

А.Ш. Ромер

**Палеонтология
позвоночных**

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 902
ББК 63.4
А11

A11 **А.Ш. Ромер**
Палеонтология позвоночных / А.Ш. Ромер – М.: Книга по Требованию, 2021. –
414 с.

ISBN 978-5-458-44412-5

ISBN 978-5-458-44412-5

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2021
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2021

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первозданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

ГЛАВА I

ВВЕДЕНИЕ

Эта книга представляет собою краткое изучение истории позвоночных, основанное на данных палеонтологической летописи. Нам будет, впрочем, трудно строго ограничиться областью палеонтологии, так как наша тема тесно связана со многими другими отраслями науки.

Для палеонтолога животные нашего времени представляют лишь попечерный разрез развивающегося на протяжении геологической истории родословного дерева позвоночных. Ему показалось бы крайне искусственным обоснование ископаемых форм от ныне живущих животных, которые произошли от вымерших типов и которые в будущем могут стать ископаемыми. Палеонтология многое заимствует у различных других биологических наук и в свою очередь многое дает этим наукам. Особенно тесно связана она с анатомией и с эволюционным учением. В то же время знание истории организмов может быть полезным не только систематику и экологу, но даже тем исследователям, которые работают в таких, казалось бы, отдаленных отраслях науки, как физиология и медицина.

Палеонтология тесно связана также и с исторической геологией. В части, посвященной изучению ископаемых людей, область палеонтологии частично совпадает с областью антропологии.

Ископаемые позвоночные. Только немногие из бесчисленного количества отдельных животных, прошлого сохранились до нашего времени в виде ископаемых. Когда наземное животное умирает, его остатки обыкновенно расставляются и уничтожаются плотоядными животными или разрушаются корнями растений, почвенными кислотами и деятельностью бактерий. То же самое, без сомнения, происходило и в прошлые геологические времена.

В сравнительно редких и благоприятных случаях умершее животное может оказаться погребенным под значительным слоем ила или песка, и тогда мягкие части обычно быстро сгнивают, скелет же может сохраниться, будучи окружен постепенно затвердевающей породой. Костное вещество может, сохранившись, постепенно изменяться в сложное минеральное образование, в котором удерживается многое из первоначального состава кости. В то же время минеральные частицы, приносимые в растворе, заполняют полости, так что первоначально пористая кость приобретает характер тяжелого и плотного образования. Но так как минеральное вещество, заполнившее полости, обычно отличается от вещества, в которое превратилась кость, то срезы ископаемых костей, изучаемые микроскопически, обыкновенно показывают детали строения первоначальных объектов.

Иногда — правда, гораздо реже — сохраняются и мягкие части тела. Некоторые недавно вымершие формы, например дронт (додо) или гигантский новозеландский моя, могут считаться своего рода ископаемыми, хотя их кости обычно испытывали лишь незначительные химические изменения. В этих случаях сохранились перья, связки и другие мягкие части. В Америке совершенно вымерли гигантские «наземные» ленивицы, и многочисленные их остатки представляют собой настоящие ископаемые, но в отдельных случаях были находимы скелеты с клочками кожи, на которой еще сохранилась шерсть. Вымершие мамонты целиком сохранились в замерзшем

состоянии в Сибирской тундре, а два шерстистых носорога были найдены законсервированными в горном воске в Галиции.

Иногда встречаются следы мягких частей даже гораздо более древних форм. Экземпляры, расплющенные в глинистых сланцах, во многих случаях сохраняют очертания кожи животного. Некоторые динозавры, повидимому, подверглись мумификации до погребения их под осадками; окружающий их материал затвердел раньше, чем разрушилась кожа, и на нем сохранился отпечаток мумии. В Баварии в отложениях литографского известняка иногда сохранялись отпечатки таких нежных образований, как перья. У некоторых древних маленьких амфибий видны контуры желудка и кишечка, а на экземплярах одной девонской акулы так хорошо сохранились остатки мускулов и почек, что под микроскопом видны отдельные клетки и полосатость [поперечная] мускулов.

Много сведений относительно ископаемых форм мы можем получить и иными путями. На поверхностях напластования пород, которые некогда представляли собою ил, нередко находят отпечатки ног. Найдены были яичные скорлупы различных птиц, морских черепах, скатов и динозавров. Можно собрать много сведений о способах питания ископаемых типов, помимо данных, получаемых путем изучения зубов и скелетов. Остатки плотоядных были находмы вместе с остатками костей съеденных ими животных в области, соответствующей по своему положению желудку хищника; внутри скелетов некоторых рептилий иногда находят «зобные камни». Следы зубов на костях говорят нам о судьбе животных, которым принадлежали эти кости. Часто встречаются в ископаемом состоянии испражнения, известные под названием копролитов. На костях ископаемых форм можно констатировать ранения и признаки заболеваний. Подлинные остатки таких частей организмов, как кровеносные сосуды, нервы, мозг и мускулатура, почти никогда не встречаются в ископаемом состоянии; тем не менее, изучение скелета часто дает много сведений, касающихся этих частей.

Подразделение геологического времени. История земли делится геологами на несколько крупных единиц — эр. У нас мало данных об организмах древнейших из этих эр, и в дальнейшем мы будем иметь дело только с тремя последними: палеозойской эрой, в течение которой позвоночные претерпевали ранние стадии своего эволюционного развития, мезозойской эрой, или веком рептилий, и кайнозойской эрой, или веком млекопитающих, и в заключение — человека. Эры несколько искусственно подразделяются на периоды.

В дальнейшем, рассматривая ископаемых позвоночных, мы будем постоянно ссылаться на эти периоды; список их мы даем в следующей ниже таблице. Указываемая на этой таблице продолжительность периодов в годах, является, конечно, лишь грубо приблизительной оценкой, основанной на скорости распада радиоактивных веществ в породах.

Теория эволюции и эволюционные явления. Знакомясь со множеством различных форм, приспособленных к весьма разнообразным условиям существования, мы не можем оставить без рассмотрения вопрос о путях эволюционного развития этих форм. Не пытаясь здесь подвергнуть этот вопрос всестороннему и подробному разбору, мы упомянем лишь некоторые из основных проблем, а также теорий, выдвинутых для объяснения эволюционного процесса.

Все животные хорошо приспособлены к тем условиям существования, в которых они живут (хотя иногда эта приспособленность представляется несовершенной). Кроме того, почти во всех случаях, когда нам известны ископаемые предки животных, мы находим, что эти животные произошли от форм, повидимому, менее хорошо приспособленных к телерешнему образу жизни. Таким образом совершились эти изменения?

Иногда рассуждают примерно так: «Жирафа, происшедшая от короткошерстных предков, приобрела длинную шею потому, что это полезно ей для захватывания листьев с наиболее высоких ветвей деревьев». Длинная шея, конечно, полезна жирафе, но ссылка на полезный результат не может сама

Таблица геологических периодов

(Древнейшие эры, в которых позвоночные не встречаются, не включены)

| Эры | Периоды | Эпохи | Миллионы лет | |
|---|---|-----------------|---------------------------|---|
| | | | продолжительность периода | время, истекшее от начала до наших дней |
| Кайнозойская (эра млекопитающих и человека) | Современный | | 0 | 0 |
| | Плейстоцен | | 1 | 1 |
| | Третичный | Неоген | | |
| | | Палеоген | 54 | 55 |
| Мезозойская (эра рептилий) | Меловой, или мел | Верхний мел | | |
| | | Нижний мел | 65 | 120 |
| | Юрский, или юра | Верхняя юра | | |
| | | Средняя юра | 35 | 155 |
| | | Нижняя юра | | |
| | Триасовый, или триас | Верхний триас | | |
| | | Средний триас | 35 | 190 |
| | | Нижний триас | | |
| Палеозойская (эра беспозвоночных и примитивных позвоночных) | Пермский, или пермь | Верхняя пермь | | |
| | | Нижняя пермь | 25 | 215 |
| | Каменноугольный ¹ , или карбон | Пенсильванская | 35 | 250 |
| | | Миссисипская | 50 | 300 |
| | Девонский, или девон | Верхний девон | | |
| | | Средний девон | 50 | 350 |
| | | Нижний девон | | |
| | Силурский, или силур | Готгайдская | 40 | 390 |
| | | Ордовицкая | 90 | 480 |
| | Кембрийский, или кембрий | Верхний кембрий | | |
| | | Средний кембрий | 70 | 550 |
| | | Нижний кембрий | | |

¹ В СССР принято троичное деление каменноугольного периода, или карбона, — на нижний, средний и верхний карбон. Эти три эпохи иногда называются: динаитской (нижняя), московской (средняя) и уральской (верхняя); динаитская соответствует миссисипской американских авторов, а московская и уральская вместе взятые — пенсильванской. См. также сноски на стр. 224. Л. Д.

по себе объяснить сущность процесса, вследствие которого достигнут этот результат. Некоторые склонны признать, что какая-то внешняя по отношению к жирафе сила произвела изменения, имея в виду полезную цель, а другие считают возможным допустить, что жирафа обдумала этот вопрос и осуществила изменение своей собственной волей. Но принятие первого предположения увело бы нас за пределы научной мысли; второе же предположение является явно абсурдным, хотя некоторые теоретики и предполагают существование какой-то непонятной «жизненной силы» или таинственного внутреннего «импульса», который ведет животных к цели эволюционного развития.

Гораздо более правдоподобным кажется предположение, которое может быть сделано согласно теории наследования благоприобретенных признаков, возникающих вследствие употребления и неупотребления частей; эта теория была выдвинута более ста лет тому назад французским натуралистом Ламарком. Согласно такому предположению, жирафа постоянно вытягивала шею, чтобы достать листья на высоких ветвях. В результате шея жирафы в течение индивидуальной жизни этой последней становилась все длиннее и длиннее. Это удлинение передавалось, якобы, потомству; накопление таких индивидуальных изменений могло, согласно упомянутой теории, привести к развитию длинношейных форм из короткочешейных. Такое объяснение, на первый взгляд, кажется правдоподобным; но у нас нет никаких доказательств передачи потомству изменений, происшедших в теле особи в течение ее жизни, несмотря на многочисленные эксперименты.

Гораздо лучше объясняет эволюционные изменения теория естественного отбора, выдвинутая Дарвином в 1859 г. Теория Дарвина исходит из того факта, что в природе не существует двух животных, в точности похожих друг на друга; поэтому те особи жираф, у которых шея немного длиннее, чем у других, имеют больше шансов выжить — в особенности в голодное время, — чем особи с более короткой шеей. Этот процесс отбора ведет, по Дарвину, к постепенному развитию длинной шеи.

У современных и у вымерших позвоночных можно наблюдать много случаев как значительной эволюционной дивергенции в пределах той или иной группы, так и замечательной конвергенции адаптивных особенностей у видов, совершенно не связанных друг с другом. Соперничество в пределах сидящей группы животных благоприятствует развитию дивергентных приспособлений в направлении различных типов образа жизни и обуславливает адаптивную радиацию. Поразительным примером этого является радиация австралийских сумчатых, которая, надо полагать, началась в начале третичного периода. Кенгуру и тасманийский волк совсем не похожи друг на друга по своим адаптивным признакам, но филогенетически оба происходят определенно от одного и того же примитивного типа, недалекого от опоссума, оба — члены одного и того же отряда.

Адаптивная радиация различных групп ведет к конвергенции в эволюции, к выработке сходных приспособлений у двух или многих неродственных типов. Тасманийский волк по многим чертам сходен с настоящим волком других материков; сумчатый австралийский wombат совершенно подобен сурку. Но такое сходство вовсе не предполагает родственных отношений; оно выражает лишь приобретение сходных черт строения, необходимых для переживания при одинаковых условиях существования.

Таксономия и классификация. Зоологи находят нужным в отношении нынешних животных употреблять не народные названия, а систему научных названий, представляющих собою латинские или латинизированные слова. Это еще более необходимо в отношении вымерших форм, для которых народных названий не существует. Каждое животное обозначается двумя названиями: первое из них есть название рода, обыкновенно включающего некоторое число родственных форм; второе же есть видовое название, — название того или иного вида данного рода. Так, например, домашняя собака вместе с волком и шакалом входит в состав рода *Canis*.

Домашняя собака называется *Canis familiaris*; волк, ее близкий родственник, — *Canis lupus*.

Рода и виды являются основными единицами классификации, первоначальным назначением которой было распределение животных на большие и малые группы по степени сходства между ними. Так, например, собаки, несомненно, находятся в довольно близком родстве с лисицами и с некоторыми другими собакообразными тропическими формами; все они объединяются в одно семейство *Canidae*. Эта группа в свою очередь находится в несколько более отдаленном сходстве с кошками, медведями и с другими хищниками; все эти формы объединяются в отряд *Carnivora*. Эта большая группа имеет много таких признаков, — например, кормление детенышем молоком, наличие шерсти, — которые сближают ее с многочисленными другими формами; все они рассматриваются как члены одного класса *Mammalia* (млекопитающих). Млекопитающие имеют некоторые признаки (например, наличие внутреннего скелета), присутствующие также и у птиц, рептилий, амфибий и рыб; поэтому все эти животные объединяются в тип *Chordata*, который представляет собою одно из основных подразделений животного мира. Таким образом, главными единицами классификации являются: тип, класс, отряд, семейство, род и вид. Для большей гибкости этой классификации вводятся промежуточные единицы, для обозначения которых к названиям основных единиц присоединяются приставки «над», «под» и «инфра»¹, и получаются такие термины, как «подкласс», «надотряд» и «инфраотряд».

После признания зоологами эволюционной теории значение классификации существенно изменилось. Различные таксономические единицы, очевидно, должны представлять те или иные ветви родословного дерева. Зоологи-эволюционисты стремились и стремятся сделать классификацию «естественной», чтобы каждое подразделение этой классификации содержало лишь формы, происшедшие от общего предка (это касается всех таксономических единиц от самых мелких до крупнейших).

Довольно легко было бы установить естественные группы, если бы мы имели дело лишь с ныне существующими формами. Но палеонтология открывает все больше и больше промежуточных форм, и это сильно затрудняет работу по классифицированию животных. Ныне живущих *Equidae* (лошадей, ослов и зебр) легко отличить от родственных им носорогов по таким признакам, как присутствие единственного пальца на каждой ноге и отсутствие рогов. Но некоторые из древнейших представителей семейства лошадиных имели по три пальца, подобно носорогам, а многие из древних носорогов были безрогие. Далеко не всегда возможны определения, которые были бы применимы ко всем без исключения членам группы; нередко можно дать характеристику только типичных членов. Та или иная форма может быть отнесена к определенной группе (например, к семейству лошадиных), если установлены филогенетические отношения, — родственная связь этой группы с другими формами группы. Только немногие новейшие члены семейства лошадей являются, действительно, однопальмыми, но эти однопалые лошади являются членами филогенетических рядов, в состав которых входят и древние трехпалые лошади; предки носорогов были безрогие, но с ними филогенетически тесно связанны позже появившиеся «рогатые» носороги.

Возможны два типа классификации: «вертикальный» тип и «горизонтальный» (рис. 1). В первом случае каждое семейство (или какая-либо другая единица) содержит всех членов определенной ветви от самого начала этой последней до ее конца; линия, разграничающая две такие ветви, доходит до самого их основания. Однако подобное разграничение иногда

¹ Названия, образованные с помощью приставки «инфра», употребляются очень редко. Однако, за отсутствием более подходящего термина, мы сохраним здесь такой употребляемый Ромером термин, как «инфраотряд», для таксономических единиц, объединяющих несколько надсемейств и входящих в состав того или иного подотряда. *Л. Д.*

представляет значительные затруднения, например — в том случае, когда известны формы, являющиеся родоначальными для двух различных семейств; отнесение этих общих предков к одному из этих семейств было бы произвольным. При таких обстоятельствах лучше, повидимому, провести разграничение «горизонтального» типа, с выделением основной, предковой группы, включающей родоначальников позднее развивающихся семейств.

Следует заметить, что названия надсемейств всегда кончаются на *oidea*, семейств на *idae*, подсемейств на *inae*; все эти окончания присоединяются к корню названия типичного рода данной группы. Например термины — *Equoidea*, *Equidae*, *Equinae* — происходят от слова *Equus* (лошадь).

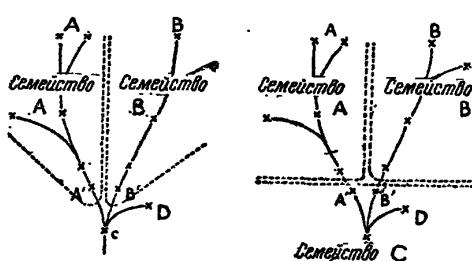


Рис. 1. Схема, поясняющая разницу между „вертикальной“ и „горизонтальной“ классификациями. Гипотетическое родословное дерево, которое показывает происхождение двух иных живущих форм *A* и *B* (например лошадей и носорогов) от общего предка *C*; известные формы обозначены крестиками. Налево — вертикальная классификация; границы между группами максимально продолжены внизу, по направлению к „корням“. Это подчеркивает родство между предками (*A'*; *B'*), с одной стороны, и их потомками — с другой, ибо резко отделяет *A'* и *B'* от общего предка *C* и от других боковых ветвей, например от *D*, с которыми они находятся в близком родстве. Направо — „горизонтальная“ классификация, которая объединяет все выходные ветви в общую предковую группу *C*.

Форма тела у рыб. Для плавающих форм является форма, которую инженеры придают торпедам и корпусам кораблей и которая рассчитана на наименьшее сопротивление (с максимальной шириной несколько спереди от середины). Такую форму обычно имеют активно плавающие рыбы. Локомоция (передвижение) таких форм совершается главным образом волнобразными движениями туловища и хвоста, причем ряд изгибов передается спереди назад, и рыба продвигается вперед сквозь воду; парные же плавники служат обычно только в качестве органов управления (рулей).

Вдоль главной оси тела расположены на спинной и на брюшной стороне тела непарные срединные плавники: спинной плавник (или спинные плавники) на верхней стороне тела, хвостовой — в области хвоста и анальный — за анальным отверстием (рис. 2). У примитивных типов обычно бывает один или два спинных плавника. Наблюдается значительное разнообразие в способах слияния или подразделения спинных плавников и слияния анального или спинных плавников с хвостовым.

У более примитивных рыб обычны два типа хвостового плавника: дифицеркальный и гетероцеркальный (рис. 3). В плавнике первого типа мясистое окончание тела, содержащее позвоночный столб, идет прямо до кончика хвоста, и плавник делится на две симметричные части, одна из которых расположена выше позвоночного столба, а другая — ниже него. В гетероцер-

Строение позвоночных. Для того чтобы проследить историю различных позвоночных, необходимо иметь основные сведения по их анатомии. Здесь мы кратко рассмотрим некоторые из наиболее важных частей тела примитивных водных позвоночных — рыб, причем уделим особое внимание строению скелета. (Морфологию высших позвоночных мы рассмотрим в следующих главах книги.)

Все позвоночные — двусторонне симметричные животные; длинная ось тела обычно имеет горизонтальное положение. Органы, имеющие отношение к окружающей среде, обычно сосредоточиваются близ переднего конца тела. У наземных животных развитие больших конечностей более или менее усложняет первоначально простые соотношения частей; радикальное изменение в положении оси тела произошло у человека и у других животных, ходящих на двух ногах. Позвоночных наиболее совершенной

позвоночных придают торпедам и корпусам

кораблей и которая рассчитана на наименьшее сопротивление (с максимальной шириной несколько спереди от середины). Такую форму обычно имеют

активно плавающие рыбы. Локомоция (передвижение) таких форм совер-

шается главным образом волнобразными движениями туловища и хвоста, причем ряд изгибов передается спереди назад, и рыба продвигается вперед сквозь воду; парные же плавники служат обычно только в качестве органов управления (рулей).

Вдоль главной оси тела расположены на спинной и на брюшной сто-

роне тела непарные срединные плавники: спинной плавник (или спин-

ные плавники) на верхней стороне тела, хвостовой — в области хвоста и анальный — за анальным отверстием (рис. 2). У примитивных типов обыч-

кальном плавнике содержащая позвоночный столб задняя часть тела отклоняется вверху, и плавник развивается почти целиком ниже позвоночного столба. У некоторых примитивных рыб мы видим обратное этому расположение: кончик позвоночного столба отклонен книзу, а плавник находится выше него; это — обратно-гетероцеркальный тип. Симметричный дифицеркальный плавник логически мог бы быть принят за примитивный тип, а гетероцеркальный — за специализированный производный тип. Мы видим, однако, что этот последний тип имеет почти всеобщее распространение у древнейших членов большинства групп рыб; и вполне вероятно, что дифицеркальный тип в действительности происходит от гетероцеркального.

Спинная струна. Позвоночные и их близкие родичи, в отличие от обыкновенных беспозвоночных, имеют внутренний скелет для поддержки тела, а также для облегчения работы мускулов. У беспозвоночных скелет, если он развит, является наружным, покрывающим поверхность тела. Это, однако, не совсем верно. У некоторых беспозвоночных скелет является по своему онтогенетическому развитию внутренним, хотя функционально он может служить наружным панцирем. Таков скелет иглокожих. Например у морских ежей скелет состоит из пластинок, шипов, челюстей и других элементов, расположенных более или менее глубоко и покрыт живой ресничатой эпителиальной тканью. Состоящий из иголочек или спикул скелет губок является внутренним и морфологически и физиологически. Внутренний

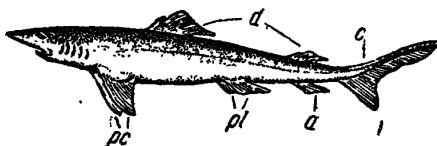


Рис. 2. Схема, показывающая расположение непарных и парных плавников у рыб. *d* — спинные плавники; *e* — хвостовой плавник; *pc* — грудные плавники; *pl* — брюшные плавники; *a* — анальный плавник.

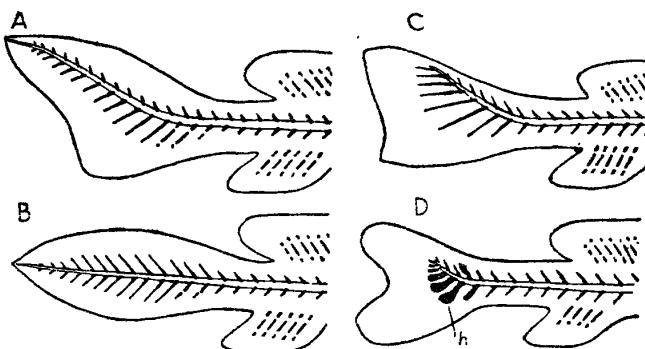


Рис. 3. Схема хвостовых плавников. *A* — гетероцеркальный тип, встречающийся у большинства акул, примитивных двоякодышащих, лучеперых рыб и у некоторых древних кистеперых; *B* — дифицеркальный тип, встречающийся у *Pleuracanthodii* и у более новых двоякодышащих и кистеперых; *C* — укороченный гетероцеркальный и *D* — гомоцеркальный типы, встречающиеся у более новых лучеперых рыб. На плавнике *D* видны разросшиеся нижние остистые отростки *h*, называемые "гипураниями". Плавники *C* и *D*, а также, вероятно, *B* происходят от *A*. (С изменениями, по Гудричу.)

скелет имеют внутреннераковинные (или двужаберные) головоногие, составляющие подкласс *Endocochlia*.] Такой скелет был и у позвоночных в ранний период их эволюционного развития; он имеется у многих форм и теперь, но в дополнение к нему всегда присутствуют какие-нибудь внутренние скелетные образования. Самым примитивным и самым древним из таких внутренних скелетных образований является, вероятно, спинная струна — длинный тонкий прут, который обыкновенно тянется от основа-

ния черепа — вдоль спины — до хвоста. Состоит из мягкого, студневидного материала, окруженного крепким чехлом, она представляет собою у примитивных позвоночных гибкое опорное образование. У некоторых водных позвоночных она может сохраняться в течение всей жизни, а у форм, стоящих выше, она заменяется позвоночном столбом, но всегда присутствует у зародыша. Не содержа твердых частей, она никогда не сохраняется в ископаемом состоянии.

Хрящ и кость. В дополнение к спинной струне все позвоночные имеют скелетную систему, построенную из хряща и кости. Первый представляет собою сравнительно мягкую и просвечивающую ткань, содержащую округлые клетки и способную расти путем расширения. Обыкновенный хрящ — правда, часто имеющийся у низших позвоночных — редко сохраняется у ископаемых, так как, будучи обнажен, он ссыхается и легко распадается. Впрочем, у некоторых рыб в хряще отлагаются кальциевые соли, и в таком обызвествленном состоянии он является материалом гораздо более прочным, способным сохраняться.

У выше стоящих позвоночных преобладающей скелетной тканью является кость. В микроскопических срезах она легко отличается от хряща присутствием в ней неправильно ветвящихся клеточных пространств. Кость состоит из волокнистого основного вещества, сильно пропитанного кальциевыми солями, и представляет собою гораздо более прочную опорную ткань, чем хрящ. В отличие от этого последнего, кость не способна расширяться и может расти лишь добавлением слоев на ее поверхности. Большие кости часто содержат внутри обширную мозговую полость, а также многочисленные более тонкие каналы, в которых находятся кровеносные сосуды и нервы.

У форм, имеющих костный скелет, значительная часть этого последнего сначала закладывается, в эмбриональном состоянии этих животных, как хрящ. Такие факты говорят в пользу того, что хрящ был исторически более древней тканью и что кость постепенно замещала этот менее совершенный материал. Но хотя это, быть может, в общем и правильно, мы все же знаем, что кости имелись уже у древнейших из знакомых нам позвоночных. Нам известно также, что у некоторых нынешних позвоночных в скелете гораздо меньше костей и больше хряща, чем у их предков: во многих группах проходила, повидимому, значительная редукция костного скелета.

Кости, помещающиеся глубоко в теле и замещающие хрящевые скелетные образования, называются «эндохондральными» костями или «замещающими костями». Совершенно иначе возникают и развиваются кожные кости. Хрящ никогда не является предшественником этих костей у зародыша; они имеют, наоборот, поверхностное происхождение, образуя в более глубоких слоях кожи. У ископаемых низших позвоночных кожные кости часто целиком покрывают тело, обычно в виде больших пластинок в головной и плечевой областях и в виде более мелких чешуй на туловище и хвосте. Кожные кости часто соединяются с замещающими костями, особенно в области головы: так, например, человеческий череп представляет собою соединение костей неодинакового происхождения.

Внутренние скелетные образования рыб могут быть разделены на четыре группы: осевой скелет туловища и хвоста, мозговая коробка, система жаберных дуг, скелет парных конечностей.

Осевой скелет. Главными элементами осевой системы являются позвонки, составляющие позвоночный столб. В процессе эмбрионального развития спинная струна более или менее окружается хрящевыми элементами, расположеными в ряд. На каждый сегмент тела часто приходится по четыре таких хряща, которые у многих форм соединяются, образуя диск или кольцевидное тело, называемое телом позвонка, или centrum (рис. 4). У некоторых примитивных форм спинная струна остается большой, но в большинстве случаев она редуцируется, а у более «прогрессивных» типов во взрослом состоянии она совершенно отсутствует. Нервный тяж лежит непосредственно над спинной струной; над телом позвонка (centrum) в каж-

дом сегменте обычно развивается У-образный защищающий элемент — тяж. Две ветви этого элемента, представляющие собою невральную («мозговую») дугу, смыкаются над нервным тяжем и выдаются вверх в виде неврального или верхнего остистого отростка. Важные кровеносные сосуды лежат в хвосте, как-раз под спинной струной, и они обычно окружены гемальными («кровеносными») дугами, аналогичными расположенным выше невральным дугам.

В области туловища обычно присутствуют ребра, отходящие от боков позвонков и лежащие между спинной и брюшной группами мускулов; у примитивных форм они присутствуют в каждом сегменте от шеи до основания хвоста. В добавление к этим межмускульным спинным ребрам, которые являются единственными у наземных форм, рыбы обычно имеют второй ряд ребер — нижние ребра, которые лежат ниже и частично окружают полость тела. В хвосте нижние ребра заменяются гемальными дугами.

В туловище часто встречаются дополнительные скелетные образования. Между различными мускулами иногда располагаются дополнительные ко-

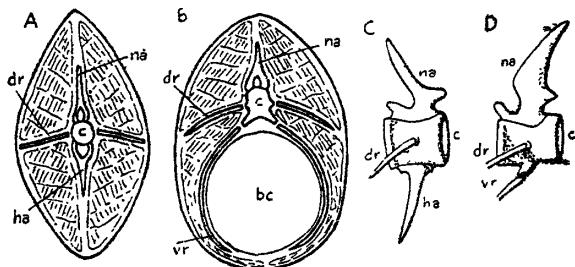


Рис. 4. A — схематический поперечный разрез через хвост рыбы. B — разрез через туловище: видно отишение позвонков и ребер к мускулатуре и к полости тела. C — схема хвостового позвонка у рыб отряда *Teleostei*. D — туловищный позвонок. bc — полость тела; c — тело позвонка; dr — верхние ребра, лежащие между спинной и брюшной группами мускулов; ha — гемальная дуга и нижний остистый (гемальный) отросток; na — невральная дуга и верхний остистый (невральный) отросток; vr — нижние ребра, окружающие полость тела.

сти, а у большинства наземных форм есть грудина (sternum), к которой прикрепляются своими вентральными концами многие ребра. Непарные плавники поддерживаются рядом параллельных прутьевидных хрящей или костей, — *radialia*, под которыми в теле рыбы имеются основные элементы, соединяющие их с позвоночным столбом. (Кроме того, эти плавники покрыты на своей поверхности и укреплены дистально чешуями или удлиненными лучами, развившимися из чешуи или из самой кожи.)

Мозговая коробка. Мы привыкли думать о черепе, как о сложном твердом образовании, которое включает в себе мозговую коробку и верхние челюсти, но многие из элементов, составляющих череп у высших форм, отсутствуют у наиболее примитивных из современных ископаемых позвоночных. Первоначально челюстей не было, и даже у многих рыб, имеющих челюсти, эти последние лишь слабо сцеплены с мозговой коробкой. Примитивный «череп» состоит главным образом из хрящевой коробки, содержащей мозг и на своем заднем конце сочленяющейся с позвоночным столбом (рис. 5 и 26). Впереди имеются носовые капсулы, которые защищают орган обоняния; впадины, расположенные по бокам, содержат глаза, а части, выступающие по бокам заднего отдела (слуховые капсулы), содержат примитивное ухо.

Система жаберных дуг. Ряд хрящевых или костных дуг, расположенных у типичных позвоночных между жаберными отверстиями, служит для укрепления жаберной (или бранхиальной) области и дает опору мускулам,

открывающим и закрывающим жаберные щели (рис. 6). Нормально каждая дуга делится на верхнюю и нижнюю половины; обычно наблюдается и дальнейшее расчленение. У большинства примитивных позвоночных нет челюстей; предполагают, что эти последние происходят из передней пары жаберных дуг, причем верхняя челюсть соответствует верхней половине дуги, а нижняя — главному вентральному элементу. У наземных форм, в связи с утратой жаберного дыхания, наблюдается сильная редукция этой первоначально важной скелетной системы.

Скелет конечностей. У большинства позвоночных имеются парные конечности — парные плавники рыб и гомологичные этим плавникам ноги наземных форм. Нормально имеются две пары (рис. 2): грудные, передние конечности, непосредственно за жаберной областью или за шеей, и тазовые, задние конечности, расположенные обычно у заднего конца туловища — впереди анального отверстия. Опорой для конечностей служат

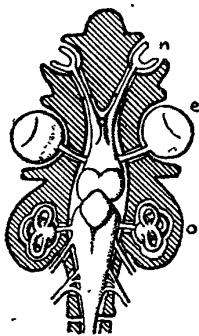


Рис. 5. Схема, показывающая отношение мозговой коробки к первичной системе и к органам чувств у рыб. Мозговая коробка изображена рассеченной по горизонтальной плоскости. Мозговая коробка образует парные капсулы, которые содержат обонятельные мешки *n*, защищают глазные яблоки *e* и включает в себе каналы и мешки уха *o*.

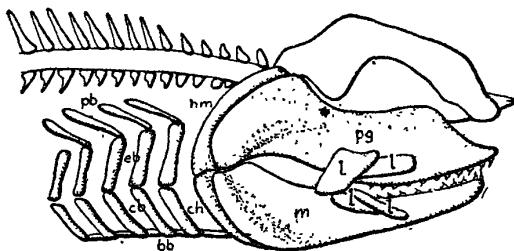


Рис. 6. Челюсти и система жаберных дуг у акулы (в основном — у мезозойского *Hybodus*). Мозговая коробка и спинная струя показаны контуром. *bb* — basibranchialia жаберных дуг; *cb* — ctenobranchialia — главные вентральные элементы; *eb* — epibranchialia — главные дорсальные элементы; *pb* — pharyngobranchialia; *ch* — ctenopharyale и *hm* — hyomandibulare — элементы глоцидной дуги, расположенной непосредственно за челюстями; *pq* — palatoquadratum — первичная верхняя челюсть; *m* — mandibula — нижняя челюсть; *l* — губные хрящи угла рта, — быть может, остатки предротовых жаберных дуг. (По С. Вудварду.)

пояса, находящиеся внутри тела животного. Первично они состоят из хряща или из замещающих костей, но к наружному и переднему краям грудного пояса часто прикрепляются кожные кости. От пояса отходят собственно конечности, скелет которых состоит из сложной группы сочленяющихся хрящевидных или костей (см. рис. 27 и 56). Первично у рыб конечности являются небольшими управляющими и балансирующими органами, но у наземных животных они приобретают первостепенное значение в качестве органов движения. Значительные изменения в строении этих органов будут представлять одну из центральных тем в нашем изложении эволюционной истории позвоночных.

У некоторых из низших позвоночных парные плавники развиты слабо или отсутствуют. Их происхождение было предметом больших споров. Представляется, однако, вероятным, что первоначально это были просто складки, выступавшие по бокам тела; совершенно так же, срединные непарные плавники возникли, повидимому, как выступы по срединной линии спинной и хвостовой областей. Оба типа плавников часто имеют сходное строение.