изогнутых пластинок-крур. Лофофоры спиральные, вершины конусов направлены к переднему краю с уклоном в сторону спинной створки.

Распространение - средний ордовик - ныне. Типичными родами являются *Canarotoechia* (силур-ранний карбон), *Landogia* (поздний девон), *Hypothiridina* (средний и поздний девон), *Pugnax* (девон - пермь), *Rhynchonella* (юра).

**Отряд Productida.** Раковины выгнуто - или плосковыпуклые. Ареи линейные, иногда отсутствуют. В брюшной створке могут быть зубы или зубные пластины. Ручной аппарат отсутствует. Скульптура богатая - ребра, складки, шипы, иглы.

Распространение - силур - пермь. К характерным родам относятся: *Gigantoproductus* (ранний карбон), *Striatifera* (ранний карбон), *Productus* (карбон), *Strophalosia* (поздний, карбон - пермь).

**Отряд Atrypida.** Раковины округленные с изогнутым замочным краем и треугольным дельтириумом. Лофофор - из двух конусообразных спиралей с вершинами, направленными обычно в сторону спинной створки. Створки ребристые, в обеих могут быть зубы. Распространение - средний ордовик - ранний карбон. Характерные роды - *Lissatrypa* (силур), *Atrypa* (силур - девон), *Carinatina* (поздний силур - средний девон), *Karpinskia* (ранний - средний девон), *Samarotoechia* (девон).

**Отряд Spiriferida.** Раковины двояковыпуклые. Ареи брюшной створки различной высоты с дельтириумом. Ареи спинной створки - линейные. На брюшной створке имеются зубы, а на спинной - зубные ямки. Ручной аппарат в виде спирально-свернутых конусов, упирающихся вершинами в замочный край.

Распространение - поздний ордовик - ранняя юра.

Типичные роды - *Spirifer* (силур - пермь), *Choristites* (карбон - пермь), *Spiriferillina* (пермь).

**Отряд Terebratulida.** Раковины двояковыпуклые или выпукло-плоские с коротким изогнутым замочным краем, без ареи. Имеется дельтириум или форамен. Ручной аппарат в виде петли.

Распространение - поздний силур - ныне. Характерные представители рода *Chascothyris* (средний девон), *Stringocephalus* (средний девон), *Terebratula* (юра - ныне).

### **Вопросы и задания для самопроверки**

- 1. Какие признаки строения мягкого тела и раковин позволяют выделить брахиоподы в отдельный тип?*
- 2. Какие морфологические признаки раковины имеют значение для классификации брахиопод?*
- 3. Что такое макушка, синус, седло, ареа, дельтириум, форамен?*
- 4. Какая группа брахиопод имеет важное геологическое (стратиграфическое) значение и почему?*
- 5. Использование находок брахиопод для реконструкции палеобассейнов.*

### **6.5 Тип Mollusca Моллюски или мягкотелые**

Моллюски являются одной из наиболее многочисленных групп высших многоклеточных животных. В настоящее время известно около 100 тысяч современных и ископаемых видов.

Мягкое тело моллюсков не сегментировано у большинства организмов оно состоит из головы, туловища и ноги. Но голова и нога не всегда четко выделяются. На голове имеются: рот, иногда глаза и другие органы чувств. Туловище бывает двусторонне - симметричным или спирально-закрученным. Оно содержит ряд внутренних органов и защищено снаружи раковиной. Вещество для создания раковины выделяется мантией.

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

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

В настоящее время моллюсков делят на 2 подтипа - Amphineura (боконервные) и Conchifera (раковинные).

Представители раковинных наиболее важны для палеонтологии.

Моллюски относятся к очень древним животным - известны с начала кембрия. Они широко распространены во времени и пространстве. Изучение моллюсков играет важную роль для познания эволюции органического мира и для определения возраста пород, содержащих их остатки.

**Подтип Conchifera** включает четыре класса:

1. **Bivalvia (Lamellibranchiata** или **Pelecypoda**). Двустворки (пластинчатожаберные или топорногие).
2. **Scaphopoda** - лопатоногие.
3. **Gastropoda** - брюхоногие
4. **Cecephalopoda** - головоногие.

6.5.1 Подтип Conchifera Класс Bivalvia (Lamellibranchiata или Pelecypoda)

Тело пелеципод двусторонне - симметричное, лишенное головы, покрытое мантией и известковой двустворчатой раковиной. Нога у большинства форм развита хорошо, но у некоторых видов редуцируется.

#### **Строение мягкого тела**

Нога - удлиненное мускулистое образование, находится на брюшной стороне туловища. Нога служит для ползания, закапывания, сверления. Форма ноги килевидная, языкообразная. У некоторых пелеципод нога имеет дисковидную ползательную подошву. Паледиподы, ведущие прикрепленный образ жизни, лишены ноги (роды Mytilus, Ostrea). У пелеципод имеется биссусный аппарат,

который расположен либо в ноге, либо в задней части туловища. **Биссусный аппарат** - это щелевидная полость с довольно крупной железой, выделяющей жидкость, быстро застывающую в воде. При застывании образуются биссусные нити, которыми моллюск прикрепляется к субстрату.

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

Мягкое тело моллюска окружено кожистой оболочкой - **мантией**. У многих пелеципод складки мантии, подходя к краю раковины, плотно прилегают друг к другу, образуя мантийную полость. Полость сообщается с внешней средой только в определенных местах. Она раздвигается в области ноги и в области сифонов (длинные трубки). У некоторых моллюсков мантия открытая (род *Pecten*) и в полость свободно проникает вода. Мантийная полость заполнена жидкостью, близкой по составу к плазме крови. В этой полости размещены многочисленные, сложно устроенные жабры.

Палеонтологу мягкое тело пелеципод изучать обычно не приходится (если он не работает с современными формами). Основное внимание палеонтолог уделяет исследованию раковины.

### **Строение раковины (скелета)**

Над мантией у всех пелеципод расположена раковина, состоящая из двух отдельных частей - створок. Створки соединены друг с другом на спинной стороне при помощи **лигамента** (связки) и замка. Створки автоматически раскрываются благодаря упругости лигамента, а закрываются (смыкаются) при помощи мускулов - замыкателей или аддукторов. Эти мускулы оставляют на внутренней стороне створок характерные мускульные отпечатки. Прочность и постоянство направлений смыкания обеспечивается **замком**.

Величина и форма раковин различные. Соотношение створок (правой и левой) непостоянно.

Раковина образуется уже на личиночной стадии. Затем первичная тонкая пластинка увеличивается в размерах и изгибается.

Размеры раковин - от долей мм почти до метра. Величина раковины и толщина створок могут служить показателем условий обитаний - крупные, массивные раковины характерны для тепловодных бассейнов. Размеры раковины меняются по мере роста. Возрастные изменения видны по линиям нарастания на поверхности створок. Форма раковины - родовой и видовой признак, она может быть шаровидной, дисковидной, уплощенной, конусовидной и конической, черенковидной или сложной, состоящей из комбинации геометрических тел.

На каждой створке различают **макушку**, обособленную начальную часть, расположенную вблизи замка.

По макушке, ориентируя ее вверх и вперед, определяют какая створка левая и какая правая.

Створки могут быть равносторонними, но у прикрепленных форм развивается неравносторчатость.

Поверхность створок бывает гладкой или скульптурированной. Скульптура выражена обычно **ребрами**. Различают ребра радиальные (расходятся лучами от макушки) и концентрические (идут параллельно краям створок). Раковины могут иметь только радиальные или только концентрические ребра, или сочетание тех и других. Ребра бывают отдельными (двух, трех и многораздельными). У пелеципод кроме ребер наблюдаются еще и **складки** - концентрические или радиальные волнообразные изменения выпуклости створок.

### **Элементы внутреннего строения раковины**

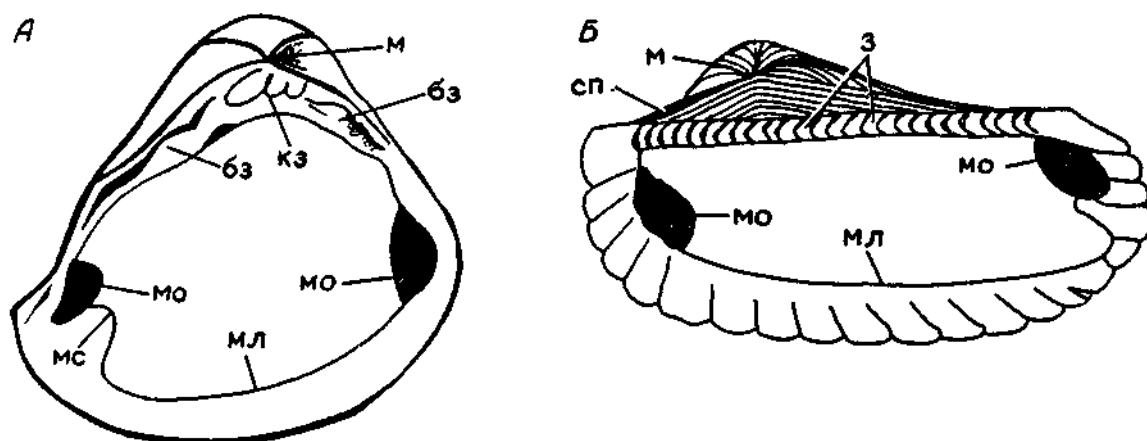
След прикрепления мантии к створке называется **мантийной линией**. Она может быть углубленной или поверхностной, волнистой или ровной, сплошной или прерывистой, пунктирной.

У некоторых родов мантия отодвигается от края раковины, образуя изгиб или **мантийный синус**. Если форму его трудно описать словесно, приводят его зарисовку.

На створках под макушкой на замочной площадке у многих пластинчатожаберных имеется углубление, к которому при жизни животного прикрепляется **связка** или **лигамент**. Это хрящевидно-мышечное образование,

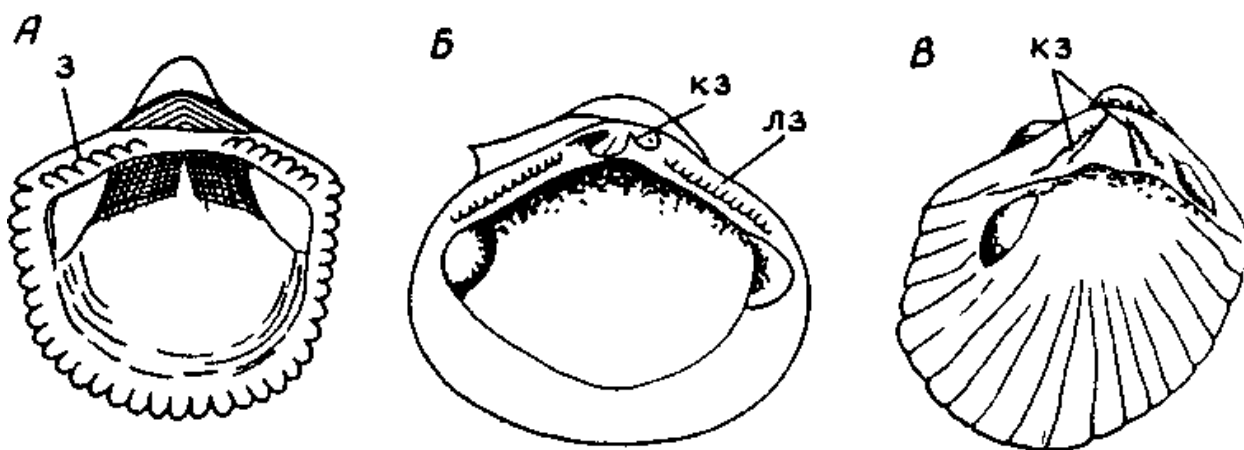
которое выдерживает все виды напряжений - растягивающее, сжимающее, свертывающее.

Прочное смыкание створок и сохранение их положения друг относительно друга обеспечивается **замочным аппаратом** или замком. Строение замка является родовым и видовым признаком.



А-Мастра (правая створка), Б-Агса (левая створка): м-макушка, з-зубы, бз-боковые зубы, кз-кардинальный зуб, мо-мышечные отпечатки, мл-мантийная линия, мс-мантийный синус, сп-площадка, к которой прикреплялась связка.

Рисунок 47- Элементы внутреннего строения двустворчатых моллюсков



А-таксодонтный-все зубы (з) равноценны (род *Pectunculus*); Б-гетеродонтный (кз-кардинальный зуб, лз-латеральные зубы, род *Syrena*); В-схизодонтный (кардинальный зуб расцеплен, род *Neotrigonia*)

Рисунок 48- Некоторые типы замочного аппарата двустворок

Различают следующие виды замков двустворок.

1) таксодонтный (рядозубый) - зубы многочисленные, чередуются с зубными ямками, расположены на обособленной замочной площадке;

2) гетеродонтный (разнозубый) - немногочисленные, различные по величине и форме зубы отделены друг от друга зубными ямками; под макушкой расположены кардинальные зубы, перпендикулярные замочному краю, по краям замочной площадки расположены **латеральные** или боковые зубы, параллельные замочному краю;

3) схизодонтный (шизодонтный, расщепленнозубый) - строение аналогично гетеродонтному типу, но кардинальный зуб усложнен поперечными бороздками или насечками;

4) десмодонтный (связкозубый) - настоящие зубы отсутствуют и для поддержания связки имеются лопатовидные или ложечкообразные выступы, иногда с зубовидными бугорками;

5) дизодонтный (беззубый) - ясно выраженных зубов нет, могут присутствовать маленькие поперечные образования - первичные зубчики и первичные пластины; створки смыкаются мускулами - замыкателями и внутренней связкой.

Специфическими признаками при родовых и видовых определениях могут быть отпечатки мускулов, а также неполное смыкание створок или **зияние** (род *Solen* - зарывающаяся форма).

### **Историческое развитие**

Двустворчатые моллюски - древние животные. Время их появления предположительно кембрий. В ордовике и силуре они были широко распространены. Кембрийские двустворки имели небольшие размеры, тонкостенные раковины, таксодонтный замок и были преимущественно морскими обитателями. В девоне появились солоноватоводные формы, а в позднем палеозое - пресноводные.

В мезозое появились новые отряды двустворок, например, *Rudistae*, которые участвовали в рифообразовании. Следующее существенное обновление класса произошло на рубеже мела и палеогена.

## Экология и тафономия

Двустворки - водные животные, существовавшие и существующие в морских, солоновато - и пресноводных бассейнах. Взрослая стадия жизни пластинчатожаберных связана с дном водоемов т.к. это бентосная группа. Малая подвижность обуславливает обитание двустворок на небольшом участке дна при относительном постоянстве условий жизни, поэтому ископаемые формы являются хорошими индикаторами среды.

По способу питания двустворки делятся на 4 группы: фильтраторов, грунтоедов, «хищников» и древоточцев.

В связи с придонным образом жизни двустворки ползают по дну, лежат на дне на одной из створок или прикрепляются биссусом к каким-либо предметам (камни, раковины).

Особый тип приспособления к обитанию на дне в теплых водоемах - цементация. Двустворка «прирастает» к грунту макушкой одной из створок. При большом количестве таких форм возникали рифоподобные поселения.

Отдельные двустворки могли непродолжительное время плавать (род *Pecten*).

Из закономерностей захоронения двустворок следует отметить:

1) в песках и галечных литорали содержится мелкораздробленный раковинный детрит;

2) по мере удаления от берега в песках двустворки захороняются в виде разрозненных створок, отсортированных по размерам и окатанности;

3) вдали от волноприбойной зоны встречаются целые раковины с двумя створками;

4) створки чаще всего ориентированы выпуклостью вверх и параллельно напластованию («ракушечная мостовая»);

5) в глубоководных глинистых отложениях раковины различного возраста встречаются совместно, а в их расположении нет определенной ориентировки (иногда такие тафоценозы встречаются и в мелководных отложениях бухт и заливов, поэтому при воссоздании палеогеографических условий следует кроме двустворок использовать и другие группы фауны).



## **Геологическое значение**

Развитие двустворок осуществляется различными темпами: есть медленно эволюционирующие группы (род *Pteria* известен с ордовика до ныне) и есть группы, которые существовали непродолжительное время (род *Inoceramus* - юра - мел). Для определения возраста важны роды, виды и подвиды, существовавшие краткое геологическое время и широко распространенные в пространстве. Таковы мезокайнозойские представители двустворок (в частности род *Inoceramus*). При массовых скоплениях раковин в области мелководья образуются раковинные известняки (ракушняки), которые являются прекрасным строительным и отделочным материалом.

## **Методика изучения**

Родовая и видовая принадлежность ископаемых двустворок определяется при детальном изучении особенностей строения (морфологии) раковины. Раковина извлекается из вмещающей породы (препарировается), затем исследуются ее форма, размеры, соотношение створок, их сочленение друг с другом, характер приракушечной части, зубной аппарат.

Внутреннее строение раковины исследуется в шлифах.

В изучение пластинчатожаберных моллюсков большой вклад внесли отечественные палеонтологи: Л.Ш. Давиташвили, Н.И. Адруссов, И.А. Коробков, А.Т. Эберзин, Б.В. Наливкин, О.А. Бетехтина.

## **Классификация двустворок**

Приведем характеристику наиболее распространенных отрядов:

### **Отряд *Taxodonta* (рядозубые)**

Раковины двустворчатые. Замочный край с многочисленными одинаковыми зубами. Замок таксодонтного типа. Имеется связка. Морские животные, реже обитатели пресных вод. Распространение - кембрий (?), ордовик - ныне. Типичные представители р. *Nucula* (девон - ныне), р. *Leda* (силур - ныне), р. *Joldia* (плейстоцен - ныне), р. *Arca* (юра - ныне).

### **Отряд Anisomyaris (неравномускульные)**

Раковины неравностворчатые. Замок дизодонтного типа (беззубый). Имеется связка. Задний мускул развит сильнее переднего, последний может быть редуцирован. Мантийный синус не выражен. Прикрепление- либо биссусом, либо прирастание. Морские, солоноватоводные и пресноводные животные. Распространение - ордовик - ныне. Характерные представители: р. Pteria (силур - ныне), р. Pseudomonotis (девон - пермь), р. Monotis (триас-юра), р. Halobia (триас), р. Aucilla (юра), р. Pecten (силур - ныне), р. Ostrea (триас - ныне).

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

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

### **Отряд Desmodonta (беззубые или связкозубые).**

Раковина чаще неравностворчатая, без зубов или со слабо развитыми зубами. Связка внутренняя. Мускульные отпечатки почти равные, хотя передний может быть и редуцирован. Мантийная линия с синусом или цельная. Морские формы, зарывающиеся или сверлящие. Распространение - ордовик - ныне. Характерный род - Pholas (юра -ныне).

**Отряд Rudistae (рудисты).** Многочисленная (более 1000 видов) группа прикрепленных двустворок. Раковина неравностворчатая, прикрепленная левой или правой створкой, прикрепленная створка вытянута в высоту, конусовидная или цилиндрическая, прямая или изогнутая, свободная створка - уплощенная, крышечкообразная. Распространение - поздняя юра - мел.

## 6.5.2 Класс Yastropoda. Брюхоногие

Класс включает около 8000 видов современных и ~ 15 000 ископаемых животных. Брюхоногие - моллюски с асимметричным телом, обособленной головой и хорошо развитой ногой. Нога имеет широкую плоскую подошву. Тело брюхоногих - продолговатое с выпуклостью на спинной стороне. У большинства гастропод оно покрыто раковиной - спиральной или колпачкообразной. Помещается тело в мантийной полости и представляет собой спирально-закрученный мешок, который при помощи мускулов прикрепляется к столбику внутри раковины. Стобик называется **колумелла**. У гастропод с колпачкообразной раковиной тело моллюска прикреплено непосредственно к внутренней стороне раковины.

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

### **Строение раковины**

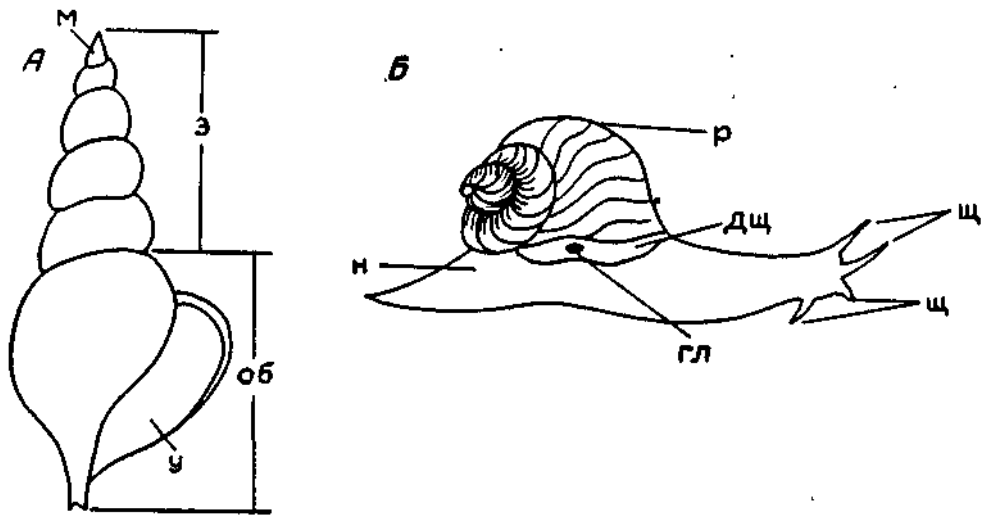
Раковина гастропод снаружи покрыта конхиолиновым или роговым слоем, собственно раковина арагонитовая, реже кальцитовая. Внутренняя часть раковины покрыта перламутровым слоем, который иногда сохраняется в ископаемом состоянии.

Различают три типа раковин - спирально-плоскостные, спирально-конические и колпачкообразные. Наиболее разнообразны спирально-плоскостные и спирально-конические раковины. Они бывают симметричные или асимметричные. У симметричных раковин начальные обороты находятся в конусообразных углублениях, охватываемых последующими оборотами. Обычно это пелагические, свободно плавающие формы. Асимметричные раковины образуют различной высоты завиток, состоящей из отдельных оборотов.

У многих современных брюхоногих раковина редуцирована.

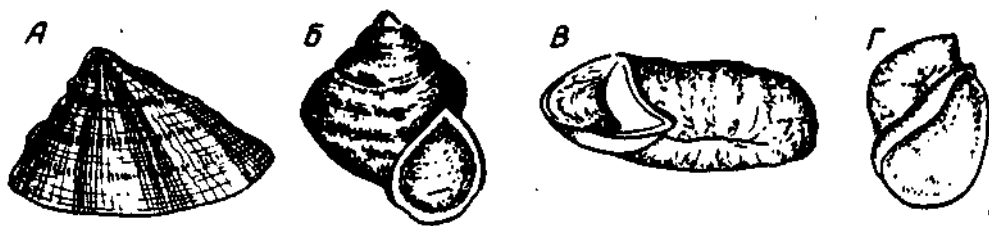
Раковины гастропод имеют отверстие, через которое происходит сообщение с внешней средой.

Оно называется устьем или **апертурой** (рисунок 49). Устье может быть разнообразным по величине и форме. Иногда по краю устья проходит сифон - трубкообразное разрастание мантии. Через сифон к жабрам подходит вода. Устье может быть закрыто крышечкой. Края устья или контур образуют **околоустье** или перистому.



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

Рисунок. 49- Основные элементы строения раковины (А) и мягкого тела (Б) асимметричных гастропод.



А – колпачковидная (*Patella*), Б – конусоспиральная – вид со стороны устья (*Pleurotomaria*), В – плоскоспиральная (*Planorbis*), Г – яйцевидная (*Limnea*)

Рисунок. 50- Различные формы раковин современных и ископаемых брюхоногих.

У колпачкообразных форм устье занимает все основание раковины. По характеру перистомы выделяют **голостомную** (с цельной перистомой) и **сифностомную** (с каналом для сифона) группы гастропод.

Для взрослых особей гастропод величина раковины является постоянной при постоянных условиях обитания. При изменении внешних условий меняется и величина раковины.

Форма раковины, ее общее очертание зависит как от направления завивания (завернутый тип), так и от характера оборотов (рисунок 50). Завивание может происходить как по часовой стрелке (вправо), так и против нее (влево). Обороты могут нарастать равномерно и тогда раковина имеет форму, близкую к конической. Отдельные обороты могут быть выпуклые, уплощенные, вогнутые или угловатые. По количеству оборотов различают мало - и многооборотные раковины.

Палеонтолог изучает характер оборотов последовательно - от первого к последнему, где располагается устье. Линия соприкосновения соседних оборотов называется **швом**.

### **Историческое развитие**

Достоверные представители гастропод известны с кембрия, хотя некоторые исследователи полагают, что появились гастроподы в более древние эпохи. В кембрии встречаются симметричные и асимметричные раковины, а также колпачковидные. В ордовике и силуре гастроподы ведущей роли не играли. С девона и до конца палеозоя морские брюхоногие осваивали солоновато - и пресноводные водоемы, а в мезозое и кайнозое гастроподы переходили из морской среды в пресную и наземную и широко распространились.

### **Экология и тафономия**

Большинство брюхоногих моллюсков обитает в морях с нормальной или близкой к ней соленостью. Населяют они прибрежные и мелководные участки морских бассейнов. Однако отдельные виды могут существовать и на абиссальных глубинах. В личиночной стадии все брюхоногие плавают (планктон). Для взрослых особей обычен донный образ жизни.

Брюхоногие чувствительны к типу берега и характеру морского дна. На скалистом берегу, у границы прилива живут представители рода *Patella*. На песчаном дне живут роды, раковины которых имеют выросты и шипы, они массивны и толстостенны. На илистом берегу селятся хищные брюхоногие, которые питаются зарывающимися двустворками.

Большинство гастропод живет в сублиторальной зоне (0-70 м). В батимальной зоне (от 200 до 100 -1700 м) обитают сифоностомные формы.

Брюхоногие, дышащие легкими, могут существовать при различных температурах. Современные легочные гастроподы живут от Гренландии до Сахары и легко переносят резкие колебания температуры, благодаря способности к анабиозу.

Наземные и пресноводные брюхоногие в большинстве своем являются растительноядными организмами.

Морские гастроподы обитают в водах с соленостью от 20 % до 40 - 45 %. Пресноводные формы выдерживают некоторое осолонение бассейнов - от 0,003 % до 2 - 3 %.

Температура существенно влияет на морфологию раковин брюхоногих. В тропических областях встречаются наиболее крупные формы, так как в морях этого пояса высока скорость осаждения  $\text{CaCO}_3$ , что дает материал для строительства раковины. Понижение температуры приводит к уменьшению размеров раковины. В теплых тропических морях гастроподы разнообразны в родовом и видовом отношении, но количество особей одного вида невелико. В холодных морях отмечается обратная закономерность: количество родов и видов невелико, количество особей одного вида огромно.

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

Гастроподы по типу питания подразделяются на растительноядных, плотоядных и всеядных.

## **Геологическое значение**

Брюхоногие используются для установления возраста мезозойских и, в основном, кайнозойских отложений. Палеозойские гастроподы изучены слабо.

В связи с тем, что брюхоногие быстро реагируют на изменение внешней среды изменением морфологии раковины, их используют для палеогеографических реконструкций.

## **Методика изучения**

Раковина извлекается из породы, препарируется, затем описывается ее форма, проводятся замеры. Особое внимание уделяется характеристике устья и скульптуре.

Изучением гастропод занимались многие отечественные палеонтологи - Л.Ш. Давиташвили, В.П. Востокова, В.Ф. Пчелинцев, И.А. Коробков и др.

## **Классификация брюхоногих моллюсков**

Основана на строении органов дыхания, нервной системы и ноги. Выделяют три подкласса: переднежаберные (Prosobranchia), заднежаберные (Opisthobranchia) и легочные (Pulmonata).

### **Подкласс Prosobranchia**

К подклассу относятся наиболее древние брюхоногие. Они имеют нервный перекрест и одну или две жабры, расположенные впереди сердца. Раковина улитковидная, колпачковидная или дискоидальная. Подкласс делится на три отряда:

- 1) Archaeogastropoda (археогастроподы);
- 2) Mesogastropoda (мезогастроподы);
- 3) Neogastropoda (неогастроподы).

### **Подкласс Opisthobranchia**

Не имеет перекреста нервных тяжей, единственная жабра позади сердца или ее нет и дыхание осуществляется всей поверхностью тела. Раковина плохо развита, иногда она охватывается мантией и становится внутренней или исчезает. Распространение - карбон - ныне.

Подкласс представлен отрядом Pteropoda (крылоногие). Это брюхоногие, ведущие планктонный образ жизни. Нога преобразуется в две крыловидные

лопасти. Раковина тонкостенная или отсутствует. Распространение - палеоген - ныне.

### **Подкласс Pulmonata**

Дыхание легочной полостью Раковина тонкостенная, спирально-плоскостная или спирально-коническая, иногда отсутствует. Обитают на суше или в пресноводных бассейнах. Многочисленная группа. Распространение - карбон - ныне.

### 6.5.3 Класс Cephalopoda. Головоногие

К классу относятся наиболее высокоорганизованные, крупные, очень подвижные, свободно плавающие или ползающие хищные моллюски, распространенные в океанах и морях с нормальной соленостью.

Из современных цефалопод известны кальмары, каракатица, осьминоги, аргонавты и наутилус («жемчужный кораблик»).

Тело головоногих имеет двустороннюю симметрию и состоит из головы и туловища. На голове расположен рот, окруженный щупальцами, и сложные глаза. Тело покрыто мантией, которая на брюшной стороне образует мантийную полость. Нервная система высокоразвитая. Хорошо развиты пищеварительная и кровеносная системы. Жабры расположены в мантийной полости. Нога видоизменена. Передняя ее часть образует щупальца, задняя - воронку. Воронка служит для выведения продуктов обмена из мантийной полости, а также для передвижения. Животное двигается задним концом вперед.

Раковина у большинства головоногих представляет собой трубку, открытую с одного конца. Состоит раковина из жилой камеры и фрагмакона (рисунок 51). В жилой камере помещается тело моллюска. Фрагмакон подразделен перегородками на многочисленные камеры (гидростатические). Они заполнены газом и водой, от заднего конца тела отходит кожистая трубка - сифон, протягивающийся через все камеры, он регулирует содержание газа и жидкости в камерах.



Раковина головоногих моллюсков прямая или согнутая, плоскоспиральная или спирально-коническая. У многих современных форм раковина сильно редуцирована или отсутствует.

Головоногие появились в кембрии, широко распространены в палеозое и мезозое. Многие имеют важное стратиграфическое значение.

В зависимости от характера раковины головоногие подразделяются на два подкласса - *Ectocochlia* (наружнораковинные) и *Endocochlia* (внутрираковинные).

### **Подкласс *Ectocochlia* Наружнораковинные**

Раковина имеет разнообразную форму, поделена поперечными перегородками на камеры. Тело моллюска помещается в последней камере остальные заполнены смесью газов. Все камеры сообщаются друг с другом через сифон.

Все *Ectocochlia* - обитатели морей с нормальной соленостью.

Подкласс делится на несколько надотрядов, из которых наибольшее значение имеют *Nautiloidea* и *Ammonoidea*.

### **Надотряд *Nautiloidea*. Наутилоидеи**

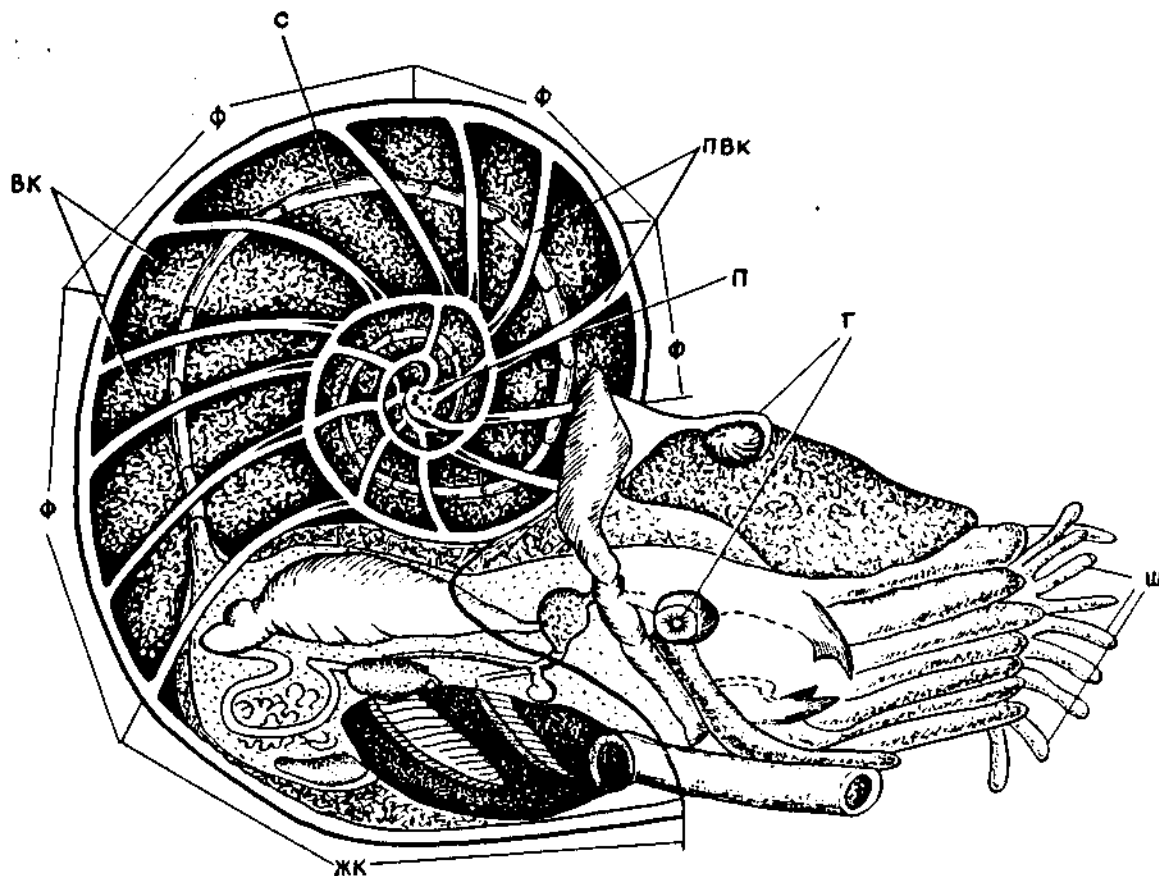
Наутилоидеи - головоногие с наружной раковиной, коротким мешковидным телом, большим количеством щупалец и воронкой. Устье от щелевидного до широкого округлого. Перегородки между камерами прямые или изогнутые. Сифон находится в центре раковины, имеет двухслойную оболочку. У некоторых моллюсков имеются дополнительные специальные отложения внутри камер и внутри сифона. Распространение - кембрий - ныне.

### **Строение и состав раковины**

Раковина наутилоидей состоит из наружного органического слоя (периостракума), фарфоровидного слоя и внутреннего перламутрового. В ископаемом состоянии обычно сохраняется фарфоровидный (кальцитовый) слой, органический и перламутровый слои сохраняются редко.

У ископаемых наутилоидей преобладают формы с прямой раковиной. Реже встречаются роговидные, яйцевидные и спирально-свернутые. Спирально-свернутые подразделяются на планоспиральные (свернуты в одной плоскости) и турбоспиральные (свернуты по принципу винта).

Планоспиральные раковины бывают двух типов: необъемлющие или эволютные и объемлющие или инволютные. У эволютных раковин каждый последующий оборот не закрывает предыдущий, у инволютных раковин каждый последующий оборот закрывает не только предыдущий, но и все более ранние обороты. Существуют раковины промежуточного типа, которые на ранних стадиях развиваются как эволютные, а на более поздних - как инволютные.



жк – жилая камера; ф – фрагмокон; вк – воздушные камеры; с – сифон; пвк – перегородки воздушных камер; п - первичная камера – протоконх; гл – глаза; щ – щупальца

Рисунок 51 - Строение представителей современных головоногих (Nautilus)

Скульптура раковин представлена линиями нарастания (тонкие поперечные струйки) и ребрами.

Камеры раковины наутилоидей отличаются друг от друга только по размерам, а жилая камера еще и расширяется к устью. Стенки воздушных камер утолщены. Дополнительные отложения находятся на вентральной или брюшной стороне.

Перегородки, отделяющие камеры друг от друга обычно направлены в сторону устья. Линия соединения края перегородки с внутренней поверхностью раковины называется перегородочной (линией). Часто она бывает сложно изогнутой или лопастной.

Сифон - задний конец тела наутилоидей оттянут в виде шнуровидного или конического образования, окруженного оболочкой и сохраняющегося в ископаемом состоянии. Это образование и называется сифон. Сифон проходит через отверстия всех перегородок, соединяя воздушные камеры. Внутри сифона могут быть дополнительные отложения.

### **Историческое развитие**

Наутилоидеи известны из нижнекембрийских отложений (роды *Volbortella*, *Salterella*). В среднем кембрии известен род *Vologdinella*. Некоторые палеонтологи считают, что указанные моллюски не относятся к наутилоидеям. Типичные наутилоидеи определены из позднекембрийских отложений Сибири, Китая, Северной Америки. Эти наутилоидеи очень мелкие, со сжатым поперечным сечением и широким сифоном. В ордовике наблюдался расцвет наутилоидей. В этот период появились все известные отряды и семейства, увеличились размеры раковин, более разнообразными стали их форма, скульптура и строение сифона. В девоне, карбоне и перми количество наутилоидей несколько сокращается. В мезозое и кайнозое наутилоидеи представлены только одним отрядом. Среди современных наутилоидей известен только род *Nautilus*.

### **Экология и тафономия**

В настоящее время наутилоидеи обитают только в тропической зоне западной части Тихого океана (о-ва Фиджи, Новая Гвинея, новые Гебриды, Новая Каледония, Филиппины), но их пустые раковины разносятся течениями и встречаются у берегов Японии, Индии, Австралии и даже Мадагаскара. Наутилусы живут на глубинах от нескольких метров до 500 - 700 м. По способу питания они относятся к хищникам и ведут придонный образ жизни, хотя и являются хорошими пловцами мезозойские и кайнозойские формы вели аналогичный образ жизни.

Образ жизни палеозойских наутилоидей трудно реконструировать. Палеонтологи предполагают, что прямые наутилоидеи жили в мелкой воде, активно плавали, находясь в горизонтальном положении. Некоторые формы были пассивно плавающими (планктон) или ползающими по дну. В захоронениях наутилоидеи встречаются совместно с аммоноидеями. Обычно это единичные экземпляры, скопления раковин не обнаружены.

### **Биологическое и геологическое значение**

Наутилоидеи единственная группа головоногих, существующих с кембрия (?) поныне. Все остальные головоногие, очевидно произошли от наутилоидей. Велико значение наутилоидей для определения геологического возраста палеозойских отложений, особенно ордовика и силура, частично девона.

Каменноугольные и пермские наутилоидеи редко встречаются в массовом количестве.

В мезозое важное значение имели меловые наутилоидеи. Более поздние формы мало изучены и не используются для определения возраста.

### **Методика изучения**

Раковина должна быть полностью очищена от вмещающей породы, отпрепарирована. При видовых определениях изготавливаются пришлифовки и шлифы для изучения строения сифона, камер, дополнительных отложений.

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

### **Надотряд *Endoceratoidea*. Эндоцератоидеи**

У эндоцератоидей раковины прямые, редко слабоизогнутые, длинно - или коротконические с круглым, овальным или неправильным поперечным сечением. Раковины очень крупные - до 3-4 м и даже 9,5 м в длину и диаметром 5-15 см и более.

В захоронениях обычно встречаются наиболее толстые части раковин. Поверхность их гладкая или с кольчатой скульптурой. Сифон широкий (до трети диаметра раковины), краевой, расположен на брюшной стороне раковины. Ядра сифона имеют вид стержней с наклонно-кольцевой скульптурой на поверхности.

Камеры изменяются по длине у различных видов. Внутрикамерных отложений нет. Перегородки простые. Перегородочные линии прямые или со слабыми изгибами. Распространение - ордовик. Типичный представитель - род *Endoceras*.

### **Надотряд *Ortoceratoidea*. Ортоцератоидеи**

У ортоцератоидей раковина прямая, иногда слабо изогнутая, длинноконическая, круглая или овальная в поперечном сечении. В длину раковина достигает 1,5 м, диаметр изменяется от 5 до 15 см. Поверхность раковины гладкая или с поперечной кольчатой и продольной скульптурой. Камеры довольно длинные, часто с внутрикамерными отложениями. Перегородочная линия прямая или со слабыми изгибами. Сифон узкий, расположен в осевой части раковины. Внутри сифона есть дополнительные отложения. Распространение - ордовик - триас. Характерный представитель - род *Michelinoceras* (средний ордовик - пермь). В изучение эндоцератоидей и ортоцератоидей большой вклад внесли палеонтологи З.Г.Балашов, Е.И.Мягков, И.С. Барсков.

### **Надотряд *Ammonoidea*. Аммоноидеи**

Раковина аммоноидей состоит из обособленного протоконха (начальной камеры), длинного, разделенного перегородками фрагмокона (совокупности воздушных камер) и конечной жилой камеры.

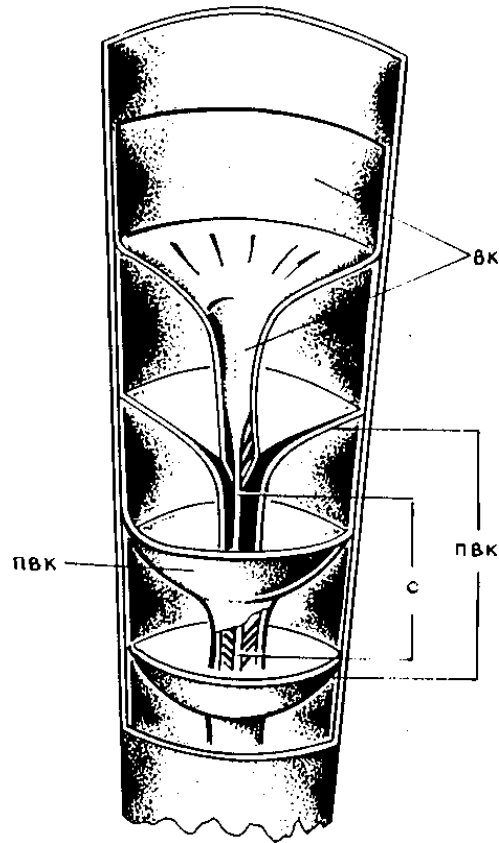
Раковина обычно свернута в одной плоскости в сомкнутую спираль с большим числом оборотов. Устье различных очертаний, закрывалось крышечкой. Перегородки многочисленные, лопастная линия от простой до чрезвычайно сложной. Сифон очень тонкий, без дополнительных отложений.

В ископаемом состоянии сохраняются раковины и крышечки.

История изучения аммоноидей начинается с конца 18 века, с момента установления в 1789 году рода *Ammonites Brugiere*. К этому роду были отнесены цефалоподы с более сложной, чем у наутилоидей, лопастной линией.

Группа *Ammonoidea* имеет важное значение для решения вопросов геохронологии, кроме того изучение аммоноидей позволяет решить проблемы взаимоотношения индивидуального и исторического развития, что имеет важное биологическое значение. В последние годы много внимания уделяется

классификации аммоноидей, глубоко изучаются как внешние так и внутренние признаки строения раковины, появились работы по экологии палеозойских и мезозойских форм.



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

Рисунок 52- Схема строения раковины Orthoceratida

Аммоноидеи резко отличаются от наутилоидей типом эмбрионального развития. Эмбриональная раковина у них свернутая, микроскопическая, состоит из 3-х камер - протоконха, первой камеры фрагмокона и длинной жилой камеры. У наутилоидей- эмбриональная раковина подобна раковине взрослой особи, только меньших размеров.

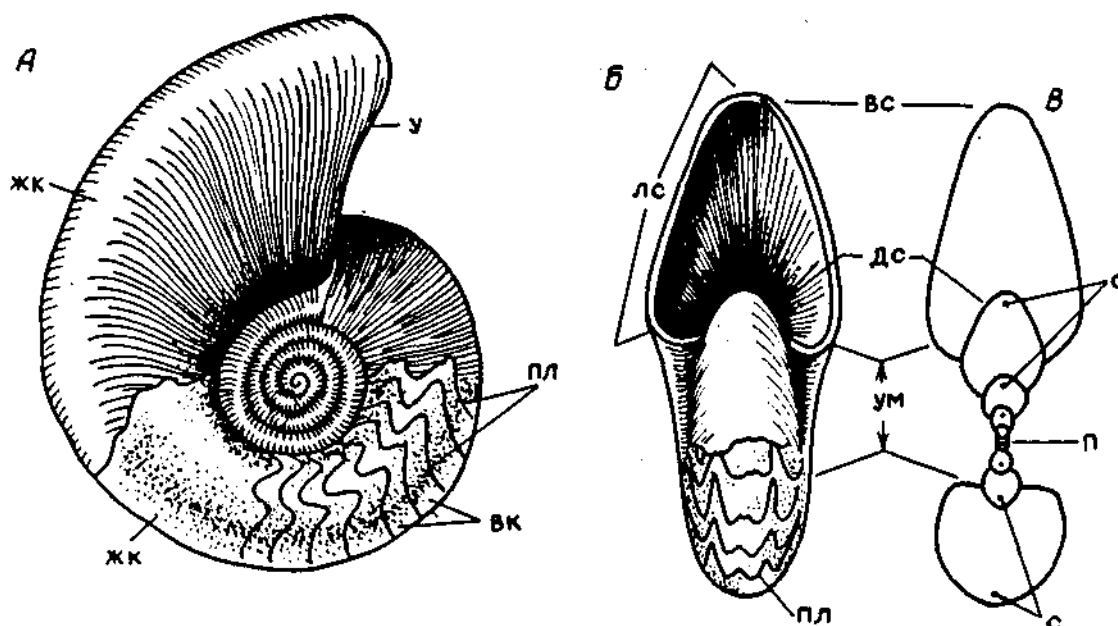
У аммоноидей преобладает плотное спиральное завивание, для них характерно большое количество оборотов и перегородок, богатая и разнообразная скульптура, сложная лопастная линия, очень тонкий и простой сифон.

## Состав и строение раковины

Раковина, выделяемая мантией, состоит из арагонита и конхиолина. Наружный слой (периостракум) имеет незначительную толщину и темную окраску. Средний слой (остракум) - толстый, фарфоровидный. Иногда на поверхности остракума есть рябь или морщинистый слой. Внутренний слой раковины (гипостракум) - перламутровый и пластинчатый.

Прочность раковины зависит от прочности стенок - чем проще и реже перегородки, тем толще раковинные стенки. После захоронения арагонит растворялся и все слои замещались кальцитом.

**Форма раковины** - плотно свернутая двусторонне - симметричная. Выделяются эволютные и инволютные раковины. С каждой стороны раковины находится умбикулус или умбо- пупок. Это центральная, более или менее вогнутая часть раковины, не перекрытая в процессе завивания. Форма пупка зависит от формы поперечного сечения трубки и степени инволютности раковины.



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

Рисунок 53- Схема строения раковин амmonoидей

Раковина, если выпрямить все ее обороты, представляет собой длинную, постепенно расширяющуюся трубку, состоящую из 3-х частей. Начинается трубка начальной камерой с известковой оболочкой - протоконхом, далее следует длинная трубка - фрагмокон, разделенная многочисленными перегородками на воздушные камеры. Последняя часть трубки - это жилая камера. Форма протоконха округлая, яйцевидная.

По мере роста моллюска тело его перемещалось вперед по трубке, оставляя позади себя перегородки (септы), которые отделяли все новые и новые воздушные камеры. Количество таких камер у аммоноидей на первых двух оборотах до 25, на пяти оборотах - до 70, а во всем фрагмоконе до 100.

Через все перегородки проходит сифон, отверстия для него усложнены сифонными дудками.

Рельеф перегородок сложный. Их выпуклые части, обращенные в сторону устья, называются седлами, а противоположные им, вогнутые - септальными лопастями.

Лопастная (перегородочная или сутурная) линия - это линия срастания перегородки со стенкой раковины. Различают лопастные линии четырех типов (рисунок 54):

1) агониатитовый - элементов мало, они простые, нерасчлененные, выделяется одна очень широкая лопасть (встречаются в девоне);

2) гониатитовый - элементов больше, лопасти и седла простые, нерасчлененные, часто заостренные (распространение - девон, карбон, пермь, триас и мел);

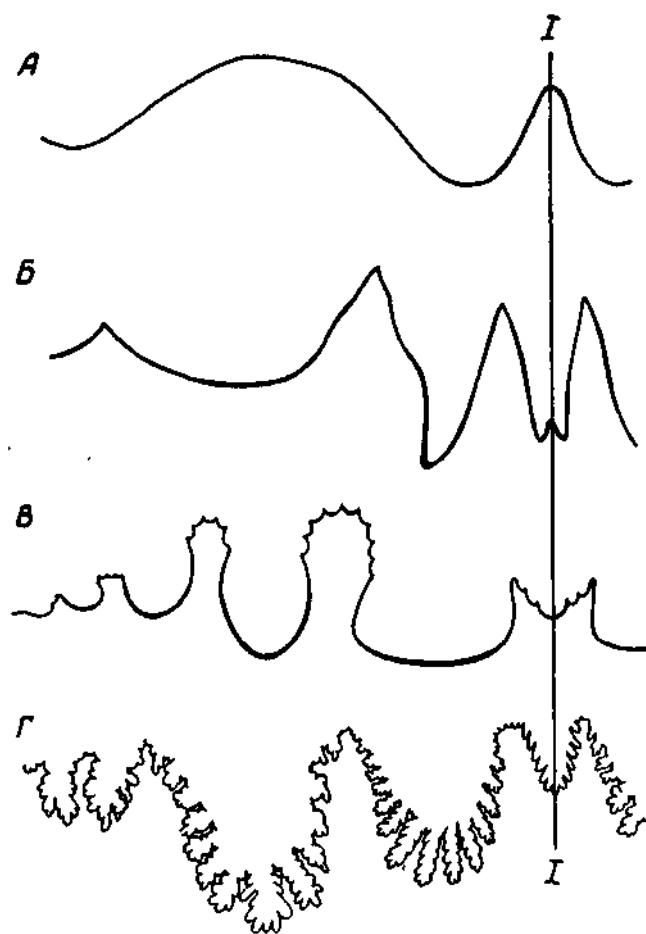
3) цератитовый - лопасти зазубренные, седла простые (распространение - карбон, пермь, триас и мел);

4) аммонитовый - лопасти и седла сильно расчлененные (распространение - мезозой).



Сифон у аммоноидей покрыт оболочкой из фосфорнокислого кальция. Обычно сифон находится на брюшной (вентральной) стороне оборота, реже на дорзальной (спинной) как у рода *Cluemenia*.

Жилая камера сзади ограничивалась последней перегородкой, а спереди заканчивалась устьем. Длина камеры варьировала от 0,5 до 1,75 оборота. Вблизи устья камера расширялась и становилась плоской. Иногда на ней появлялись пережимы.



А – агониатиновая, Б – гониатиновая, В – цератитовая, Г – аммонитовая; I-I – плоскость симметрии

Рисунок 54- Типы перегородочных линий аммоноидей

Устье нередко закрывалось крышечками или аптихами. Это известковые или хитиновые пластинки.

Размеры раковин аммоноидей варьируют от 1 см до 2 м. Причины такого разнообразия размеров пока неясны (условия жизни или рост). Поверхность раковин

аммоноидей была гладкой или скульптурированной. Скульптура представлена струйками роста, ребрами, бороздами и киями, различными бугорками. Скульптура обеспечивала прочность раковины.

### **Историческое развитие**

Аммоноидеи появились в раннем девоне, существовали до конца мелового периода, а затем полностью вымерли. Агониатиты существовали с конца раннего девона до конца позднего триаса. Они имели удобную для плавания раковину. Триасовые агониатиты были немногочисленны и однообразны в родовом и видовом отношении. Гониатиты обособились от агониатитов в конце среднего девона и вымерли в конце перми. Цератиты отделились от поздних агониатитов в конце ранней перми и вымерли в конце триаса. Аммониты произошли от простейших цератитов и существовали в течение всего мезозоя. Триасовые аммониты весьма примитивны, затем группа испытала расцвет, изменились форма раковин, скульптура, перегородки. Особенно разнообразны были меловые аммониты. Вымирание аммоноидеи на рубеже мела и палеогена было связано с быстрым развитием других хищных головоногих (осьминогов и др.).

### **Экология и тафономия**

Аммоноидеи были исключительно морскими животными. В девонское время их было много во внешней неритовой зоне, жили они и вблизи рифов и на рифах.

В каменноугольных и пермских морях аммоноидеи обитали в заливах и бухтах, заросших водорослями. В целом в палеозое аммоноидеи населяли в основном прибрежные зоны. В мезозое, в юрский и меловой периоды эти головоногие пользовались более широким распространением.

Аммоноидеи обитали в зонах накопления осадков различного типа - как терригенных, так и карбонатных. Их находят в глинах, глинистых сланцах, в печаных, глинистых и мергелистых известняках, доломитах. Аммоноидеи практически не встречаются в конгломератах, органогенных и органогенно-обломочных известняках.

Аммоноидеи часто обитали вместе с наутилоидеями. В захоронениях совместно с аммоноидеями встречаются радиолярии, кремневые губки, пелециподы и гастроподы.

### **Геологическое и биологическое значение**

Аммоноидеи - вымершая группа. Их длительное существование (девон - мел) определяет их геологическое значение. Кроме того, аммоноидеи быстро изменялись и имели четкие признаки строения. Комплекс родов, характеризующийся строго определенными признаками, даже при отсутствии общих видов, позволяет коррелировать разрезы, далеко отстоящие друг от друга. При разработке геохронологических шкал первое место принадлежит аммоноидеям. Многие ярусы и зоны мезозоя, установленные по аммоноидеям, имеют планетарное значение.

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

### **Методика изучения**

Аммоноидеи изучаются по хорошо отпрепарированным образцам, а также по пришлифовкам в плоскости симметрии и перпендикулярно к ней.

При исследовании образцов обращают внимание на общую форму раковины, степень ее инволютности, очертание оборотов, форму устья, длину жилой камеры.

Особое значение придается характеру (типу) лопастной (сутурной) линии. Для исследования сифона изготавливают пришлифовки.

Описание сопровождается зарисовками сутурной линии, фотографией раковин и пришлифовок. Для изучения внутреннего строения раковины используют электронный микроскоп.

Среди отечественных исследователей аммоноидей надо назвать В.В. Друшица, В.Е. Руженцева, Г.Я. Крымгольца, Н.П. Луппова, Н.Т. Сазонова, Б.И. Богословского.

## **Классификация аммоноидей**

Разработана очень детально. Выделяют несколько отрядов, подразделенных на подотряды, надсемейства и семейства.

Каждый отряд обладает четкими морфологическими признаками.

Наиболее важными отрядами являются: **Agoniatitida, Goniatitida, Clymeniida, Ceratitida, Ammonitida.**

**Отряд Agoniatitida (агониатиты)** Раковина обычно плоско- спиральная, с плотным прилеганием оборотов, эволютная или с объемлющими в различной степени оборотами. Поверхность гладкая или с поперечной скульптурой. Сутурная линия агониатитовая, иногда гониатитовая, с большим числом лопастей. Сифон краевой, брюшной. Распространение - девон - триас. Типичный представитель - род *Timanites* (верхний девон).

Отряд

**Goniatitida (гониатиты)** Раковина плоско- спиральная, от эволютной до инволютной, есть вариации в степени объемлемости, в ширине оборотов, в форме раковины. Возможна скульптура в виде поперечных или продольных ребер, но чаще раковина гладкая. Перегородочная линия в основном гониатитовая, у поздних форм - цератитовая. Сифон краевой, брюшной. Распространение - средний девон - пермь. Типичный представитель - род *Paragastrioceras* (пермь).

**Отряд Clymeniida (клименииды)** Раковина плоскоспиральная, обычно эволютная, гладкая или с поперечными ребрами на боковых сторонах. Перегородочная линия гониатитовая. Сифон расположен на спинной стороне. Произшли от агониатитов, расцвет - в позднем девоне. Типичный представитель - род *Clymenia* (верхний девон).

**Отряд Ceratitida (цератитиды)** Раковина плоскоспиральная, от эволютной до инволютной. Форма раковины - от узкой дискоидальной - до шарообразной. Разнообразная скульптура - поперечные и продольные, толстые и тонкие ребра, различные бугорки. Сутурная линия преимущественно цератититовая. Сифон брюшной. Распространение - ранняя пермь - триас. Типичный представитель - род *Ceratitites* (триас).

**Отряд Ammotitida (аммонитиды)** Раковины плоскоспиральные, от эволютных до инволютных, реже в различной степени развернутые. Форма поперечного сечения оборотов различная. Обороты могут быть очень узкими или широкими, высокими или низкими. Скульптура разнообразная - ребра (одиночные, двух - трех - или многоветвистые), бугорки. Перегородочная линия аммонитовая, со сложно рассеченными лопастями и седлами. Сифон краевой, брюшной. Распространение - юра - мел. Типичный представитель - род *Virgatites* (верхняя юра).

### **Подкласс Endocochlia Внутреннераковинные**

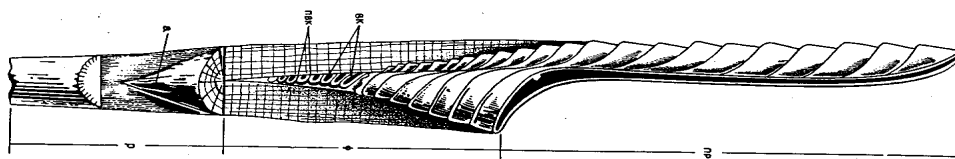
Тело удлиненное цилиндрическое или мешковидное, окружено мантией. Мантия выделяет с внутренней стороны раковину, которая может быть слабо развита или отсутствовать вообще.

Помимо типичных для всех головоногих признаков внутреннего строения, для внутреннераковинных характерно наличие чернильного мешка, из которого в случае опасности выбрасывается чернильная жидкость. Она позволяет моллюску скрыться от врагов. Раковина выполняет опорную функцию и обеспечивает равновесие животного.

Распространение - карбон, триас - средний палеоген.

### **Строение скелета**

Особенности строения скелета удобно рассмотреть на примере раковин рода *Belemnites*. У белемнойидей хорошо развит прямой конический фрагмокон, задняя часть которого заканчивается утолщением (ростром). Ростр представляет собой цилиндрическое, субконическое, веретено - или ланцетовидное образование. Внутри ростра находится коническая полость - альвеола, в которую входит конец фрагмокона. На поверхности ростров часто наблюдается продольное углубление - бороздка. Глубина альвеолы может быть различной, сечение ее округлое.



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

Рисунок 55- Строение раковины *Belemnites*

В ископаемом состоянии обычно встречаются ростры и ядра фрагмоконов.

Продолжением спинной части фрагмокона является проостракум - тонкая обызвестленная пластинка языковидной формы. Проостракум очень редко сохраняется в ископаемом состоянии.

Поверхность ростра гладкая или продольно-ребристая.

### **Экология и тафономия**

Удлиненная торпедовидная форма тела, наличие прочного внутреннего скелета позволяют белемноидеям хорошо плавать, быстро передвигаясь и по вертикали и по горизонтали.

В целом же внутреннераковинные живут в разнообразных областях моря: в прибрежной зоне, в открытом море и на больших глубинах, т.е. это нектонные, планктонные и бентосные животные.

Нектонные имеют длинный тонкий ростр, при плавании он направлен вперед. Продольные бороздки на ростре были местом прикрепления плавников.

Бентосные формы разрывали дно острием ростра.

В ископаемом состоянии обычно встречаются скопления ростров. Это объясняется и массовой одновременной гибелью животных и перемещениями ростров по дну течениями и волнениями. При перемещении ростров течениями часто наблюдается однообразная их ориентировка - параллельно береговой линии. Поверхность ростров в этом случае истертая, со следами сверления червей или губок. При массовой гибели белемноидей в одном месте ростры расположены хаотично, без определенной ориентировки.

Крайне редко в ископаемом состоянии встречаются остатки белемноидей с отпечатками мягкого тела. Такие находки известны из литографских сланцев юры в Германии. Благодаря этим находкам был реконструирован облик мезозойских белемноидей.

### **Геологическое значение**

Enlocochlia появились в позднем палеозое (карбон- пермь) и достигли максимального распространения в юре и мелу. Последние представители белемнитов исчезли в эоцене.

Белемниты используются для определения возраста пород и восстановлений палеогеографических обстановок, особенно в мезозое и кайнозое. Современные представители внутреннераковинных - каракатицы, кальмары, осьминоги - появились в течение мезозоя. Есть предположение, что они связаны своим происхождением с белемнитами.

В изучение внутреннераковинных моллюсков большой вклад внесли отечественные палеонтологи А.П.Павлов, Г.Я.Крымголец, А. Али-Заде.

### **Методика изучения**

Палеонтолог обычно имеет дело с рострами белемнитов. Для изучения они извлекаются из породы и ориентируются заостренной частью вниз. Две симметрично расположенные стороны роstra называются боковыми. Брюшная сторона определяется по ее расширенности и уплощенности, затем описывается поверхность роstra.

Внутреннее строение роstra нередко изучают в пришлифовках или шлифах.

### **Классификация внутреннераковинных**

К этому подклассу относятся современные активно плавающие каракатицы, кальмары, осьминоги, а также группа ископаемых белемноидей.

### **Отряд *Belemnitida* (белемниты)**

Вымершие внутреннераковинные головоногие, существовавшие с карбона до палеогена. Скелет внутренний состоит из фрагмокона, проостракума и роstra. Типичными представителями являются рода *Cylindroteuthis* (поздняя юра), *Rachyteuthis* (поздняя юра - ранний мел) и *Belemnitella* (поздний мел - сантон - маастрихт).

### **Отряд *Teuthida* (туетида)**

К отряду относятся современные кальмары. Скелет в виде роговой или слабо обызвествленной пластинки соответствует проостракуму белемнитов. Распространение - юра - ныне.

### **Отряд Sepida (сепиды)**

К отряду относятся современные каракатицы. Скелет соответствует фрагмокону. Раковина или спирально-свернутая с перегородками и сифоном или в виде широкой овальной пластины. Распространение -юра -ныне.

### **Отряд Octopoda (октоподы)**

К отряду относятся осьминоги. Распространение - мел - ныне.

К типу моллюсков в настоящее время относят несколько групп, положение которых точно не доказано.

### **Класс Coniconchia. Кониконхии**

Раковины кониконхий небольшие (до 1 см в длину), тонкокониические, симметричные, начальные камеры прямые, незакрученные, устье круглое. Встречаются они как в виде единичных экземпляров, так и массовыми скоплениями преимущественно в прибрежно - морских осадках, реже в глубоководных. В глубоководных осадках кониконхии встречаются в случае сероводородного заражения.

**Класс** кониконхия подразделяется на два **надотряда Nyolithoidea (хиолитоидеи) и Tentaculoidea**. Морские животные с двусторонне-симметричной пирамидальной, конусовидной, веретенообразной раковиной размером от долей миллиметра до 15 сантиметров. Раковина состоит из воздушных (?) и жилой (?) камер. Сифон отсутствует. Устье закрывалось крышечкой.

Наиболее ранние находки относятся к раннему кембрию, по их появлению устанавливается граница. В кембрии, ордовике и силуре группа переживает расцвет, а во второй половине палеозоя - угасание.

Исследование хиолитов связано с именами В.А.Сысоева, А.К. Валькова.

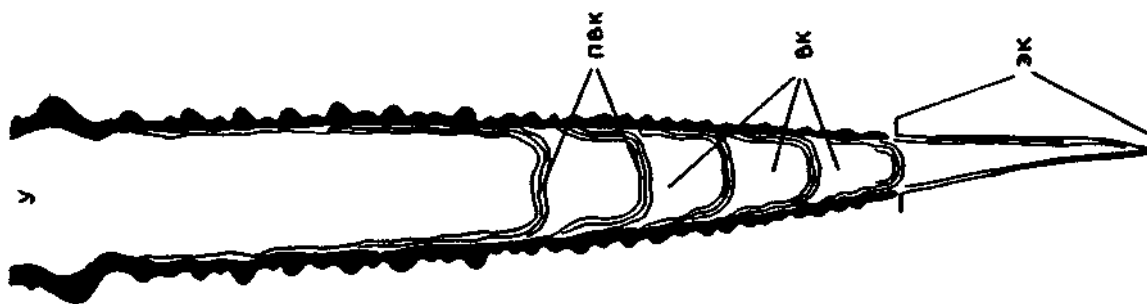
### **Надотряд Tentaculoidea (тентакулоидеи)**

Животные имеют радиально-симметричную коническую известковую раковину с небольшим углом возрастания –  $2^{\circ}$  :  $10^{\circ}$ , очень редко до  $25^{\circ}$ .

Стенка состоит из многочисленных тонких концентрических слоев. Сечение раковины круглое, поверхность гладкая или покрыта крупными поперечными кольцами с более мелкими промежуточными. Большое количество кольцевидных



пережимов придает некоторым раковинам четковидную форму. Эмбриональная раковина коническая или каплевидная с очень тонкой стенкой.



у – устье; пвк – перегородки; вк – воздушные камеры; эк – эмбриональные камеры

Рисунок 56- Строение раковины кониконхии

В ископаемом состоянии тентакулоидеи находят в разнообразных морских осадках совместно с брахиоподами, аммонитами, криноидеями и др. Встречаются как единичные экземпляры, так и массовые скопления (тентакулитовые известняки).

Наличие воздушных камер, находки тентакулитов в прибрежных, мелко - и глубоководных осадках возволяют предполагать, что животные обитали в пелагической зоне моря.

Распространение тентакулитов - силур - девон.

При изучении раковины извлекаются из образцов пород или из порошков пород, полученных для отбора конодонтов или остракод.

Испльзуются также ориентированные шлифы. Исследованиями тентакулитов занимались отечественные палеонтологи В.А. Сысоев, Г.П. Ляшенко.

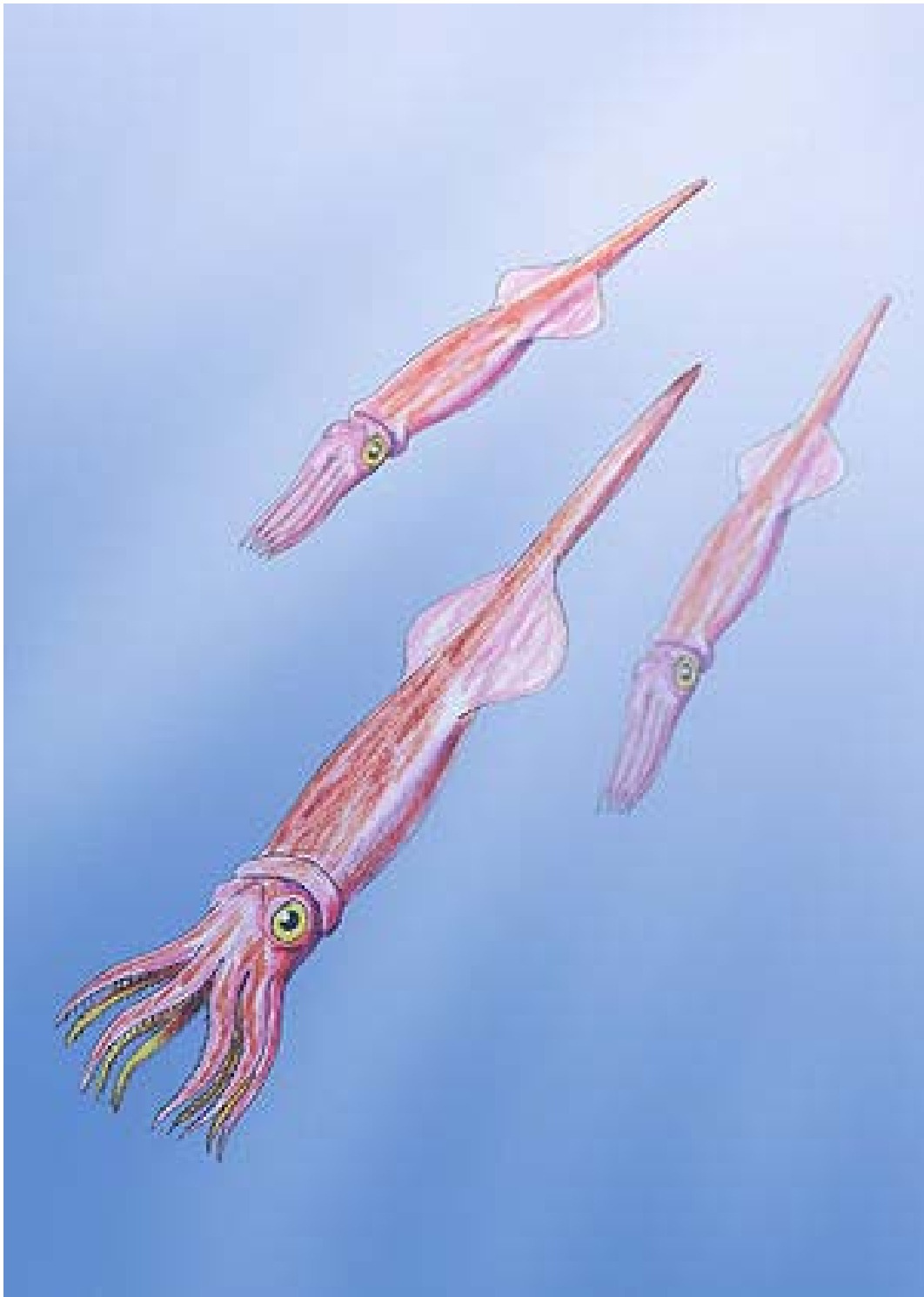


Рисунок 57 – Реконструированный Belemnite

Самый большой белемнит достигал 3 м в длину.

**Вопросы и задания для самопроверки:**

*1. Дайте общую характеристику двустворчатых моллюсков.*

2. Назовите формы раковин пелеципод.
3. Основные типы замочного аппарата пластинчатожаберных.
4. Назовите элементы строения внутренней части створок раковин пелеципод.
5. Значение связки, мускульных отпечатков и зияния раковины пластинчатожаберных.
6. Образ жизни и условия захоронения пелеципод.
7. Геологическое значение двустворок.
8. Основные признаки класса гастропод.
9. Строение раковин гастропод.
10. Что такое устье и каковы его особенности?
11. Геологическое значение брюхоногих моллюсков.
12. Дайте определение класса головоногих моллюсков.
13. Характеристика жилой камеры, фрагмокона, сифона, устья.
14. Перегородочная линия и ее особенности у надотрядов *Nautiloidea* и *Ammonoidea*.
15. Типы перегородочных линий аммоноидей.
16. Основные элементы раковины аммоноидей.
17. Геологическое значение аммоноидей.
18. Классификация аммоноидей.
19. Общая характеристика подкласса внутреннераковинных и особенности отряда *Belemnitida*.
20. Характеристика хиолитоидей и тентакулоидей.

## **6.6 Вторичноротые Тип Echinodermata Иглокожие**

К типу иглокожих относятся современные морские животные: морские звезды, морские ежи, морские лилии и целый ряд ископаемых групп.

Эти своеобразные и специализированные животные существовали в течение всего фанерозоя. Они имеют пятилучевую симметрию. В теле иглокожих различают оральную и аборальную стороны. У морских звезд, офиур от ротового отверстия отходят пять (реже больше) «лучей» и тело приобретает звездчатую форму. У других иглокожих тело шаровидное (морские ежи) или удлинённые, вытянутое в орально-аборальном направлении. Радиальные направления, проходящие от центра рта к вершинам лучей, называются **радиусами** или **амбулякрами**, а пространства между двумя лучами - интеррадиусами или интерамбулякрами.

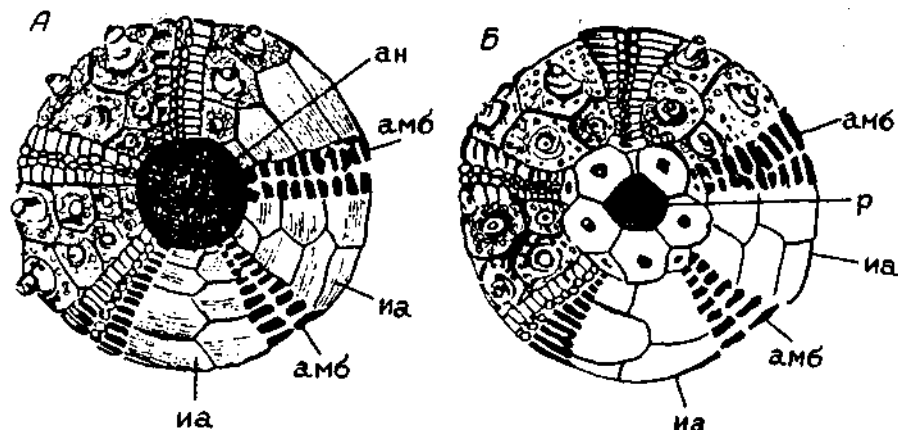
Лучевая симметрия имеется и у кишечнополостных, но у иглокожих она вторична. Личинки иглокожих двусторонне-симметричные, билатеральные.

Лучевая симметрия у большинства иглокожих носит внешний характер и нарушается асимметричным расположением внутренних органов, рта и анального отверстия. Развитию асимметрии способствовал переход предков иглокожих к прикрепленному образу жизни.

Скелет иглокожих имеет кожистый покров и состоит из известковых пластинок, образующих сплошной панцирь (рисунок 58). Панцирь несет большое количество игл. У многих иглокожих наблюдаются видоизменённые иглы - педицеллярии. Педицеллярии удаляют застрявшие между иглами посторонние частицы. Некоторые педицеллярии снабжены ядовитыми железками.

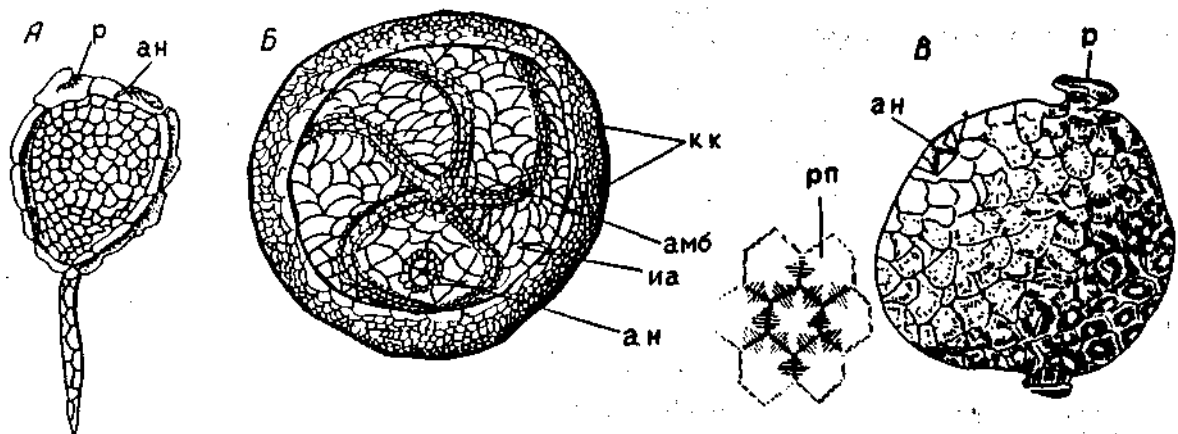
Для иглокожих характерно наличие амбулякральной системы, которая в основном обеспечивает передвижение животных.

Рассмотрим амбулякральную систему на примере морской звезды. На аборальной стороне звезды интеррадиально расположена известковая пористая пластинка округлой формы - **мадрепоровая** пластинка. Поры пластинки ведут в каменистый канал, расположенный также интеррадиально и проходящий от аборальной к оральной стороне. На оральной стороне этот канал впадает в кольцевой, от которого отходят пять радиальных каналов.



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

Рисунок 58- Правильный морской еж



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

Рисунок 59- Характерные представители различных классов прикрепленных иглокожих

В кольцевой канал из интеррадиусов открываются пузыри с запасом жидкости, а от радиальных - отходят небольшие каналы, переходящие в многочисленные **амбулякральные ножки**. Ножки представляют собой тонкие

трубочки, заканчивающиеся присоской, растяжимые и мускулистые. С помощью ножек животное передвигается.

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

Иглокожие стеногалинные животные, но обитают от прибрежного мелководья до абиссальных глубин, ведут прикрепленный или подвижные образ жизни. Питаются растительной и животной пищей.

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

### **Подтип *Pelmatozoa* Стебельчатые или прикрепленные**

К подтипу относятся организмы, прикрепляющиеся при помощи стебля или непосредственно нижней (аборальной) поверхностью. Иногда во взрослом состоянии животные свободнолежащие. На верхней (оральной) стороне тела находится рот, к которому сходятся радиальные или амбулякральные желобки. Пища поступает в рот пассивно, с током воды, проходящим по амбулякральным желобкам.

Распространение- ранний кембрий - ныне.

### **Класс *Carpoidea* Карпоидеи**

Карпоидеи - лежащие стебельчатые животные (рисунок 59, А). Чашечка разнообразной формы с хорошо выраженной двусторонней симметрией. Нижняя (или брюшная) сторона плоская или вогнутая. Верхняя (или спинная) - выпуклая или плоская. Чашечка образована многоугольными табличками неправильных очертаний. Краевые таблички очень крупные. Стебель различной величины, чаще полый. В начальной части стебель широкий, затем суживается и к концу заостряется.

Карпоидеи вели придонный образ жизни, лежа на плоской (вогнутой) стороне, иногда закрепляясь стеблем как якорем.

Благодаря наличию в чашечке табличек разных размеров тело карпоидей могло сокращаться и расширяться наподобие мхов и т.о. вводить и выводить воду для питания и дыхания.

Карпоидеи - примитивная и слабо изученная группа иглокожих. Известны они со среднего кембрия, расцвет их приходится на кембрий и ордовик. Единичные экземпляры обнаружены в нижнем девоне.

### **Класс Thecoidea Текоидеи**

Текоидеи - палеозойские, прикрепленные, реже свободнолежащие иглокожие. Отличаются хорошо развитой радиальной симметрией. Чашечка мешковидная, шарообразная или дисковидная, состоит из многочисленных многоугольных подвижных табличек (рисунок 59, Б).

На верхней стороне находятся рот и анус. Имеется пять разветвленных амбулякров. Между пластинками амбулякральных полей находятся поры, служащие для выростов мягкого тела. Стебля у текоидеи не было.

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

### **Класс Cystoidea Цистоидеи, или морские пузыри**

Цистоидеи - первые иглокожие, которые были изучены. Вначале их принимали за минеральные образования («кристаллические яблоки»). К типу иглокожих цистоидеи отнесены в 1727 году шведским ученым Белленхалем. В дальнейшем Боух предложил рассматривать цистоидеи как класс. Детальная классификация Cystoidea разработана Иекелем в 1918 году.

Морские пузыри - короткостебельчатые или бесстебельчатые прикрепленные *Pelmatozoa* (рисунок 59, В). Их чашечка (тека) образована многочисленными, неправильными четырех-, пяти- и шестиугольными табличками. Таблички пронизаны порами и плотно прилегают друг к другу. Форма чашечки шарообразная или мешковидная. В центре верхней стороны чашечки находятся ротовое и анальное

отверстия. Между ними находится мадрепоровая пластинка или гидropора и гонопора. Последняя служит для выхода половых продуктов.

Особенностью цистоидей является система пор. Наиболее распространены ромбопоры. Число пор может быть различным. Цистоидеи были исключительно бентосными животными, большинство форм прирастало к субстрату стеблем, реже - чашечками. Некоторые цистоидеи в начале жизни вели прикрепленный образ жизни, затем, потеряв стебель, свободно лежали на грунте. Отдельные виды цистоидей жили недолго. Остатки же цистоидей встречаются часто и могут быть использованы как руководящие формы. Распространение - ордовик - девон.

### **Класс Crinoidea Криноидеи или морские лилии**

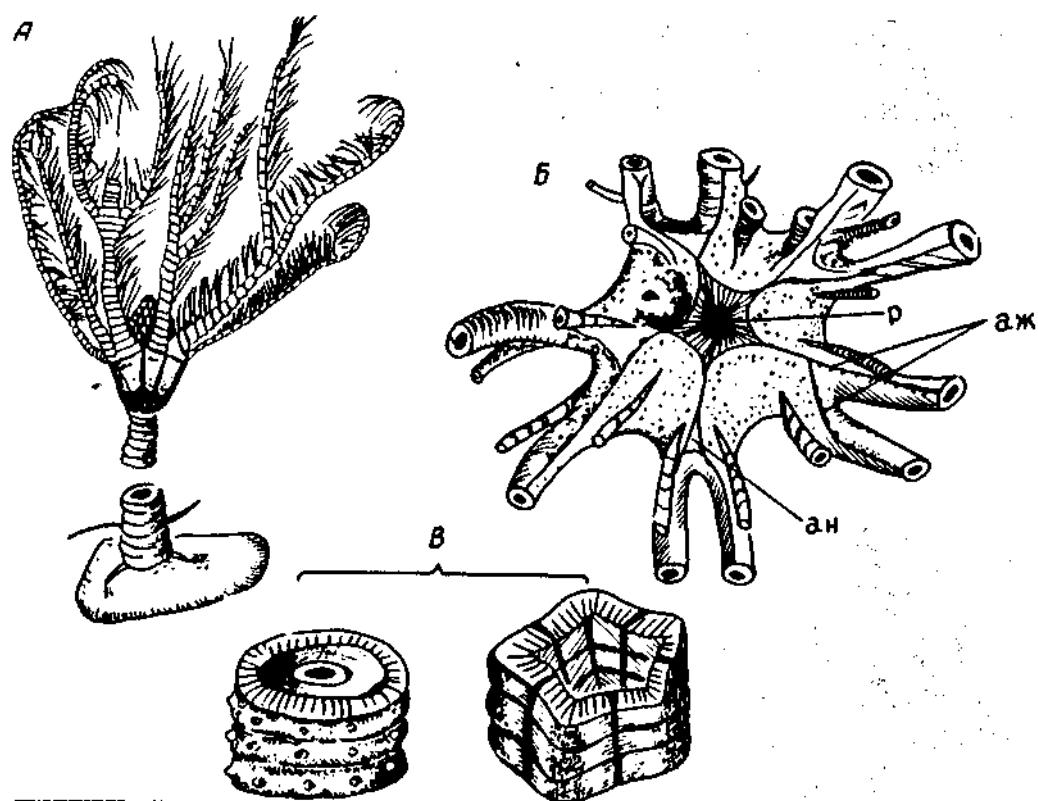
**Общая характеристика.** Основной частью скелета криноидей является чашечка, в которой заключены внутренние органы, от чашечки отходят стебель и «руки». «Руки» служат для захвата пищи и для дыхания. Чашечка вместе с «руками» составляет **крону** (рисунок 60). Верхняя часть чашечки называется **крышкой**. В центре ее находится рот, от которого отходят пять амбулякральных разветвляющихся желобков. В одном из интеррадиусов возвышается коническая анальная трубка. Интеррадиусы состоят из большого количества табличек. Скелет «рук» состоит из члеников, соединенных подвижно или неподвижно.

Научное изучение криноидей начато в 1821 году Дж. Миллером, который предложил их классификацию, основанную на строении чашек.

Целый ряд палеонтологов изучает стебли морских лилий (Р.Моор, О.С.Вялов, Р.С.Елтышева и др.).

Стебель криноидей (колонка) также образован расположенными друг над другом члениками. Они различаются высотой и диаметром. Стебель прикрепляется к морскому дну разветвленными корневидными образованиями или дисковидной табличкой. Иногда стебель обвивал водоросли, полипняки, раковины и т.д. Корень силурийского рода *Podolicrinus* имел значительное сфероидальное вздутие с внутренними перегородками, разделяющими его на камеры. Камеры были наполнены газом, а сам корень служил плавательным аппаратом при планктонном образе жизни.





А – общий вид современной морской лилии *Salamoscrinus diomedal*; Б – оральная (брышная) часть чашечки: р – ротовое отверстие, ан – анус, аж – амбулякральные желобки; В – фрагменты стеблей палеозойских лилий.

Рисунок 60- Представители класса Crimoidea

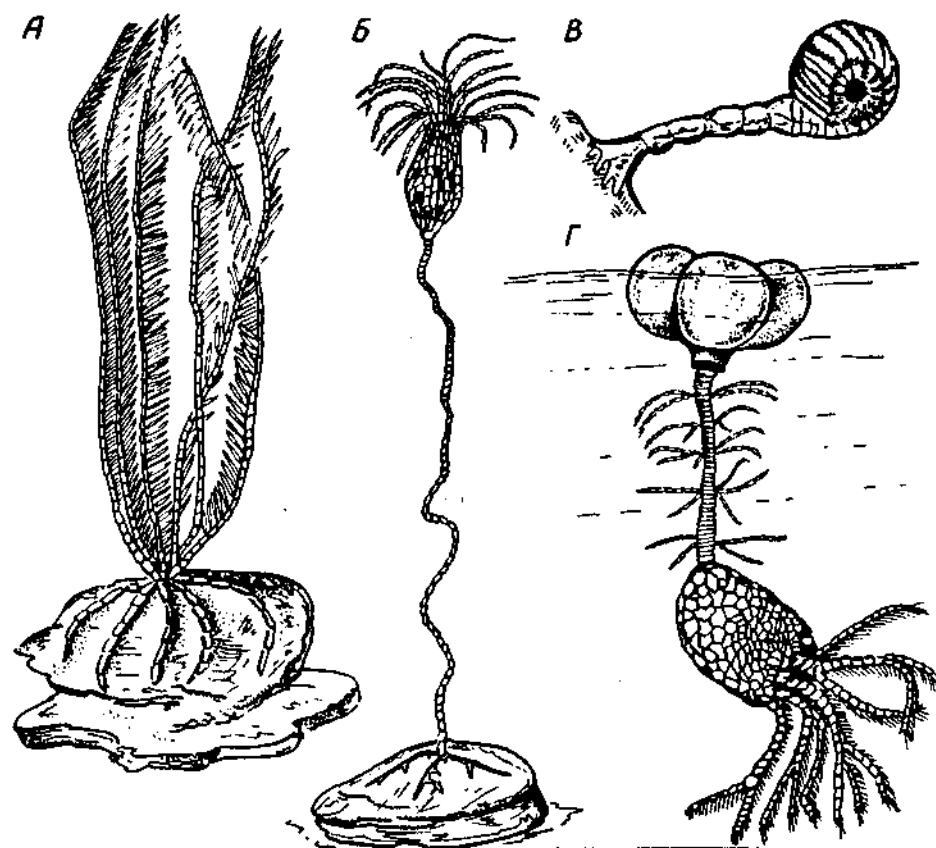
На нижнем конце стебля у морских лилий есть усики или **цирри**. Они являются органами прикрепления.

### Экология и тафономия

Морские лилии палеозоя и мезозоя обитали на небольших глубинах прибрежной полосы, часто под защитой рифов. Как современные, так и ископаемые лилии жили большими сообществами, так как их личинки не могли далеко перемещаться. Некоторые криноидеи способны к пелагическому образу жизни.

Условия жизни влияют на морфологию криноидей. На больших глубинах на илистом дне развиваются формы с тонким стеблем и хорошо развитыми «руками» (рисунок 60, Б). В прибрежном мелководье, на рифах наблюдаются морские лилии с коротким массивным стеблем и меньшим числом сочленений. У рифолюбивых

криноидей появляется двусторонняя симметрия. Некоторые палеозойские лилии обладали способностью свертываться в спираль (рисунок 60, В).



А-Г – различные морские лилии: А – почти без стебля, обитательница подвижных вод; Б – с тонкими хрупкими стеблями (живет в малоподвижных водах); В – со свернувшимся в спираль стеблем (обитает на склонах рифов); Г – с пузыревидными образованиями у корней – лоболитами (планктонная форма)

Рисунок 61- Изменение строения криноидей в зависимости от образа жизни и среды обитания

В палеозойских и мезозойских отложениях находят целые пласты криноидных известняков (сложены члениками лилий).

Первые достоверные находки криноидей известны в ордовике. Широко распространены они в силуре, девоне, карбоне и перми. Мезозойские и кайнозойские криноидеи многочисленны, но еще слабо изучены.

При изучении ископаемых остатков криноидей описывают обычно членики стеблей, которые хорошо сохраняются в ископаемом состоянии.

Главное внимание уделяют форме членика, каналу и характеру сочленения члеников.

Среди отечественных исследователей криноидей следует назвать Р.Ф.Геккера, Н.Н. Яковлева, Ю.А.Дубатолову, Г.А. Стукалину.

### **Подтип Eleutherozoa Подвижные**

К этому подтипу относятся свободноподвижные пятиугольно-дисковидные, шаро-, звездо- или червеобразные иглокожие с разнообразными скелетом, иногда в виде панциря. Оральная сторона тела, в центре которой находится рот, обращена книзу. Анальное отверстие находится на аборальной стороне. Амбулякральные желобки замкнутые.

Распространение - средний кембрий - ныне.

### **Класс Asteroidea Морские звезды**

В класс включены звездообразные свободно двигающиеся плоские придонные иглокожие. Тело их состоит из центрального диска и пяти «рук» (рисунок 62, А). Рот и амбулякральные ножки находятся на нижней стороне тела. Пища поступает в рот при движении воды или активно захватывается. Анальное отверстие расположено на верхней стороне тела.

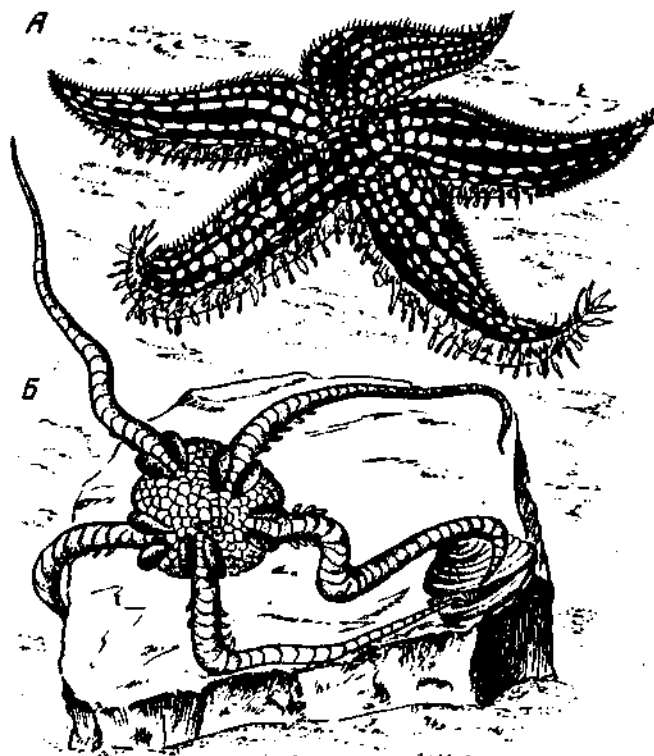
Asteroidea - исключительно морские, донные стеногалинные животные. Живут преимущественно в литорали, но встречаются на всех глубинах моря, вплоть до абиссали. Звезды обитают на скалистых, илистых, песчаных грунтах, нередко заселяют участки дна большими сообществами.

Морские звезды - хищники, пищей им служат моллюски, черви, ракообразные. Иногда звезды зарываются в ил и питаются донными осадками.

Остатки Asteroidea обнаружены в отложениях всех геологических систем, начиная с ордовика, но находки их редки и поэтому сведения о вымерших группах отрывочны. Скелет морских звезд после смерти животного распадается, поэтому в ископаемом состоянии сохраняются только те формы, которые зарывались в ил. Кроме цельных остатков и фрагментов скелета в ископаемом состоянии встречаются следы лежания и зарывания морских звезд. Ввиду редкости находок морские звезды не имеют геологического значения.

## Класс *Orphiuroidea* Офиуры или змеехвостки

Класс объединяет свободноживущих бентосных хищников, обладающих пятилучевой симметрией (рисунок 62, Б). Тело офиур состоит из сплющенного диска и пяти резко обособленных от него «рук», чего не наблюдается у морских звезд. «Руки» офиур очень подвижны, с их помощью животные передвигаются и хватают добычу. У некоторых офиур «руки» древовидно ветвятся и имеют причудливую форму. Такова, например, живущая в Баренцовом море крупная (диаметр до 1 м) офиура «голова медузы» (род *Gyorgyocerphalus*). Своеобразен у офиур и скелет лучей. Амбулякральные пластинки находятся внутри луча и составляют «позвонки» «рук» офиур. В связи с этим заходящие в «руки» участки полости тела сжаты. Амбулякральные ножки офиур не имеют присосок и являются органами осязания и дыхания.



А – *Asteroidea* морская звезда (род *Abteria*); Б – офиура (род *Ophiuroplavia*)

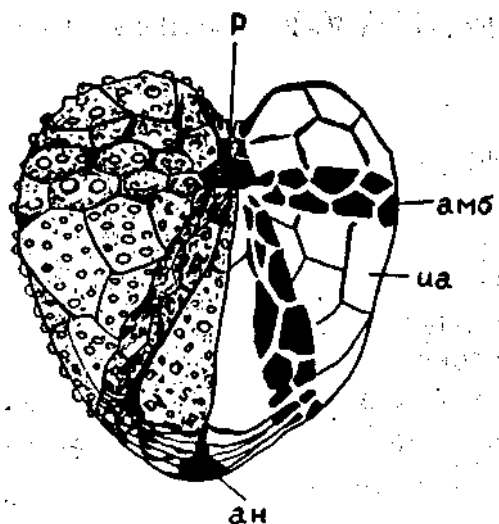
Рисунок 62- Современные представители некоторых подвижных иглокожих

В ископаемом состоянии обычно сохраняются элементы скелета офиур: фрагменты центрального диска, отдельные позвонки.

Распространение - ранний ордовик - ныне.

## Класс Echinoidea Морские ежи

Морские ежи - подвижные иглокожие, имеющие радиально - или двусторонне - симметричное тело различной формы - от шарообразной до сердцевидной. Морские ежи не имеют свободных амбулякров и открытых амбулякральных желобков (рисунок 63).



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

Рисунок 63- Неправильный морской еж

Скелетные пластинки панциря покрыты сверху тонким слоем эпителия. Панцирь имеет два отверстия - рот, окруженный околоротовым полем - **перистомом**, и анус, вокруг которого располагается прианальное поле, или **перипрокт**. Перипрокт состоит из пяти меридиональных полей амбулякральных пластинок, чередующихся с пятью интер амбулякральными полями.

Пищеварительная система занимает осевое положение, включает глотку, пищевод и кишечник. Амбулякральная система состоит из каменистого, кольцевого и радиального каналов. Имеются нервная и кровеносная системы. Функцию дыхания выполняет амбулякральная система. Животные раздельнополые. По типу панциря морские ежи делятся на две группы: правильные и неправильные. У правильных ежей панцирь близок к полусферическому, выдерживается симметрия, близкая к пятилучевой, рот и анус находятся на противоположных сторонах тела. У

неправильных ежей рот и анус располагаются на нижней половине тела, симметрия двусторонняя.

Наиболее древние ежи появились в ордовике. Встречаются ископаемые морские ежи в мелководных палеозойских отложениях. Период расцвета ежи пережили в мезозое, особенно в юрский и меловой периоды. Они приобретают большое значение для определения возраста меловых отложений. В кайнозое ежи также сохраняют важное геологическое значение.

В нашей стране изучением морских ежей занимались Н.А.Пославская, О.И.Шмидт, А.Н. Соловьева и др.

### **Вопросы и задания для самопроверки:**

1. *Дайте общую характеристику иглокожих.*
2. *Из каких элементов состоит амбулякральная система и каково ее назначение?*
3. *Классификация *Pelmatozoa*.*
4. *Приведите характеристику классов *Cystoidea* и *Thecoidea* (морфология, образ жизни, геологическое значение).*
5. *Морские лилии - строение, образ жизни, геологическое значение.*
6. *Общая характеристика *Eleutherozoa*.*
7. *Морские ежи - строение, образ жизни, геологическое значение.*

## **7 Палеоботаника**

### **7.1 Задачи и методы палеоботаники**

Палеоботаника - раздел палеонтологии, который изучает растительный мир прошлых геологических эпох.

Ископаемые растения являются исходным материалом твердых горючих полезных ископаемых (каустобчометов) - каменных и бурых углей, торфов. Низшие

морские растения (водоросли) обладают минеральным скелетом и являются породообразующими. Они принимают участие в формировании диатомитов, трепелов, пещего мела, рифогенных известняков.

Остатки ископаемых растений имеют стратиграфическое значение при корреляции континентальных отложений.

В процессе жизнедеятельности растения образуют большое количество спор и пыльцы. Споры низших растений, пыльца высших растений планетарно распространялись в прошлые геологические эпохи, распространяются так и поныне.

Пыльца растений переносится ветрами, временными и постоянными водными потоками и может захороняться как в морских, так и в континентальных осадках. Это позволяет сопоставлять разновозрастные морские и континентальные толщи.

Целиком ископаемые растения практически не встречаются. Обычно отдельно захороняются листья, куски древесины, кора, шишки, семена, плоды. Нередко в палеоботанической практике фрагменты одного растения описываются под различными родовыми и видовыми названиями.

Лучше всего в ископаемом состоянии сохраняются растения, имевшие при жизни твердый минеральный остов («скелет»), к таким растениям относятся водоросли, имеющие кальцитовый, магнезитовый или кремневый «скелет». Из наземных растений обычно сохраняются те, ткани которых содержат стойкие органические вещества - кутин, пектин, лигнин, смолу и камедь. Остатки растений, сохранившие первичное ведество, называются **фитолеймы**.

Растительное вещество часто подвергается минерализации: окаменевают древесина, листья, спорангии, плоды, семена. Наземные растения могут сохраняться в виде отпечатков листьев, коры, внутренних полостей стволов и стеблей.

Отпечатки находят в типичных осадочных породах, а также в известковых туфах - травертинах. Особый тип сохранности - захоронение пыльцы хвойных растений в янтаре.

Низшие растения иногда оставляют следы своей жизнедеятельности. Это следы сверления или прикрепления к стволам высших растений.

За растения иногда ошибочно принимают следы жизнедеятельности или части некоторых животных, формы кристаллизации некоторых минералов (дендриты). Образования, напоминающие растения, называются **фитоморфозами** или **фукоидами**.

Основными методами изучения ископаемых растений являются следующие.

1. **Органографический** - метод изучения остатков растений и их отпечатков, когда исследуются все доступные наблюдению признаки (размер и форма листьев, характер жилкования и др.)

2. **Палеоксикологический** - метод анатомического изучения ископаемой древесины. Важными признаками являются форма и строение элементов проводящей ткани, наличие и форма пор и т.п. Для исследований готовят ряд срезов или шлифов в строго определенных направлениях.

3. **Эпидермально-кутикулярный** - метод изучения кутикулы и эпидермиса. **Кутикула** или надкожица - плотное, очень устойчивое вещество, подобное воску или жиру. Оно покрывает снаружи клетки эпидермы наземных растений. На внутренней стороне кутикулы сохраняется отпечаток клеток кожицы - эпидермы. В ископаемом состоянии кутикула и эпидерма встречаются в виде пленок на листьях и стеблях. Кутикулу осветляют химическим способом и затем изучают под микроскопом форму клеток, строение устьиц и т.д.

4. **Палеокарпологический** - метод изучения семян и плодов. Для их извлечения породу специально обрабатывают: размачивают в воде, раствор процеживают через сито (диаметр отверстий 0,25 мм), осадок высушивают. Из сухого остатка под микроскопом отбирают растительные остатки. Этот метод позволяет судить о травянистой и кустарниковой растительности, которая в ископаемом состоянии не оставляет других следов.

5. **Палинологический** или **спорово-пыльцевой** - метод изучения спор и пыльцы. В ископаемом состоянии сохраняется внешняя оболочка спор и пыльцы - экзина. Она содержится в осадочных породах различного происхождения. Для извлечения спор и пыльцы породу дробят, обрабатывают химическими реактивами. Затем при помощи тяжелых жидкостей (используемых в минералогии),



органические остатки отделяют от неорганических. Споры и пыльца различаются между собой формой и размерами, характером скульптуры экзины и т.п.

В последние годы палинологический метод широко используется в палеоботанике.

В целом же для изучения ископаемых растительных сообществ необходимо применять весь комплекс перечисленных методов.

## **7.2 Классификация растений**

**Семейство *Thallophyta*.** Низшие растения слоевцовые или талломные.

К низшим растениям относятся водоросли, бактерии, грибы, миксомицеты и лишайники.

Бактерии принимали участие в различных биохимических процессах на Земле, начиная с архея.

Грибы в ископаемом состоянии встречаются редко, в основном в виде плодовых тел, спор и спорангиев.

Лишайники - это симбиоз грибов и водорослей, в ископаемом состоянии встречаются редко.

**Миксомицеты** (слизистые грибы) представляют собой протоплазматические тела, в ископаемом состоянии находки их проблематичны.

Водоросли, в отличие от других групп низших растений являются автотрофными, т.е. они способны самостоятельно получать органические вещества из неорганических, так как в их клетках присутствует хлорофилл.

Кроме него, в клетках водорослей водержатся красящие вещества - пигменты, обуславливающие различную окраску водорослей.

Водоросли не являются самостоятельным типом. Понятие «водоросли» объединяет 10 типов низших растений, имеющих общую водную среду обитания. Незначительная часть их может существовать во влажной почве и даже в сухих местах. В морской среде водоросли могут входить в состав планктона и бентоса.

Тело водорослей отличается большим разнообразием. Известны одно- и многоклеточные формы, иногда в многоклеточном талломе (слоевище) встречаются ответвления, напоминающие корни и стебли высших растений.

Водоросли размножаются вегетативным делением и с помощью подвижных и неподвижных спор. У некоторых групп наблюдается половое размножение или чередование полового и бесполого поколений.

В ископаемом состоянии встречаются следующие типы водорослей: Cyanophyta (сине-зеленые), Rhodophyta (красные или багряные), Chrysophyta (золотистые), Diatomeae (диатомовые), Xanthophyta (Heterocontae) - желто-зеленые, Pyrrophyta (пирофитовые), Phaeophyta (бурые), Chlorophyta (зеленые) и Charophyta (харовые). Указанные типы водорослей используются для определения возраста и для реконструкции условий осадкообразования и особенно рифообразования.

Известны водоросли с протерозоя. Особую роль они играли в палеозое, мезозое и кайнозое.

Среди исследователей водорослей следует назвать А.П.Карпинского, М.В.Заславскую, А.Д.Миклухо-Маклая, В.Д.Салтовскую, Б.И.Чувашова и др.

### **Семейство Telomorphyta. Высшие растения.**

Высшие или теломные растения обитают преимущественно на суше. Наиболее вероятными предками их являются бурые водоросли (Nematophyta). Тело высших растений делится на корни, стебель и листья. У наиболее примитивных наземных растений тело представляет собой разветвленную ось. Конечные разветвления оси называются теломы. Теломы соединялись промежуточными участками - **мезомами**. Из системы теломов и мезомов возникли листья. У примитивных теломных листьев возникли из выростов эпидермы и получили название **филлоидов**.

Листья являются органами фотосинтеза, газообмена, хранилищем питательных веществ. Корень развивается из корневищеподобных ответвлений стебля и выполняет функции прикрепления растений, поглощения и доставки влаги. Клетки высших растений подразделяются на **ткани**: покровную, основную, проводящую, образовательную (камбий). Весьма важной является проводящая ткань. По ее каналам доставляются вода и органические вещества. Проводящая система высших

растений состоит из древесины (**ксилемы**) и луба (флоэмы) и образует цилиндр или стелу.

Покровные ткани защищают растения от колебаний температуры. Механические (образовательные) ткани придают растению прочность.

Для размножения всех высших растений характерно чередование поколений: полового **гаметофита** и бесполого - **спорофита**.

Спорофиты содержат многочисленные спорангии (микро- и мегаспорангии), а гамето - фиты - мужские и женские гаметангии.

Высшие растения подразделяются на пять типов: Psilopsida (псилофитовые), Bryopsida (моховидные), Lycopsida (плауновидные), Sphenopsida (ченистостебельчатые), Pteropsida (папоротниковидные). Типы подразделяются на классы и порядки.

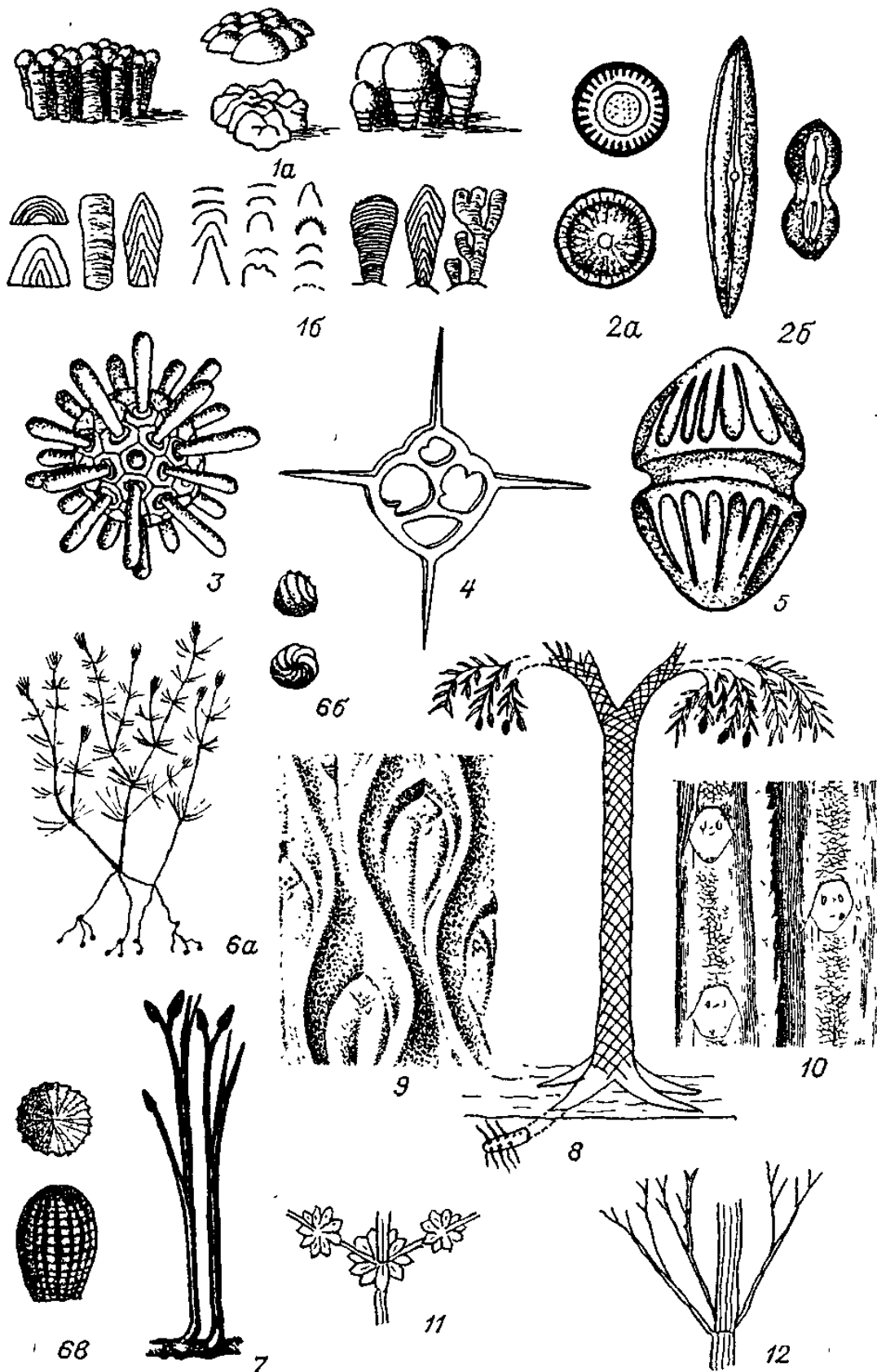
Распространение - палеозой (силур) - ныне.

### **Методика сбора ископаемых высших растений**

Большая часть макроскопических остатков растений представлена листьями. Реже встречаются остатки плодов, семян, окаменелая древесина, цветки.

Встречаются остатки растений во всех типах континентальных осадочных горных пород - от конгломератов до глинистых сланцев. Наилучшую сохранность имеют остатки растений в прослоях сланцев среди угольных пластов. Сохраняются остатки растений в туфовых песчаниках и пепловых туфах. Иногда встречаются листья в морских осадках.

Для изучения растительных остатков находят пласт с ними в коренном залегании, из него извлекают крупные образцы, которые хорошо упаковывают (заворачивают в бумагу, перекладывают ватой, перевязывают шпагатом) и перевозят в лаборатории. Так же тщательно отбираются образцы (пробы) для извлечения спор и пыльцы.



1 – цианеи, 2-6 – водоросли, 7 – псилофитовые, 8-10 – пикоподифиты, 10-12 -  
эquisетофиты

Рисунок 64- Низшие и высшие растения

Успехи отечественной палеоботаники обусловлены трудами таких ученых как А.Н. Криштофович, И.В.Палибин, М.Ф.Нейбург, С.В. Мейен, В.Н. Сукачев, И.М.Покровская, С.Н. Наумова и многие другие.

**Вопросы и задания для самопроверки:**

1. *Что изучает палеоботаника?*
2. *Назовите методы изучения остатков растений.*
3. *Какова классификация низших растений?*
4. *Дайте характеристику водорослей.*
5. *Назовите основные особенности высших растений.*
6. *Какова методика сборов остатков растений?*

## Список использованных источников

- 1 Михайлова, И.А. Палеонтология; в 2Т. Том 1/ И.А. Михайлова, О.Б. Бондаренко М.: Изд-во МГУ, 1997. - 446 с.
- 2 Михайлова, И.А. Палеонтология; в 2Т. Том 2/ И.А. Михайлова, О.Б. Бондаренко М.: Изд-во МГУ, 1997. – 385 с.
- 3 Хаин, В.Е. Историческая геология/ В.Е.Хаин, Н.В.Короновский, Н.А.Ясаманов М.: Изд-во МГУ, 1997. – 448 с.
- 4 Маслов, В.П. Атлас пороодообразующих организмов (известковых и кремневых)/ В.П. Маслов М.: Издательство наука, 1973 - 266 с.
- 5 Историческая геология с основами палеонтологии /Е.В.Владимирская, [и др]. Л.: Издательство Недра, 1985 - 423 с.
- 6 Богоявленская, О.В. Основы палеонтологии: учебник для ВУЗов. / О.В. Богоявленская, М.В. Федоров - М.: Недра, 1990. - 208 с.
- 7 Стратиграфический кодекс. Спб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2006.
- 8 Дополнения к стратиграфическому кодексу России. Спб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2000. 112 с.
- 9 Попов, Ю.В. Геохронология. Периодизация геологической истории// Открытый образовательный геологический ресурс; Режим доступа: <http://porovgeo.professorjournal.ru>
- 10 Пахневич, А.В. Проблемы эволюции// Проблемы эволюции; Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru>
- 11 Марков, А. Хронология далекого прошлого// Элементы большой науки; Режим доступа: <http://elementy.ru/lib/430055>



**Приложение А  
(обязательное)**

**Стратиграфическая схема Волго-Уральской провинции**

Таблица А.1

Эра	Система	Отдел	Ярус	Подъярус, надгоризонт	Горизонт	Свита	Продуктивные пласты	Нефтегазонос ные комплексы	
Палеозойская PZ	Пермская P	Татарский (верхний)	Вятский P <sub>3v</sub>		Вятский P <sub>3v</sub>	Кутулукская			
			Северодвинский P <sub>3s</sub>		Северодвинский P <sub>3s</sub>	Малокинельская			
		Биармийский (средний) P <sub>2</sub>	Уржумский P <sub>2ur</sub>			Уржумский P <sub>2ur</sub>	Аманакская		
							Большекинельская		
			Казанский P <sub>2kz</sub>	Верхний		Поволжский P <sub>2kz</sub>	Сокская		
				Нижний		Сокский P <sub>2sk</sub>	Гидрохимическая		
						Калиновская	КС		VIII - Уфимско- казанский терригенный
			Уфимский P <sub>1u</sub>		Шешминский P <sub>1šš</sub>		У <sub>1</sub> У <sub>2</sub>		
		Приуральский (нижний) P <sub>1</sub>	Кунгурский P <sub>1k</sub>			Иренский P <sub>1in</sub>		P <sub>I</sub>	VII - Нижнепермский карбонатный
						Филипповский P <sub>1fl</sub>		P <sub>II</sub> P <sub>III</sub>	
						Саранинский P <sub>1sn</sub>			
			Аргинский P <sub>1ar</sub>			Саргинский P <sub>1sr</sub>		P <sub>IV</sub> P <sub>V</sub>	
						Иргинский P <sub>1ir</sub>			
						Бурцевский P <sub>1br</sub>			
			Сакмарский P <sub>1s</sub>			Стерлитамакский P <sub>1st</sub>		P <sub>VI</sub> P <sub>VII</sub>	
						Тастубский P <sub>1ts</sub>			
		Ассельский P <sub>1a</sub>			Шиханский P <sub>1šh</sub>		P <sub>VIII</sub>		
					Холодноложский P <sub>1hl</sub>				



Продолжение таблицы А.1

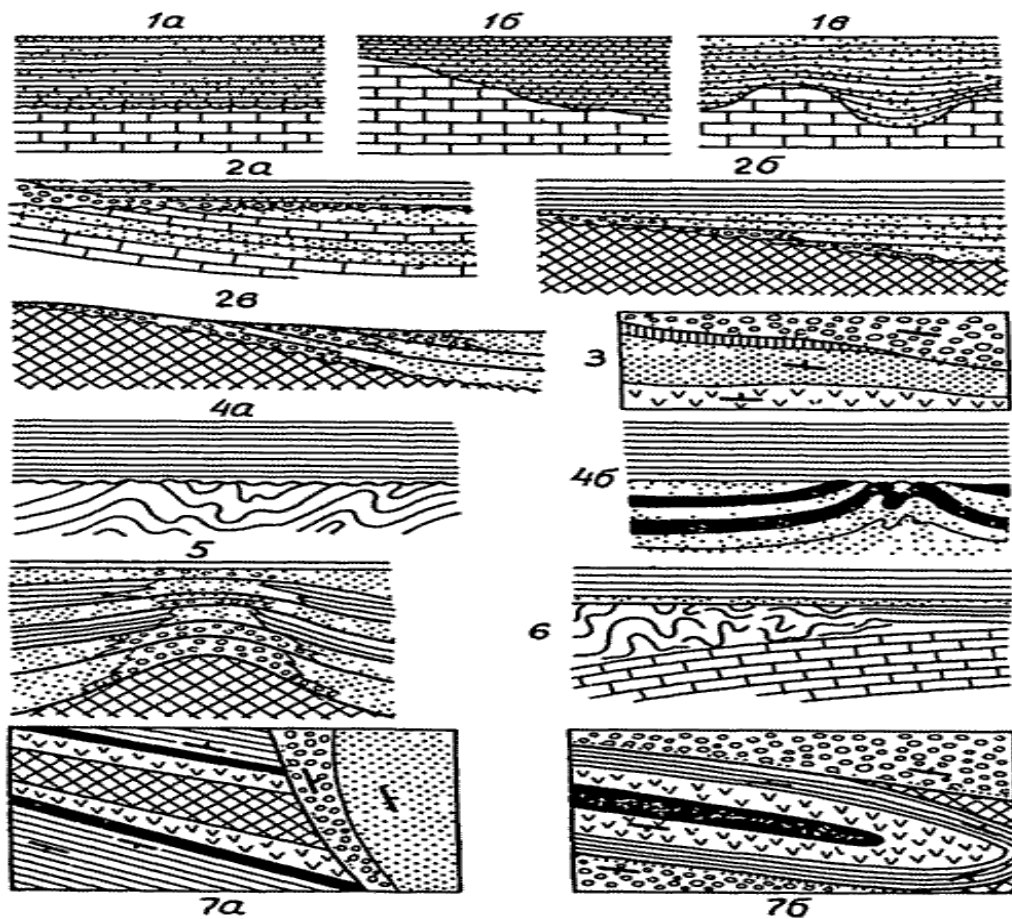
Эра	Система	Отдел	Ярус	Подъярус, надгоризонт	Горизонт	Свита	Продуктивные пласты	Нефтегазон осные комплексы	
	Каменноугольная С	Верхний С <sub>3</sub>	Гжельский С <sub>3g</sub>		Мелеховский		Г	VI - Каширско- верхнекаменноугольный карбонатный	
					Ногинский С <sub>3ng</sub>				
					Павловопосадский С <sub>3pp</sub>				
					Добрятинский С <sub>3db</sub>				
			Касимовский С <sub>3k</sub>		Дорогомилловский С <sub>3dr</sub>				
					Хамовнический С <sub>3hm</sub>				
		Средний С <sub>2</sub>	Московский С <sub>2m</sub>	Верхний С <sub>2m2</sub>		Мячковский С <sub>2mč</sub>			Мч
						Подольский С <sub>2pd</sub>			Пд
				Нижний С <sub>2m1</sub>		Каширский С <sub>2kš</sub>			Кр А <sub>0</sub>
						Верейский С <sub>2vr</sub>			А <sub>1-3</sub> А <sub>1</sub> А <sub>2</sub> А <sub>3</sub>
			Башкирский С <sub>2b</sub>			Мелекесский С <sub>2ml</sub>			А <sub>4</sub>
						Черемшанский С <sub>2čm</sub>			А <sub>5</sub> А <sub>6</sub>
						Прикамский С <sub>2pk</sub>			
						Северокельтменский С <sub>2sk</sub>			
						Краснополянский С <sub>2krs</sub>			
						Вознесенский С <sub>2vs</sub>			
		Нижний С <sub>1</sub>	Серпуховски й С <sub>1s</sub>	Верхний С <sub>2s2</sub>		Запалтубинский		Сп	
						Протвинский С <sub>1pr</sub>			
				Нижний С <sub>2s1</sub>		Стешевский С <sub>1st</sub>			
						Заборьевски й С <sub>2zb</sub>	Тарусский С <sub>1ts</sub>		
			Визейский С <sub>1v</sub>	Окский н/гор С <sub>1ok</sub>		Веневский С <sub>1vn</sub>		О <sub>1</sub> О <sub>2</sub> О <sub>3</sub> О <sub>4</sub>	
						Михайловский С <sub>1ml</sub>		О <sub>5</sub> О <sub>5a</sub> О <sub>6</sub>	
						Алексинский С <sub>1al</sub>			
	Тульский С <sub>1tl</sub>					Тл			
					IV - Окско-башкирский карбонатный				

Продолжение таблицы А.1

Эра	Система	Отдел	Ярус	Подъярус, надгоризонт	Горизонт	Свита	Продуктивные пласты	Нефтегазоносные комплексы		
	Каменноугольная С	Нижний С <sub>1</sub>	Визейский С <sub>1v</sub>	Кожимский н/горизонт С <sub>1kz</sub>	Бобриковский С <sub>1bb</sub>		Б <sub>2</sub>	III - Визейский терригенный		
					Радаевский С <sub>1rd</sub>		С <sub>II</sub> С <sub>III</sub> С <sub>IV</sub> С <sub>V</sub> С <sub>VI</sub>			
			Турнейский С <sub>1t</sub>		Косьвинский С <sub>1ks</sub>					II - Франско-турнейский карбонатный
					Кизеловский С <sub>1kz</sub>			Т <sub>1</sub>		
					Черепетский С <sub>1çr</sub>			Т <sub>2</sub>		
					Упинский С <sub>1up</sub>			Т <sub>3</sub>		
					Малевский С <sub>1ml</sub>					
	Гумеровский									
	Девонская D	Верхний D <sub>3</sub>	Фаменский D <sub>3fm</sub>	Заволжский D <sub>3zv</sub>	Зиганский D <sub>3zg</sub>			Зл, Дф <sub>I</sub>		
					Хованский D <sub>3hv</sub>					
					Озерский D <sub>3oz</sub>					
				Орловский D <sub>3or</sub>	Плавский D <sub>3pl</sub>			Дф <sub>II</sub> , Дф <sub>III</sub>		
					Оптуховский D <sub>3op</sub>					
					Лебедянский D <sub>3lb</sub>					
			Липецкий D <sub>3lp</sub>	Елецкий D <sub>3el</sub>			Дкт-1			
				Задонский D <sub>3zd</sub>						
				Волгоградский D <sub>3vg</sub>						
			Франский D <sub>3fr</sub>	Верхний D <sub>3fr3</sub>	Ливенский D <sub>3lv</sub>			Дфр <sub>1</sub>	Дкт-2	
					Евлановский D <sub>3ev</sub>					
				Средний D <sub>3fr2</sub>	Мендымский (воронежский+речицкий) D <sub>3md</sub>			Дфр <sub>2</sub>	Дкт-3	
					Доманиковский (семилукский) D <sub>3dm</sub>			Дфр <sub>3</sub>		
	Нижний D <sub>3fr1</sub>	Саргаевский D <sub>3sr</sub>			Дфр <sub>4</sub>					
		Кыновский (тиманский) D <sub>3kn</sub>			Дкп					
								I - Нижне девонско-ко-франск		

Продолжение таблицы А.1

Эра	Система	Отдел	Ярус	Подъярус, надгоризонт	Горизонт	Свита	Продуктивные пласты	Нефтегазоно- сные комплексы			
		Средний D <sub>2</sub>	Живетский D <sub>2gv</sub>	Верхний	Пашийский D <sub>3рš</sub>		D <sub>0</sub> , D <sub>I-1</sub> , D <sub>I-2</sub>	I - Нижнедевонско-франский терригенно-карбонатный			
				Староосольский D <sub>2st</sub>	средн.	Муллинский D <sub>2ml</sub> Ардатовский D <sub>2ar</sub>			D <sub>II-1</sub> , D <sub>II-2</sub> D <sub>III-0</sub> , D <sub>III-1</sub> , D <sub>III-2</sub>		
					нижн.	Воробьевский D <sub>2vr</sub>			D <sub>IV-1</sub> D <sub>IV-2</sub> D <sub>IV-0</sub>		
				Эйфельский D <sub>2ef</sub>	Афонинский D <sub>2af</sub>	Черноярский D <sub>2čr</sub>					
			Мосоловский D <sub>2ms</sub> Клинцовский D <sub>2kl</sub>				D <sub>V-0</sub> D <sub>V-1</sub> D <sub>V-2</sub> D <sub>V-3</sub>				
			Эмский D <sub>1e</sub>			Глушанковский D <sub>1gl</sub>	Бийский D <sub>2bs</sub>			D <sub>VI-1</sub> D <sub>VI-2</sub>	
				Койвенский D <sub>1kv</sub> Вязовский D <sub>1vz</sub>			D <sub>VII-1</sub> D <sub>VII-2</sub> D <sub>VII-3</sub>				
		Такатинский D <sub>1tk</sub>									
		Силур S									
		Ордовик O									
		Протерозойская PR	PR <sub>2</sub>	Венд V Рифей R							
				PR <sub>1</sub>							
		Архейская AR									



1 — стратиграфическое (параллельное) (а — параллельное налегание, б — параллельное прилегание, в — плащеобразное облекание); 2 — краевое (а — трансгрессивное перекрытие, б — трансгрессивное прилегание; в — регрессивное прилегание); 3 — географическое (картографическое); 4 — угловое (а — региональное, б — местное); 5 — рассеянное (дисперсное); 6 — подводно-оползневое; 7 — азимутальное (а — региональное, б — местное). Несогласия 3, 7 изображены в плане, остальные — в профиле

Рисунок А.1- Основные виды несогласий, по В.Е. Хаину, 1964