**Палеонтология ископаемых животных**

**1. Эволюция ископаемых беспозвоночных**

Палеонтология – раздел исторической геологии, изучающий остатки древних животных и растений. Объектом исследований являются их ископаемые остатки и следы жизнедеятельности. Палеонтология изучает видовой состав ископаемых организмов, их морфологию и изменчивость, решает вопросы эволюции, восстанавливает основные направления развития животных и растений. Она подразделяется на палеозоологию и палеоботанику. Мы основное внимание посвятим палеозоологии.

Формы сохранности ископаемых организмов

Древние организмы сохраняются в породах в разном состоянии и разделяются на:

1. Остатки организмов сохранившихся:

· полностью (в мерзлоте, в янтаре),

· частично как скелеты или их фрагменты (в свою очередь подразделяются на измененные и не измененные).

2. Отпечатки мягких и твердых частей.

3. Слепки внутреннего и внешнего ядра.

4. Следы жизнедеятельности (ползания, хождения, зубов на скелетах).

5. Продукты жизнедеятельности – постройки известь выделяющих водорослей – строматолиты.

Сохранность ископаемых остатков определяется многими факторами. Это физико-географические условия, тип осадка и т.д. Наилучшими условиями для сохранности обладает водная среда. Морские отложения, поэтому содержат наибольшее количество видов ископаемых организмов.

Условия среды обитания определяют существование и эволюцию животного и растительного мира. Они подразделяются на две группы. К 1 группе относятся пищевые связи организмов, ко 2 – физико-географические. Это состав и температура среды обитания, глубина водного бассейна, его освещенность, климатические факторы.

Для морской среды главным фактором является соленость воды. В бассейнах с нормальной соленостью органический мир наиболее разнообразен. В условиях пониженной или повышенной солености многие виды животных исчезают.

Важным фактором в морях является глубина, которая определяет динамические условия и температурный режим среды обитания, тем самым, влияя на развитие определенных видов организмов. В морях и океанах различают в зависимости от глубины несколько зон.

I – литораль – сфера приливов и отливов

II – неритовая (шельфовая) мелководная прибрежная

Ш – батиаль – средних глубин (охватывает континентальный склон)

IV – абиссаль – больших глубин и глубоководных впадин

По образу жизни морские организмы делятся на три группы.

I. Бентосные (донные) или бентос. Образ жизни разнообразный:

А – прикрепленный ко дну, б – зарываются в ил, в-ползают по дну, г – плавают.

II. Активно плавающие организмы или нектон. Легко передвигаются в горизонтальном и вертикальном направлениях. Могут подразделяться по глубинам обитания. Это, в основном, рыбы.

III. Планктонные (пассивно плавающие) организмы или планктон. Такие организмы пассивно плавают или держатся на плаву с помощью специальных органов. Их перемещения происходят за счет морских течений. К таким видам относятся водоросли, микроорганизмы, рачки, моллюски и др.

Растения в морях обитают только в зонах, куда проникает солнечный свет (~200 м), наиболее благоприятные зоны I, II и V.

На суше влияние на размещение организмов оказывает климат, рельеф, состав пород, развитие водных бассейнов (реки, озера).

Животный и растительный мир состоит из огромного количества видов. Чтобы ориентироваться в этом многообразии ученый К. Линней создал современную систематику, в которой за единицу принят вид – группа особей, обладающих общими морфологическими, биологическими и генетическими признаками. Запись производится в порядке от крупного подразделения к наименьшему, например:

ТИП Phylum

КЛАСС Classis

ОТРЯД Ordo

СЕМЕЙСТВО Familia

РОД Genus ВИД Species

От вида к типу различия выступают резче.

Животный мир подразделяется на беспозвоночные, полухордовые и хордовые. Мы рассмотрим беспозвоночных.

Беспозвоночные включают следующие типы:

Тип PROTOZOA – ПРОСТЕЙШИЕ (см. «Фотоальбом палеонтологический»)

Тип SPONGIA – ГУБКИ

Тип ARCHEOCYATHI – АРХЕОЦИАТЫ

Тип COELENTERATA – КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ

Тип MOLLUSCA – МЯГКОТЕЛЫЕ

Тип BRACHIOPODA – БРАХИОПОДЫ

Рассмотрим некоторые из них.

ТИП ПРОСТЕЙШИЕ

К простейшим относятся одноклеточные организмы, тело которых состоит из одного или нескольких ядер и протоплазмы. Клетка заключена в оболочку, которая состоит из известкового или рогового материала. Размеры, как правило, микроскопические. Все жизненные функции выполняет клетка, а отдельные её участки органеллы контролируют отдельные процессы. Протоплазма выполняет координационные функции.

Основная масса простейших обитает в морях (~60%) и по образу жизни относится к планктону и бентосу. Многие простейшие являются паразитами животных и растений. Скопление раковин может привести к образованию горных пород, таких как мел, известняки, опоки и т.п.

Тип простейших подразделяется на 5 классов. Наиболее широко представленным и хорошо изученным является класс Sarcodina (САРКОДОВЫЕ). В этом классе рассмотрим два подкласса: Подкласс Foraminifera (Фораминиферы) и Подкласс Radiolaria (Радиолярии).

Подкласс Фораминиферы – основой систематики является строение раковин, которые могут быть однокамерными или многокамерными. Рассмотрим представителей двух отрядов.

Фузулиниды – очень важный для палеонтологии и стратиграфии верхнего палеозоя. Типичные представители: род Fusulina (Фузулина) (С2-С3), род Schwagerina (Швагерина) Р1.

Форма раковин – спирально-плоские, шаровидные, веретено – и дисковидные. Стенки известковые – одно- или многослойные. От древних форм к более молодым наблюдается эволюция в строении раковин – от однослойных к многослойным (до 4 слоев).

Род Nummulites – Нуммулиты (время жизни Палеоген). Раковина многокамерная известковая. Размер 3–10 мм до 10 см и более. Форма раковины дисковидная, спирально-плоскостная. Стенки скелета пористые. Элементы внутреннего строения пронизаны системой каналов. Поверхность раковины покрыта разнообразными линиями типа швов или ребер.

Образ жизни – фораминиферы относятся, в большинстве, к подвижному бентосу и обитают в морях с нормальной соленостью на сравнительно небольших глубинах (до 60 м). Есть виды, которые ведут планктонный образ жизни.

Геологическое значение. Пелагические фораминиферы участвуют в образовании донных илов, слагают известняки. Фораминиферы известны с Кембрия и поныне. В раннем палеозое типичными были однокамерные формы с агглютинированным составом. Расцвет донных фораминифер – поздний палеозой – со сложной известковой раковиной. В мезозое преобладают формы с многокамерными агглютинированными раковинами, которые с конца мезозоя и в кайнозое сменяются формами с известковыми раковинами. Благодаря такой эволюционной изменчивости фораминиферы приобрели большое значение в разработке детальной стратиграфии таких систем как каменноугольная, пермская, меловая, палеогеновая.

Палеогеографическое значение – некоторые формы являются индикаторами глубин, температуры и солености.

К радиоляриям относятся микроскопические организмы, обладающие кремнистым или целестиновым скелетом. Это морские планктонные организмы.

Скелет радиолярий сложный и разнообразной формы. Главная его функция – приспособление к планктонному образу жизни. Большинство радиолярий обитало в теплых морях, поэтому их массовые скопления (радиоляриевые илы) обнаруживают в тропических зонах океанов.

В ископаемом состоянии сохраняются представители двух отрядов:

отряд Spumellaria (Cпумеллярий) со сферическим скелетом;

отряд Nassellaria (Насселярий) со шлемовидной раковиной.

Спумеллярии обитали с кембрия до девона включительно, а затем их сменяют Насселлярии. Наиболее многочисленные остатки радиолярий в районах древнего вулканизма и в кремнистых породах, поэтому они используются для расчленения кремнистых пород и определения из возраста.

Тип COELENTERATA – КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ

Целентераты – это многоклеточные, водные, преимущественно морские животные. Среди них выделяются: полипы, прикрепленные и свободноплавающие медузы, пресноводная гидра.

Тело кишечнополостных – в основном мешок, у которого стенка состоит из наружного слоя-эктодермы, и внутреннего – эндодермы. Тело радиально симметричное. Внутри мешка находится пищеварительная полость, называемая гастральной, наружу эта полость открывается единственным отверстием, которое называется ротовым. Оно окружено щупальцами, покрытыми стрекательными клетками. Они выполняют функцию защиты и нападения. В каждой клетке имеется спирально свернутая нить, которая при касании к наружной поверхности выбрасывается наружу и вонзается в постороннее тело или ударяет по нему. Вместе с нитью выбрасывается жидкость, которая парализует мелкие организмы, которыми животное питается.

Функцию дыхания выполняет поверхность тела. Кровеносная и выделительная системы отсутствуют. Размножение происходит половым и бесполым путем. Эктодерма формирует наружный скелет известкового или органического состава. Рассмотрим отдельных представителей этого типа.

Класс HYDROZOA – Гидроидные полипы.

Это мелкие примитивные, преимущественно колониальные морские, реже пресноводные формы. Симметрия тела радиальная. Среди ископаемых-подкласс Chaetetida – Хететиды – образуют массивный полип, состоящий из параллельных или веерообразно расходящихся трубочек. Ячейки скелета имеют изометричную, полигональную, округлую и др. виды форму. Этот подкласс известен от ордовика до эоцена, расцвет – в карбоне. Типичный представитель род Chaetetes (средний девон – карбон).

Класс ANTHOZOA Коралловые полипы

К ним относят наиболее высоко организованные морские одиночные и колониальные кишечнополостные, для них характерна только полипоидная стадия развития.

У кораллового полипа в отличие от гидроидного ротовое отверстие ведет в глоточную трубку, которая опущена в полость. Полость тела вертикальными перегородками делится на камеры. Скелет кораллового полипа называется кораллитом, большинство коралловых полипов строит наружный известковый скелет.

Кораллит имеет в плане трубковидную форму и состоит из вертикальных элементов – перегородки, стенка, столбик; и горизонтальных днищ и пузырчатой ткани. Живой полип располагается в верхней части трубки в чашке, которая от нижележащих элементов скелета отделена днищем. По мере роста происходит перемещение полипа кверху и надстройка скелета.

По типу питания кораллы являются хищниками. Свою добычу они захватывают с помощью щупальцев, которые окружают рот коралла.

Размножение-половое и бесполое. Распространение происходит в личиночную стадию. Личинки перемещаются морскими течениями. Попадая на дно, личинка прикрепляется к грунту и дает начало новому одиночному полипу или колонии. Время жизни – ранний палеозой и до настоящего времени.

Среди руководящих ископаемых рассмотрим два подкласса.

Подкласс TABULATA – Табуляты

Это вымершая группа кораллов с наиболее простым скелетом. Кораллы имеют небольшие поперечные размеры, форма многоугольная, округлая или овальная. Хорошо развиты днища, перегородки развиты слабо.

К табулятам относятся:

– род Favosites (фавозитес) – образует колонии по виду напоминают соты (силур-карбон).

– род Halysites (Хализитес) – образует цепочки (силур),

– род Syringopora (Сирингопора) – кустистая колония (силур-пермь).

Подкласс TETRACORALLA (Rygosa) – Четырех лучевые кораллы (Ругозы).

Ругозы – вымершие одиночные или колониальные кораллы. У одиночных кораллов форма рогообразная или цилиндрическая. Колонии массивные и ветвистые. У них хорошо развиты перегородки или септальный аппарат. Септы имеют различную длину, что определяет их порядок. Причем на ранних стадиях развития коралла образуются перегородки первого порядка, между ними потом появляются перегородки второго порядка.

На наружной поверхности стенки видны вертикальные валики-rugae или морщины (ложные ребра).

Колонии ругоз образуются путем бокового внутричашечного почкования и деления.

К колониальным кораллам относится род Lithostrotion (Литостроцион) – ранний карбон.

Геологическое значение Кишечнополостных.

· Стратиграфическое – руководящие ископаемые формы.

· Палеогеографическое – индикаторы морской среды постоянной солености, глубины морского дна.

· Породообразующее – создание рифов.

Ископаемые брахиоподы и моллюски

К этим типам относятся одиночные, донные животные, мягкое тело которых заключено в раковину. Они появились в кембрии и часть из них существует ныне. Известно до 30000 видов ископаемых брахиопод, а у моллюсков ~ 100 тыс. ископаемых и современных видов.

Тип Brachiopoda – Брахиоподы (Плеченогие)

(brachidium-ручной аппарат или аппарат ручных поддержек)

Это двусторонне-симметричные животные, мягкое тело которых заключено в двустворчатую раковину и окружено оболочкой-мантией. Из раковины выступает ножка, с помощью которой брахиоподы прикрепляются ко дну. От внутренней поверхности мантии отходит перегородка, которая делит раковину на две полости. Тело размещается в задней части. Оно состоит из пищеварительного тракта, печени, мускулов, половых желез. Здесь же находится место выхода ножки.

За перегородкой располагается передняя или мантийная полость, где располагаются руки (brachia) или еще это называется лофофор. Они служат для сбора пищи и для дыхания. Ножка-это хрящеватомускульное образование. Роль сердца выполняет пульсирующий пузырек, имеется нервная система и жидкость, выполняющая функцию крови по газообмену. Мускулы крепятся к внутренней поверхности створок раковины и служат для её открывания и закрывания.

Строение скелета:

– состав – хитино-фосфатный и известковый,

– раковина состоит из неравных по размеру створок – брюшной и спинной. Плоскость симметрии проходит поперек створок. Часть створок, откуда начинается их рост, называются макушками. У брюшной створки макушка возвышается над макушкой спинной створки. По этому признаку определяют принадлежность створки раковины. Под макушками располагается замочный край. Противоположный ему край раковины называется передний край.

У многих видов брахиопод на внешней поверхности брюшной створки от макушки до переднего края образуется углубление, которое называется синус, а на спинной створке образуется возвышение, называемое седло.

Ножка у брахиопод выходит из-под макушки брюшной створки через отверстие. Если оно имеет треугольную форму – его называют дельтириум, а круглой или овальной формы – форамен.

Важное значение для систематики брахиопод имеет способ скрепления створок. По этому признаку все брахиоподы разделяются на два класса:

I класс Inarticulata – беззамковые,

II класс Articulata – замковые.

У беззамковых видов створки скрепляются с помощью мускулов, движением которых створки смыкаются и размыкаются, а кроме того могут скользить друг относительно друга.

Как вытекает из названия, у замковых брахиопод кроме мускулов в соединении створок участвует замок. Он состоит из двух зубов, которые всегда располагаются на брюшной створке симметрично по отношению к дельтириуму. На спинной створке им соответствуют углубления, куда входят зубы и которые называются зубные ямки. Иногда на брюшной створке кроме зубов развиваются зубные пластинки.

У многих брахиопод руки имеют скелетную опору или аппарат ручных поддержек. Он прикрепляется к внутренней стороне спинной створки. Форма – от простых выступов и пластин до сложных – в виде петли или спиральных конусов.

Форма раковин разнообразная – округлая, вытянутая, трапециевидная. Размеры раковин: 3–8 см, мин.-1 мм, макс. – до 30 см.

Поверхность раковин может быть гладкой, но чаще наблюдаются различные элементы скульптуры-ребра, складки. Они создают радиальную, концентрическую, сетчатую скульптуру. У некоторых видов развиты шипы и иглы. Шипы предохраняют раковины от погружения в илистый грунт или от перемещения по дну прибойными волнами. Иглы служат защитой от хищников.

Брахиоподы появились в кембрийский период и некоторые виды существуют в настоящее время. В кембрии преобладали беззамковые с хитино-фосфатными раковинами. Представители: род Obolus (средний кембрий – ранний ордовик) и род Lingula (ордовик – ныне).

Замковые брахиоподы делятся на 8 отрядов. Наибольшего расцвета они достигли в позднем палеозое, а на рубеже палеозоя-мезозоя многие отряды вымерли. Лишь некоторые приспособились и живут поныне. К ним относится отряд Terebratulida (поздний силур – ныне).

Образ жизни. Относятся к прикрепленному бентосу. По способу прикрепления подразделяются на: 1-якорные, 2-прирастающие, 3-свободнолежащие, 4-зарывающиеся.

Брахиоподы – обитатели прибрежно-морской зоны в интервалах глубин 30–200 м. Поскольку личинки перемещаются на ограниченном пространстве (за исключением попадания в морские течения), то брахиоподы образуют большие скопления, и это может привести к деформации створок и нарушению симметрии. Среда обитания накладывала свой отпечаток на развитие раковин. Например, замечено, что обитатели песчаного дна приобретают двояковыпуклую форму и грубые ребра. Те же самые виды, обитающие среди илистых осадков, имеют гладкую поверхность или тонкие ребра.

Геологическое значение

1. Стратиграфическое – определение относительного возраста пород. Многие роды являются руководящими ископаемыми формами, с их помощью определяют возраст до яруса.

2. Палеогеографическое – являются индикаторами морской среды, теплых мелководных бассейнов нормальной солености.

3. Породообразующее – большие скопления участвуют в формировании биогенных известняков.

Тип Mollusca – Моллюски (мягкотелые)

Принадлежат к многочисленной группе беспозвоночных, которые в отличие от брахиопод могли обитать в разных средах. Для большинства моллюсков присуще двусторонне – симметричное тело, в котором выделяют голову, туловище и ногу.

У большинства моллюсков тело находится в раковине. Характерно многообразие формы и строения тела, типа раковины и другие признаки, которые являются основой для выделения 10 классов. Среди них геологическое значение приобрели: двустворчатые, гастроподы и головоногие.

Класс Bivalvia – Двустворчатые (пелециподы)

Это одиночные, двусторонне-симметричные животные, обитающие в морских, солоноватых и пресноводных бассейнах. Плоскость симметрии (в отличие от брахиопод) проходит между створками.

Раковина состоит из трех слоев: наружного (органического), среднего и внутреннего (перламутрового). Известковое вещество раковин генерирует мантия, которая окружает тело моллюска. Мантийная полость заполнена жидкостью, по составу приближающуюся к плазме крови. Жабры имеют разное строение и находятся в мантийной полости.

Мускулистая нога имеет клиновидную или топоровидную форму (что дало им первоначальное название пелециподы – топороногие).

Раковины приводятся в движение связками, а для их соединения существует замочный аппарат. Строение замка – важный диагностический признак в классификации двустворок. Выделяют 3 типа: 1-таксодонтный (рядозубый), 2-гетеродонтный (разнозубый) и 3-схизодонтный (расщепленнозубый).

I тип – зубы многочисленные, чередуются с зубными ямками и располагаются на замочной площадке.

II тип – зубы немногочисленные, различаются по форме и величине. Располагаются под макушкой и по краям замочной площадки.

Ш тип – зуб усложнен бороздками или насечками.

Раковины двустворок могут иметь разную форму и размеры. Наружная поверхность может быть гладкой или скульптурной. Скульптура образуется за счет ребер, тонких или грубых складок. Форма и скульптура являются важным диагностическим признаком для ископаемых моллюсков. Вместе с замочным аппаратом они являются основой для систематики.

Среди двустворок с беззубым замком (дизодонтным) типичными представителями являются:

– род Pecten (S-ныне), род Ostrea (Т-ныне).

К отряду Таходонта (рядозубые) относится род Leda (S-ныне).

К отряду Heterodonta (неравнозубые) относится род Cardium (N-ныне). К отряду Schizodonta (расщепленнозубые) – род Unio (Р-ныне).

Класс Gastropoda – Гастроподы

В отличие от двустворок – гастроподы или брюхоногие моллюски имеют асимметричное строение. Раковина представляет спирально закрученную башенкой форму, внутри имеется тело, которое состоит из головы, туловища и ноги. В мантийной полости у водных форм развиты жабры, у наземных – «легкое». На голове есть рот, язык имеет терку (радула) представляющую хитиновые зубчики. Имеются одна или две пары щупалец и пара глаз. Нога располагается сзади головы.

Раковина трехслойная, по составу – кальцитовая или арагонитовая. Форма раковин разнообразная – конусоспиральная, улиткообразная, плоскоспиральная и т.п. Линия соприкосновения оборотов называется швом. В устье выделяют наружный и внутренний края. Устье может быть цельно крайнее или с узким вырезом или трубкой (сифоностомное).

Внутри раковины образуется известковый столбик, если обороты плотно соприкасаются друг с другом. Наружная поверхность раковин может быть гладкой или скульптурированной. Элементы скульптуры могут быть концентрическими параллельно шву и поперечными. Представителями являются:

– род Bellerophon (O-ныне) и род Plewrotomaria (J – К1).

Класс Cephalopoda – Головоногие

Этот класс объединяет наиболее высокоорганизованных беспозвоночных. Из известных современных цефалопод назовем кальмаров, осьминогов, каракатиц.

Для этих животных присуще двусторонне симметричное тело с обособленной головой. Нога преобразована в щупальца и воронку, через которую выбрасывается вода и моллюск движется. Рот снабжен клювообразными челюстями. Имеется подобие головного мозга, зрение – стереоскопическое. Кровь окрашена в голубой или зеленый цвет.

В зависимости от характера раковины все головоногие делятся на 2 подкласса: Ectocohlia (наружнораковинные) и Endocohlia (внутреннераковинные). Разделение основано на положении мягкого тела внутри или снаружи раковины.

У моллюсков подкласса Ectocohlia раковина разделена перегородками на камеры. Тело размещается в последней камере, а остальные камеры заполнены газом. Раковина закручена, разделяется на камеры перегородками. Линия, образованная пересечением перегородок и раковины, называется перегородочной или лопастная, и её морфология меняется в процессе эволюции. Выделяют 4 типа.

А – агониатитовая или наутилоидная, род Timanites (D3)

Б – гониатитовая, род Paragastrioceras (D2-P)

В-цератитовая, род Ceratites (T)

Г – аммонитовая, род Virgatites (J3)

Изменения и усложнения лопастной линии отражают эволюционный процесс в развитии животных от древних к молодым.

Подкласс Endocochlia – внутреннераковинные, представитель – род Belemnites (J1-K1),

В отличие от наружнораковинных, у этих животных тело удлиненное мешковидное, окружено мантией и внутри содержит раковину. Раковина состоит из фрагмакона (камеры с перегородками), рудимента жилой камеры – простракум и ростра. В ископаемом состоянии сохраняется ростр (арагонитовый по составу) и по форме – удлиненно-конический, цилиндрический и т.п. Назначение раковины – опорная функция и равновесие.

Образ жизни моллюсков

Двустворки и брюхоногие моллюски относятся к бентосной группе. Они обитают на дне водоема и ведут прикрепленный или малоподвижный образ жизни. Головоногие моллюски, активно плавающие животные, обитавшие в морской среде. Глубина обитания – прибрежная зона, мелководье до 70 м. На больших глубинах встречаются редко, отдельные виды гастропод встречаются в батиальной зоне до глубины 1000–1700 м. Благоприятными для жизни являются теплые водоемы. Но многие животные приспосабливаются к жизни в холодных морях, особенно брюхоногие. В этом случае размеры и толщина раковины уменьшается, сокращается разнообразие видов, но увеличивается их количественный состав.

По способу питания моллюски бывают:

А – двустворки: фильтраторы, грунтоеды, хищники и древоточцы;

Б – брюхоногие: хищники, всеядные, а в пресноводных и наземных условиях – растительноядные;

В-головоногие – в основном хищники.

Геологическое значение моллюсков очень велико, позволяет проводить стратиграфическое расчленение толщ и проводить палеореконструкции.

Рассмотрим эволюцию беспозвоночных на примере нескольких типов

1-Прежде всего эволюцию внутри каждого типа. У Простейших она заключается в изменении состава скелета и его строения (от однокамерных к многокамерным и от однослойных к многослойным).

У головоногих моллюсков от древних к молодым происходит усложнение морфологии перегородочной линии.

2 – Эволюция от типа к типу происходит по многим параметрам:

– тело: от клетки к простым органам, а от них к разно функциональной системе органов;

– скелет: изменяется состав, количество слоев, симметрия и форма раковин;

– среда обитания: от морских к разным сферам и климатическим условиям;

– образ жизни – от донных и прикрепленных к ползающим и плавающим.

Важное значение для развития организмов имеет среда обитания. Неблагоприятные условия влияют на формирование скелета – его форму, размеры, образование дополнительных элементов типа шипов, толщину раковины и др. Для геологов важным является то, что эволюционные изменения в организмах и появление новых видов происходит в определенный промежуток геологического времени. Границы эволюционных преобразований – это границы геологического времени образования осадочных горизонтов. Чем быстрее или короче этот промежуток, тем больше возможностей для дробных стратиграфических делений толщ. Таким образом, решается задача определения возраста осадочных пород.

Другая важная задача-определение условий обитания. Поэтому так важно определить не только видовой состав руководящих форм, но и те изменения, которые на них наложила среда обитания. Руководящие формы, по которым можно определять условия их обитания называются индикаторами среды обитания.

Рассматривая эволюцию Беспозвоночных, можно проследить:

1 – эволюцию внутри каждого типа, которая заключается в изменении состава скелета и его строения (от однокамерных к многокамерным и от однослойных к многослойным). У головоногих моллюсков от древних к молодым наблюдается усложнение перегородочной линии.

2 – эволюция от типа к типу происходит по многим параметрам:

– тело: от простых органов к системе с разными функциями;

– скелет: изменяется форма, количество слоев, состав;

– среда обитания – моллюски расширяют сферы обитания и их климатические условия.

Среда обитания влияет на скелет – его размеры, форму, образование дополнительных элементов скульптуры (шипы), толщину стенок раковины.

Для геологов важным моментом является то, что эволюционные изменения в организмах и появление новых видов происходит в определенный промежуток геологического времени. Границы эволюционных преобразований – границы геологического времени образования осадочных горизонтов. Чем быстрее или короче этот промежуток, тем больше возможностей для более дробных стратиграфических делений толщ. Таким образом, решается задача определения возраста осадочных толщ. Другая важная задача – определение условий обитания. Поэтому так важно определить те изменения, которые на организмы наложила среда обитания, зная которые мы можем определить условия формирования осадков.

**2. Палеонтология позвоночных**

Ископаемые остатки позвоночных широко используются в стратиграфических исследованиях для определения возраста осадочных пород. Полезны они также для корреляции (сравнительной датировки) удаленных друг от друга отложений. В морских и континентальных осадках ископаемые позвоночные редки. Их трупы обычно съедаются падальщиками и разрушаются в результате гниения или выветривания. Однако остатки позвоночных хорошо сохранялись, если были быстро захоронены в материале, защищающем твердые части тела от разложения. Иногда животные умирали в сухих пещерах, где их трупы просто высыхали (мумифицировались), а в исключительных случаях попадали в ямы со льдом и дошли до нас в замороженном состоянии, как некоторые мамонты в Сибири. Многие окаменелости с течением времени оказались разрушенными в результате выветривания или эрозии горных пород. Таким образом, остатки, известные палеонтологам, представляют лишь очень немногих из существовавших в прошлом животных. Совокупность их видов, обнаруживаемых вместе в определенной зоне, называют фауной. Комплексное исследование ископаемых фаун и осадочных пород, с которыми они связаны, позволяет понять особенности соответствующих сред обитания и экосистем, а на основании изучения скелета можно определить родственные связи вымерших позвоночных с их современниками и нынешними формами.

Agnatha. Бесчелюстные – это самые примитивные и древнейшие известные науке позвоночные.

Ostracodermi, или щитковые, появляются в геологической летописи первыми. Это были внешне похожие на рыб существа, обитавшие в донном иле и в связи с отсуствием челюстей, вероятно, отфильтровывавшие из него свою пищу – мелких беспозвоночных. Переднюю часть их тела защищал панцирь из костных пластин, или щитков. Остатки этих животных найдены в отложениях среднего и верхнего ордовика Северной Америки – слоях Блэк-Ривер (Мичиган) и песчанике Хардинг (восток Колорадо). Щитковые процветали в реках, эстуариях и на морских мелководьях силурийского периода и начала девона, а в конце его вымерли. Они считаются предками миног и миксин, а, по мнению некоторых ученых, даже ланцетников.

Pisces, т.е. рыбы – весьма неоднородная группа.

Placodermi, или панцирные рыбы, известны начиная с силура. Эти челюстноротые водные позвоночные были покрыты панцирем и, вероятно, произошли от щитковых. После адаптивной радиации они стали господствующей группой позвоночных в морях силурийского и девонского периодов. Некоторые из них, например Titanichthys, достигали в длину 6–9 м. Вымерли панцирные рыбы в начале юры.

Chondrichthyes. Хрящевые акулоподобные рыбы, как и костные, вероятно, произошли от панцирных рыб в силуре. Древнейшие остатки двух первых групп найдены в нижнедевонских породах вместе с представителями Ostracodermi и Placodermi. Многие современные таксоны акул и скатов сформировались еще в юре. Девонский период называют «веком рыб» – в то время на Земле уже обитало множество рыбообразных позвоночных, но суша оставалась незаселенной.

Osteichthyes. Костные рыбы эволюционировали как две четко обособленные группы.

Crossopterygii, или кистеперые, – одна из них. Ее древние представители обладали легкими, а парные плавники некоторых видов были устроены таким образом, что из них смогли развиться конечности наземного типа. Кистеперых, из которых до наших дней сохранилось только «живое ископаемое» латимерия, считают предками земноводных, появившихся в конце девона, а также современных двоякодышащих рыб.

Actinopterygii, или лучеперые, – вторая эволюционная группа костных рыб. Ее виды отличаются от кистеперых и двоякодышащих типично «рыбьими» парными плавниками. Лучеперые весьма неоднородны и в современной фауне представлены двумя сильно различающимися по строению и числу форм группами. Одна из них – т.н. ганоидные рыбы, к которым относятся осетрообразные, панцирные щуки, амия и многоперовые.

Teleostei, или костистые рыбы, – вторая группа лучеперых; она объединяет подавляющее большинство живущих на нашей планете рыб. Свой современный облик ее представители приобрели уже в меловом периоде.

Amphibia. Земноводные произошли от одной из групп кистеперых рыб. Развив конечности наземного типа, предки нынешних амфибий смогли покидать пересыхающие водоемы, переживать засуху вне воды, а затем во время сезона дождей возвращаться в нее для размножения. Древнейшие остатки земноводных обнаружены в верхнедевонских отложениях на востоке Гренландии и в Квебеке. Эти осадки сформировались в условиях субтропического климата. Первые земноводные не знали на суше врагов, за исключением своих хищных собратьев. Они лениво ползали на коротких растопыренных ногах, волоча брюхо по земле или лишь слегка приподнимая его. Череп ранних амфибий был массивный, головной мозг слабо развитый, а тело покрывали костяные пластинки и чешуи, унаследованные от рыбообразных предков. Эти первые земноводные известны как стегоцефалы. Большинство их вымерло в пермском периоде, хотя группа дожила до триаса. Некоторые амфибии, по-видимому неспособные конкурировать на суше с более прогрессивными формами, вернулись в воду, полностью отказавшись в своем жизненном цикле от наземной фазы, т.е. став вторичноводными; таковы, например, Sauropleura и американский протей (Necturus). Этапы происхождения современных земноводных от стегоцефалоподобных предков остаются неизвестными. Первые остатки хвостатых амфибий (Urodela) датируются меловым периодом. От вымершей группы Adelospondyli произошли современные червяги (Apoda) – слепые безногие существа с вытянутым, как у червей, телом, обитающие в тропических областях Центральной и Южной Америки, Африки и Азии, где ведут роющий образ жизни. Древнейшие остатки бесхвостых амфибий (Anura) обнаружены в горных породах верхнего триаса. В то время они были уже настолько специализированными, что определить их предков не удается. У некоторых из ранних земноводных развились приспособления, которые позволяли им не возвращаться в воду для размножения. Они дали начало пресмыкающимся.

Reptilia. Пресмыкающиеся известны с пенсильвания (второй половины карбона). В то время они уже разделились на несколько групп, что свидетельствует о долгой допенсильванской истории класса. Ранние рептилии отличались от земноводных предков только тем, что приобрели способность откладывать яйца в скорлупе или кожистой оболочке, которая предохраняла зародыш от высыхания. Таким образом, им уже не нужно было возвращаться для размножения в воду, и они могли свободно расселяться по суше в поисках благоприятных для жизни мест. Их эволюция шла в нескольких направлениях. Ни один другой класс позвоночных не освоил в ходе эволюции более широкого спектра экологических ниш.

Anapsida. Анапсиды – наиболее примитивная группа пресмыкающихся, отличающаяся отсутствием т.н. «височных окон» в крыше черепа. Единственный современный ее представитель – черепахи.

Parapsida. Парапсиды – это древние водные рептилии. Последние представители этой группы – ихтиозавры, населявшие моря юрского периода.

Euryapsida. Эвриапсиды первоначально были сухопутными формами, но позже адаптировались к полуводному и водному образу жизни. Последними из них были плезиозавры, которые вымерли к концу мелового периода.

Diapsida. Диапсиды – это крокодилы, змеи, ящерицы, вымершие летающие ящеры (птерозавры) и динозавры. Хотя последние известны главным образом из-за своих огромных размеров, некоторые из них были не крупнее зайца. У одной из групп диапсид развились четырехкамерное сердце и перья; они дали начало птицам.

Synapsida. Синапсиды, впервые появившиеся в пенсильвании (второй половине карбона), были лучше других пресмыкающихся адаптированы к наземной и древесной жизни. Из-за особенностей зубной системы их называют зверообразными. Некоторые из синапсид стали способны сохранять активность в холодное время года благодаря развитию четырехкамерного сердца и постоянной температуры тела. У одной из таких групп сформировался волосяной покров; эти животные начали кормить детенышей молоком и стали первыми млекопитающими.

Aves. Единственный признак, отличающий ранних птиц от пресмыкающихся, – это наличие перьев. Остатки древнейшей из известных птиц – Archaeopteryx – обнаружены в верхнеюрском литографическом известняке в Баварии. Если бы вместе с ее скелетом не были найдены отпечатки перьев, этот вид так и считали бы одной из многих мелких юрских рептилий. Птицы произошли от предков динозавров и сначала имели хорошо развитые зубы как на верхней, так и на нижней челюсти. Беззубые пернатые известны с мелового периода: тогда их было меньше, чем зубатых. Древнейшие птицы летали; от них произошли все современные виды, включая нелетающие, адаптированные к наземной жизни, как страусы, или к водной среде, как пингвины. Специализации птиц как группы способствовали редукция хвоста, утрата зубов, потеря когтей на передних конечностях, более мощное развитие крыльев и их мышц, крепящихся на киле грудины. Этот класс достиг пика своего развития в конце третичного периода. Многие его современные группы известны уже из плиоценовых отложений. Гигантские нелетающие птицы населяли Мадагаскар, Новую Зеландию и Австралию в плейстоцене и были уничтожены древними людьми в эпоху заселения ими этих островов.

Mammalia. Эволюция млекопитающих относительно подробно изучена лишь для некоторых их таксонов. Carnivora, т.е. хищные, произошли от одной из линий т.н. зверообразных рептилий, которые были неоднородной группой. В направлении млекопитающих развивались многие ее линии, однако лишь несколько достигли уровня этого класса. Наиболее прогрессивная группа, давшая начало плацентарным, появилась в верхнем триасе. Она известна под названием Pantotheria. В конце мезозоя от нее ответвилась линия хищных. Самые древние их представители, креодонты, найдены в нижнепалеоценовых отложениях Северной Америки. В раннетретичное время хищные подразделялись на множество линий развития, известных по ископаемым формам. Американский палеонтолог Симпсон насчитывает 264 вымерших и 113 современных родов отряда Carnivora. Одни вымершие роды стали предками ныне живущих хищных, тогда как другие представляют собой тупиковые линии эволюции, процветавшие в прошлом.

Proboscidea, т.е. хоботные, известны еще из эоценовых и олигоценовых отложений Египта. В большинстве своем их ранние формы дали начало разным линиям мастодонтов, впервые появляющимся в миоцене Азии. В плиоцене хоботные заселили Европу, а в плейстоцене сформировались 3 линии их развития: Loxodonta (современный африканский слон), который в эпоху оледенения встречался в Европе и Азии, Elephas (современный индийский слон) и Mammuthus, т.е. мамонты, населявшие Азию, Европу, Африку и Северную Америку. Вид Mammuthus primigenius хорошо приспособился к ледниковому климату и дожил почти до конца последней ледниковой эпохи.

Camelidae, т.е. верблюдовые, как и лошади, возникли в Северной Америке. Самая ранняя верблюдоподобная форма – Protylopus из верхнеэоценовых отложений. Это животное, размерами немного уступавшее древнейшему лошадиному Hyracotherium, было четырехпалым – первый палец на передних и задних ногах уже отсутствовал. Специализация верблюдовых в третичном периоде шла более или менее параллельно наблюдавшейся у лошадиных. Непрерывное увеличение размеров тела сопровождалось редукцией второго и пятого пальцев на фоне усиления третьего и четвертого. С этими процессами коррелировали удлинение черепа и шейных позвонков, а также увеличение высоты зубных коронок – адаптации животного к характерному для него способу питания.

По-видимому, Protylopus дал начало первому настоящему верблюдовому – олигоценовому Poёbrotherium приблизительно с козу величиной. Многие линии эволюции этого семейства развились и исчезли в течение третичного периода. Однако в миоцене Северной Америки две из них дали начало верблюдам (Camelus) и ламам (Lama). Позднее эти формы мигрировали по межконтинентальным перешейкам в Азию и Южную Америку.

Equidae, т.е. лошадиные, ведут свою историю от рода Hyracotherium (прежде называвшегося Eohippus), остатки которого найдены в нижнеэоценовых отложениях Европы и Северной Америки. Лошадь относится не к парнокопытным, как верблюдовые, а к отряду непарнокопытных. Hyracotherium был величиной с фокстерьера, имел по три пальца на задних ногах и по четыре на передних. Его кости обнаружены в Нью-Мексико и Вайоминге вместе с листьями фикусов, хлебного дерева и других субтропических растений. По всем признакам, эти животные были всеядными обитателями лесов. Эволюция лошадиных тесно коррелирует с изменениями климата и растительности на равнинах Северной Америки. Начиная с эоцена субтропические леса здесь постепенно замещались степями умеренного пояса. Параллельно происходило увеличение размеров лошадиных, вытягивание их черепа, удлинение зубов и уплощение их коронок для удобства пережевывания травы, а также редукция крайних пальцев на фоне усиления третьего, среднего. Эти эволюционные тенденции достигли кульминации у современной лошади (Equus), возникшей в плейстоцене. Она однопалая, а ее коренные зубы с высокой коронкой растут на протяжении всей жизни. Последовательная смена форм в ходе эволюции современной лошади выглядит следующим образом: Hyracotherium (нижний эоцен), Orohippus (средний эоцен), Epihippus (верхний эоцен), Mesohippus (нижний олигоцен) – величиной примерно с овцу, утративший первый и пятый пальцы, чуть более крупный Miohippus (средний олигоцен) с укороченными боковыми пальцами, Parahippus (нижний миоцен), также миоценовый Merychippus, Pliohippus (плиоцен), давший начало зебре и ослу, и настоящая лошадь, Equus. Зебра, осел и лошадь попали из Америки в Азию через перешеек на месте нынешнего Берингова пролива. В Новом Свете все эти формы в течение плейстоцена вымерли, причем лошадь продержалась там, по крайней мере, до прибытия первых людей («индейцев»), а позже была реинтродуцирована в Северную и Южную Америку испанцами.

Primates, т.е. приматы произошли от одной из групп насекомоядных млекопитающих (Insectivora), близкой к современной тупайе, в позднемеловое время. Рукокрылых тоже считают потомками насекомоядных. За немногими исключениями, приматы – это древесные виды с крупным мозгом и приспособленным для хватания первыми пальцами на передних и задних конечностях. Древнейшие их остатки обнаружены в палеоценовых отложениях Европы и Северной Америки. Обезьяны Нового Света произошли от североамериканских предков в ранне-третичное время. Судя по находкам в Азии, Европе и Африке, человекообразные обезьяны отделились на этой территории от остальных обезьян Старого Света в олигоцене. В связи с особенностями образа жизни приматов они редко встречаются в ископаемом состоянии, хотя и чаще, чем также обитающие на деревьях белки. Древнейший известный вид человека – это Homo habilis (человек умелый) из Восточной Африки (ущелье Олдувай, Танзания) возрастом примерно 2 млн. лет. Современный человек неандертальского типа существовал в Европе в позднем плейстоцене. В Северную Америку люди попали из Азии по Берингову перешейку между Сибирью и Аляской, который в разное время в течение третичного периода использовали также лошади, верблюды, тапиры и многие другие млекопитающие.