

Высшее профессиональное образование

БАКАЛАВРИАТ

О. Б. БОНДАРЕНКО, И. А. МИХАЙЛОВА

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

В двух томах

Том 1

Учебник

Рекомендовано

Учебно-методическим объединением

по классическому университетскому образованию в качестве учебника

для студентов, обучающихся

по направлению «Геология»

3-е издание, переработанное и дополненное



Москва

Издательский центр «Академия»

2011

УДК 56 (075.8)
ББК 28.1я73
Б811

Рецензенты:

проф. *И. С. Барсков* (зав. кафедрой палеонтологии МГУ им. М. В. Ломоносова);
проф. *В. М. Цейслер* (зав. кафедрой региональной геологии и палеонтологии Российского государственного геологоразведочного института им. Серго Орджоникидзе)

Бондаренко О. Б.

Б811 Палеонтология. В 2 т. Т. 1. : учебник для студ. учреждений высш. проф. образования / О. Б. Бондаренко, И. А. Михайлова. — 3-е изд., перераб. и доп. — М. : Издательский центр «Академия», 2011. — 208 с. — (Сер. Бакалавриат)

ISBN 978-5-7695-7432-0

Учебник создан в соответствии с Федеральным государственным образовательным стандартом по направлению подготовки «Геология» (квалификация «бакалавр»).

В первом томе учебника раскрыта система органического мира через характеристику двух надцарств и пяти царств (Бактерии, Цианобионты, Растения, Грибы, Животные) и диагнозы основных таксонов различного ранга (от подцарств до отрядов). Рассмотрены общие вопросы: значение палеонтологии для геологии и биологии; становление палеонтологии как науки; биоминерализация и фоссиллизация ископаемых форм жизни; тафономия и формы сохранности ископаемых — фоссиллий; роль фоссиллий в осадконакоплении и породообразовании; эволюция и коэволюция; биономические зоны Мирового океана; среда и условия обитания, образ жизни в морской и наземной среде, экологические группировки организмов в настоящем и геологическом прошлом.

Для студентов учреждений высшего профессионального образования.

УДК 56 (075.8)
ББК 28.1я73

*Оригинал-макет данного издания является собственностью
Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом
без согласия правообладателя запрещается*

ISBN 978-5-7695-7432-0 (т. 1)
ISBN 978-5-7695-7433-7

© Бондаренко О. Б., Михайлова И. А., 2011
© Образовательно-издательский центр «Академия», 2011
© Оформление. Издательский центр «Академия», 2011

ПРЕДИСЛОВИЕ

Третье издание учебника «Палеонтология» (первое и второе издания вышли в Издательстве МГУ в 1997 и 2006 гг. соответственно) существенно дополнено и принципиально переработано. Это в первую очередь относится к последовательности изложения материала.

Вводная часть первого тома включает общие вопросы палеонтологии, начиная с определения палеонтологии как науки, перечисления стоящих перед ней задач и указания соответствующих им разделов. История становления палеонтологии дана с выделением трех этапов (додарвиновского, дарвиновского и последарвиновского) и освещением некоторых вопросов эволюции. Далее приводятся сведения о среде обитания и биомических зонах моря, стадиях захоронения и формах сохранности, биоминерализации и фоссилизации. Кроме того, рассмотрены значения организмов в осадконакоплении и породообразовании, а также связь стратиграфии с палеонтологией.

В разделе «Система органического мира» кратко охарактеризованы Бактерии, Цианобионты, Грибы и подробно, с целенаправленным привлечением данных по ископаемым формам, — Растения и Животные. Царство Растения представлено 13 отделами. Половина из них относится к подцарству Низшие растения. Это водоросли: Багряные, Диатомовые, Золотистые, Динофитовые, Бурые, Зеленые, Харовые. Остальные принадлежат к подцарству Высшие растения: Риниофиты, Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные, Пинофиты (Голосеменные), Магнолиофиты (Покрытосеменные).

Царство Животные представлено в первом томе только подтипом Позвоночные. Дано описание 11 классов: из бесчелюстных — Парноноздрёвые, Одноноздрёвые; из челюстноротых — Пластинокожие, Акантоды, Хрящевые и Костные рыбы, Амфибии, Парарептилии, Рептилии, Птицы и Млекопитающие. Материал по беспозвоночным животным составляет содержание второго тома учебника. Там же приводятся определительские ключи и дается описание отрядов и родов, наиболее важных для геологической практики.

В заключительной части первого тома кратко охарактеризован органический мир прошлого, преимущественно палеозоя, мезозоя и кайнозоя, начиная с кембрийского периода.

Геохронологические (стратиграфические) схемы фанерозоя даны в двух версиях. В первом томе приведена Общая стратиграфическая шкала фанерозоя (Стратиграфический кодекс, 2006 г.), во втором томе — Глобальная геохронологическая шкала (с увеличенным масштабом для фанерозоя), показывающая основные биологические и геологические события, изменения уровня Мирового океана и polarity магнитного поля, время основных оледенений. Это сделано сознательно, так как геохронологическая привязка родов во втором томе приведена согласно сведениям, опубликованным в научной литературе до 2000 г.

Текст иллюстрирован 89 рисунками и дополнительно обобщающими схемами, приведенными на форзацах. Список основной литературы представлен в конце первого тома.

В заключение авторы выражают глубокую признательность своим коллегам, непосредственно участвовавшим в работе над книгой, — Т. В. Соболевой, В. Г. Титовой, Е. К. Миклашевской, которые подготовили рукопись к печати. Кроме того, авторы благодарны за ценные замечания по тексту И. С. Барскову, Г. Н. Садовникову, А. Л. Юриной и Т. В. Кузнецовой, а также С. Ю. Харитонову и В. И. Бондаренко, которые на разных этапах оформления рукописи оказали авторам существенную помощь. Персональное спасибо Н. П. Романовой, заведующей картосоставительным отделом геологического факультета МГУ.

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ: ПРЕДМЕТ, ЗАДАЧИ, РАЗДЕЛЫ

Предмет и задачи. Палеонтология переводится с греческого языка как *pala-* — древний; *on, ontos* — существо, *logos* — понятие, учение. Термин был предложен А. М. Д. де Бленвиллем на рубеже XVIII—XIX вв. и вскоре стал общепринятым. Предметами изучения палеонтологии являются любые ископаемые органического происхождения, как целые организмы, так и их фрагменты в виде скелетов, внешних и внутренних ядер, отпечатков, следов жизнедеятельности и биомолекул, включая и нуклеиновые кислоты, извлекаемые из коллагена костей ископаемых позвоночных. Таким образом, палеонтология является прежде всего биологической наукой, а результаты исследований, используемые в геологии, заставляют считать ее и одним из разделов геологической дисциплины.

Задачи палеонтологии как биологической науки заключаются в реконструкции биосфер прошлого и в расшифровке происхождения жизни, ее эволюции во времени и пространстве со всеми закономерностями и законами. Задачи палеонтологии заключаются в основном в стратиграфических и палеогеографических реконструкциях.

Разделы палеонтологии. Основные разделы палеонтологии связаны с палеозоологией и палеоботаникой. К таким разделам относятся следующие 23 направления: палеонтология беспозвоночных и позвоночных, палеоботаника, ископаемые дискуссионного систематического положения, микропалеонтология, протистология, докембрийские биоты, палеоневрология, молекулярная палеонтология, палеоэкология и экогенез, эволюционная палеонтология, палеофаунистика и палеофлористика, палеобиогеография, эволюция биосфер (геобиология), бактериальная тафономия, актуопалеонтология, палеоихнология, биоминерализация, фоссилизация, палеобиогеохимия. Последние разделы тесно связаны с литологией и геохимией.

К разделам палеонтологии, тесно связанным с геологией, относятся биостратиграфия, экостратиграфия, климатостратиграфия, событийная стратиграфия, секвентная стратиграфия. Событийная стратиграфия отражает процессы изменения биоразнообразия и их связь с геологическими событиями. В результате этого вырабатывается единый геохронологический каркас. Причины массовых появлений, вымираний и миграций биот являются планетарными, но масштаб и характер зависят от региона. В фанерозое наблюдаются массовые глобальные вымирания и соответственно смена пяти биосфер на рубеже среднего-позднего кембрия, ордовика — силура, силура — девона, девона — карбона, перми — триаса, триаса — юры, мела — палеогена (рис. 1).

Секвентная стратиграфия проводит расчленение и корреляцию отложений на основе перерывов в осадконакоплении, выделяя соответствующие секвенты. Палеонтологические данные в секвентной стратиграфии используются незаслуженно слабо.

Разделы палеонтологии тесно связаны друг с другом. Результаты и достижения одних разделов влияют на ход исследований и конечные результаты других. В конце XX в. возникли новые разделы в палеонтологии: молекулярная палеонтология

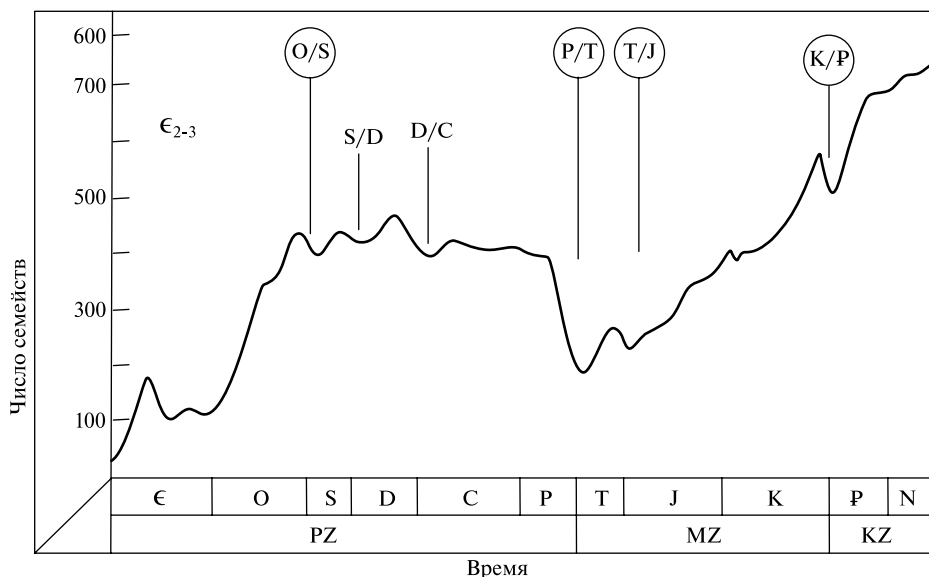


Рис. 1. График изменения биоразнообразия в фанерозое (Алексеев, 1989)

и космопалеонтология (астропалеобиология). Молекулярная палеонтология изучает ископаемые биомолекулы (хемофоссилии), по структуре которых восстанавливают их происхождение и принадлежность к той или иной группе организмов. В обоих разделах особенное внимание вызывают археозойские и протерозойские микро- и нанобактерии и низшие грибы, так как они тесно связаны с исследованиями Марса и других планет земной группы, а также астероидов и метеоритов.

Царство Животные в учебной и популярной литературе после Ж. Б. Ламарка (начало XIX в.) стали подразделять на две формальные группы: беспозвоночные и позвоночные. К беспозвоночным относятся около 25 типов животных, не имеющих позвоночника, а также часть типа Хордовые. В учебнике охарактеризованы следующие типы беспозвоночных: Саркодовые, Ресничные, Пориферы, Археоциаты, Стрекающие, Приапулиды, Кольчатые черви, Членистоногие, Моллюски, Мшанки, Брахиоподы, Иглокожие, Полухордовые, а из типа Хордовые — подтип Бесчерепные. Они описаны во второй части данного учебника, так как для них составлены определительские ключи, используемые в палеонтолого-геологической литературе. К группе позвоночных животных отнесен только подтип Позвоночные (или Черепные), он описан в первой части учебника.

ИСТОРИЯ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Первые научные документы об ископаемых организмах принадлежат древнегреческим естествоиспытателям и философам, прежде всего Ксенофану (VI—V вв. до н. э.), который впервые описал ископаемые листья и отметил их сходство с современным лавром. Выдающийся философ-натуралист древности Аристотель (384—322 гг. до н. э.) разработал одну из первых классификаций органического

мира. Он считал окаменелости из осадочных отложений Греции остатками морских животных, сохранившихся в тех местах, где раньше было море. Аристотель первый предложил «лестницу природы живых существ», расположив их друг над другом по степени сложности. Его взгляды в XV—XVI вв. разделял Леонардо да Винчи (1452—1519). Вместе с тем в среде ученых существовали представления, что окаменелости — это объекты, созданные богом и оставшиеся после библейского потопы, или «игра» природы (воздействие лунного света и т. д.).

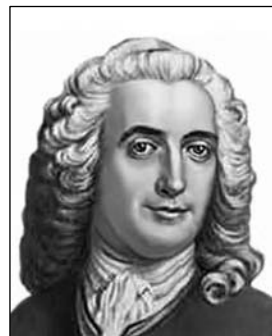
Интенсивные исследования в различных отраслях естествознания начинаются в XVII—XVIII вв. Параллельно с накоплением фактического материала появлялись различные идеи, гипотезы, методы и методики. Особое место среди натуралистов того времени занимает голландец А. ван Левенгук (1632—1723), создатель первого микроскопа. С этого момента перед учеными предстал новый мир неведомых ранее объектов и явлений.

В XVIII в. практически одновременно работали трое блестящих ученых: в Швеции Карл Линней (1707—1778), во Франции Жорж Луи Бюффон (1707—1788) и в России М. В. Ломоносов (1711—1765). Долгое время считали, что органический мир представлен тремя или двумя группами (царствами) — растениями (Phyta), животными (Zoa) и промежуточной группой, куда включали медуз, актиний, губок, морских звезд (Zoophyta).

К. Линней на протяжении нескольких десятилетий работал в Упсальском университете, где начиная с 1741 г. возглавлял кафедру ботаники. В 1751 г. К. Линней в работе «Philosophia Botanica» высказал твердое убеждение, что классификация растений должна основываться на типе плодоношения. Это было принципиально новым для того времени. К. Линней знаменит тем, что предложил правила и процедурные приемы для классификации биоразнообразия организмов. Он создал единую систему животных и растений. В 1735 г. Линней изложил свои представления в работе «Система природы», которая насчитывала всего 13 страниц. Спустя двадцать с лишним лет, в 1758—1759 гг., вышла новая работа с тем же названием, но состоявшая из двух томов, каждый из которых насчитывал до 800 страниц. С именем Линнея связано выделение многих родов беспозвоночных. Например, им установлены *Tubipora*, *Isis* (кораллы); *Serpula* (кольчатые черви); *Patella*, *Buccinum*, *Helix* (гастроподы); *Arca*, *Ostrea*, *Mytilus*, *Cardium*, *Pholas*, *Teredo* (двустворчатые моллюски); *Nautilus* (головоногие) и т. д. Работы К. Линнея заложили основу Зоологического и Ботанического кодексов номенклатуры, имеющих статус международных законов для биологов и палеонтологов.

Научные исследования Жоржа Луи Бюффона нашли наиболее полное выражение в 44-томной «Естественной истории», издававшейся на протяжении 40 лет. Он считал окаменелости остатками некогда живших животных и растений, а их разнообразие пытался объяснить неодновременным существованием. Возраст Земли Ж. Л. Бюффон оценивал в пределах от 60 000 до 75 000 лет.

В России палеонтологические объекты стали специально собирать с начала XVIII в. для создания первого музея, известного под названием «Кунсткамера Петра Великого», послужившего прообразом большинства естественно-исторических академических музеев. В конце XVIII в. вице-президент Берг-коллегии



Карл Линней

А. Нартов перевел с немецкого книгу И. Э. Вальха «Каменное царство». Вероятно, это было первое издание по палеонтологии на русском языке.

Основоположник естествознания в России — М. В. Ломоносов. Подобно Аристотелю и Леонардо да Винчи, Ломоносов считал, что ископаемые были обитателями прежних морских бассейнов. Причину гибели организмов он видел в многократном чередовании водных и наземных условий, поэтому захоронения морских организмов оказывались на суше. Колебаниями «земной тверди» он объяснял неоднократное наступление и отступление моря. В работе «О слоях земных» М. В. Ломоносов красочно описал, как «червяки и другие гадины», которых находят в янтаре, попали в смолу и окаменели. Возраст Земли он оценивал в 400 000 лет.

В XVIII в. проводятся многочисленные исследования по эмбриологии и родственным связям в мире животных и растений. Появляются первые предложения представлять систему органического мира в виде генеалогического древа, а не как иерархическую лестницу. Органический мир был подразделен на два царства: Животные и Растения.

Становление и развитие палеонтологии как науки происходило в три этапа: додарвиновский, дарвиновский и последарвиновский. Этапы палеонтологии характеризуются господством того или иного мировоззрения.

Додарвиновский этап палеонтологии (конец XVIII — середина XIX в.). Начальный период становления палеонтологии связан с именами многих ученых, четверо из них являются родоначальниками основных научных направлений. Это английский инженер-геолог В. Смит (1769—1839) — палеонтологический метод; французские естествоиспытатели Ж. Б. Ламарк (1744—1829) — палеозоология беспозвоночных, Ж. Кювье (1769—1832) — палеозоология позвоночных, А. Броньяр (1801—1876) — палеоботаника. В то время преобладало учение о неизменяемости видов, наиболее ярким выразителем его был Ж. Кювье. Однако уже тогда представление об изменяемости видов отстаивали Ж. Сент-Илэр и Ж. Б. Ламарк.

Изучение вымерших организмов имело два аспекта: биологический (природа объекта) и геологический (нахождение ископаемых в определенной последовательности в земных слоях). На рубеже XVIII—XIX вв. обратили внимание на то, что породы, залегающие друг над другом, а значит заведомо разновозрастные, содержат комплексы ископаемых, отличающихся друг от друга. Расчленение и корреляция пород на основе ископаемых позволили построить геологическую шкалу по принципу «древнее — моложе», т. е. по относительному признаку. Вторая особенность ископаемых в начале XVIII в. послужила основой для установления времени библейского потопа, а отсюда и возраста Земли. Как индикаторы относительного возраста отложений ископаемые в самом общем виде были использованы профессором Горной академии в Саксонии А. Вернером (1750—1817), а позднее — детально, с внедрением в практическую деятельность — В. Смитом.

Вильям Смит в 1799 г. предложил два постулата: 1) слои, содержащие одинаковые окаменелости, являются одновозрастными; 2) слои, содержащие разные окаменелости, являются разновозрастными (см. с. 49). Эти положения были просты и очевидны, поэтому нашли понимание у современников. Впоследствии оказалось, что второе положение Смита не столь просто и однозначно, как первое. Разные окаменелости могут быть одновозрастными, но принадлежать разным экологическим обстановкам. Данное принципиальное уточнение стало учитываться последующими учеными. Эта поправка не умаляет достижений В. Смита,

и его справедливо считают основателем палеонтологического метода в геологии.

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

Жан Батист Ламарк на протяжении многих лет занимался изучением растений. Опубликовав в 1778 г. трехтомную сводку по флоре Франции, Ламарк основное внимание переключил на зоологические объекты (Система беспозвоночных животных, 1801; Философия зоологии, 1809; Естественная история беспозвоночных животных, 1815 — 1822, в 7 томах). Главное достижение Ламарка — создание первой эволюционной теории развития органического мира. Основные положения учения Ламарка:

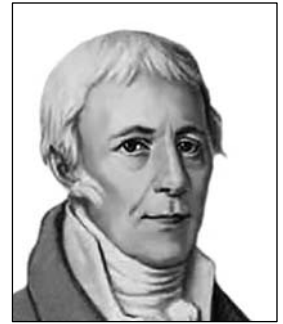
1) виды существуют в течение определенного интервала времени и постепенно переходят один в другой; 2) общий путь истории развития органического мира — постепенное градуированное усложнение (развитие от низших к высшим), или принцип градации; 3) изменчивость видов, или приобретение новых признаков, связана с влиянием внешней среды и с упражнением или неупражнением органов (I закон Ламарка — закон изменчивости); 4) приобретенные изменения передаются потомкам и закрепляются через наследование (II закон Ламарка — закон наследования).

Учение Ж. Б. Ламарка получило название «ламаркизм» (по аналогии с дарвинизмом). Его идеи не получили поддержки у современников. В настоящее время Ламарка считают одним из основателей учения об изменчивости видов и идейным предшественником Ч. Дарвина. Вопросы соотношения внешней среды, образа жизни, изменчивости и наследственности, поднятые Ламарком, актуальны до сих пор. Ламарк начал подразделять животных на беспозвоночных и позвоночных. Ему же принадлежит термин «биология». Ламарк изучал ископаемых беспозвоночных и включил их в «Учение о развитии органического мира».

Вклад Ж. Б. Ламарка в изучение современных и ископаемых беспозвоночных животных столь велик, что его по праву считают основателем соответствующих разделов зоологии и палеонтологии. С его именем связаны первые описания таких широко известных родов ископаемых беспозвоночных, как фораминиферы — *Nodosaria*, *Lenticulina*, *Rotalia*, *Nummulites*; кораллы — *Catenipora*, *Favosites*, *Alveolites*, *Sarcinula*, *Calceola*, *Cyclolites*, *Stylina*, *Fungia*; гастроподы — *Turritella*, *Ampullina*, *Lymnaea*; двустворки — *Nucula*, *Cucullaea*, *Plicatula*, *Gryphaea*, *Modiolus*, *Cyprina*, *Diceras*, *Hippurites*, *Radiolites*; аммониты — *Turrilites*, *Baculites*; морские ежи — *Clypeaster* и т. д.

Жорж Луи Кювье (1769 — 1832) собрал и проработал огромное количество фактов, которые он, согласно своему девизу, «назвал, классифицировал и описал». Кювье считал, что основой классификации и систематизации должно быть морфологическое сходство. Он подразделял особенности животного на главные, которые следует использовать для выделения наиболее крупных таксономических единиц, и второстепенные — для подчиненных более мелких.

С именем Ж. Кювье связан закон корреляции органов, заключающийся в том, что органы и функции организма взаимосвязаны и составляют целостную систему (I принцип Кювье), приспособленную к определенным условиям существова-



Жан Батист Ламарк

ния (II принцип Кювье). На основании закона корреляции он восстановил строение многих ископаемых позвоночных. Кювье ввел в биологию понятие «план строения», которому подчиняется разнообразие организмов, и выделил четыре плана строения — позвоночные, моллюски, членистые и зоофиты, или радисты, предложив для них таксономическую единицу «тип». Им была разработана также общая систематика животных.

Ж. Кювье является основоположником палеозоологии позвоночных. Им описаны и реконструированы многочисленные ископаемые позвоночные, в том числе впервые установлены роды: *Lagomys* (зайцеобразные), *Allactaga* (тушканчиковые), *Eligmodontia* (хомяковые), *Mephitis* (скупсы), *Mastodon* (хоботные) и т. д. Ископаемых и современных позвоночных Кювье сгруппировал в четыре фауны: 1) пресмыкающиеся, 2) палеотерии, анаплотерии, 3) млекопитающие — мастодонты, мамонты, мегатерии, 4) современные виды плюс человек. Сравнительно-анатомические и палеонтологические работы Кювье, а также установленные им закономерности были тщательно учтены Ч. Дарвином и сыграли положительную роль в развитии эволюционного учения.

Ж. Кювье, как и К. Линней, считал, что виды неизменны и постоянны. Вместе с тем он видел, что ископаемые из разных слоев отличаются друг от друга. Отличия комплексов ископаемых от слоя к слою он связывал с периодическими революциями (катастрофами), после которых старое исчезает и возникает новое. Постепенных переходов, по мнению Кювье, не существуют. Такая позиция быстро приобрела многочисленных сторонников.

В рассуждениях об изменениях органического мира Ж. Кювье использовал слово «революция» (от лат. *revolutio* — переворот, перестройка), и реже его эквивалент — «катастрофа» (от греч. *katastrophe* — переворот, поворот), поэтому впоследствии объяснение развития органического мира, по Кювье, стали называть «теорией катастроф». В дальнейшем понятие «катастрофа» перестали связывать с неизменностью видов, а стали использовать его как синоним понятия «экологический кризис» для объяснения массовых вымираний.

Этьен Жоффруа Сент-Илэр (1772 — 1844) — французский зоолог, последовательный эволюционист, современник Ламарка, коллега, соавтор, а затем идейный противник Кювье. Основной причиной изменений в строении живых существ Сент-Илэр, подобно Бюффону и Ламарку, считал изменение внешней среды. Уже в 1802 г. Ж. Сент-Илэр и Ж. Б. Ламарк заложили основные положения эволюционной теории.

Адольф Броньяр (1801 — 1876) на протяжении всей жизни целенаправленно занимался изучением растений. С его именем связано становление палеботаники. Броньяр предложил первую единую систематику растений, проследил и описал историю развития растений прошлых геологических эпох (1828 — 1838). Его основные труды посвящены кайнозойской растительности.

Ж. Б. Ламарк, Ж. Кювье и А. Броньяр использовали ископаемые для определения относительного возраста вмещающих отложений и реконструкций условий обитания (глубина бассейна, палеоклимат). Они также давали оценку продолжительности существования Земли как планеты.

В России додарвиновский период становления палеонтологии связан прежде всего с именами Г. И. Фишера фон Вальдгейма, Х. И. Пандера и П. М. Языкова. Профессор Московского университета Г. И. Фишер фон Вальдгейм (1771 — 1853) занимался биостратиграфией и фауной палеозоя и мезозоя Подмосковья (1837).