

Волинський національний університет імені Лесі Українки
Факультет біології та лісового господарства
Кафедра зоології

М. Г. Білецька, В. С. Теплюк

**ІСТОРИЧНИЙ РОЗВИТОК БІОЛОГІЧНИХ
СИСТЕМ**

**Методичні рекомендації
до практичних робіт**

Луцьк – 2023

УДК 57.07(091)(072)

Б 61

Рекомендовано до друку науково-методичною радою Волинського національного університету імені Лесі Українки (протокол № _ від 21.06.23 р.)

Рецензент: **Козачук Н. О.** доктор біологічних наук, професор кафедри фізіології людини і тварин Волинського національного університету імені Лесі Українки.

Б 61 Історичний розвиток біологічних систем : методичні рекомендації до практичних робіт; видання 2-е, доповнене та перероблене / М. Г. Білецька, В. С. Теплюк. Луцьк: ФОП Байбула К. В., 2023. – 105 с.

Методичні рекомендації для проведення практичних робіт із курсу «Історичний розвиток біологічних систем» містять матеріали історичного розвитку живих форм, викладені у геохронологічній послідовності. Наводиться характеристика викопних форм різних таксонів, окремих геологічних ер і періодів.

Рекомендовано здобувачам факультету біології та лісового господарства освітнього ступеня магістр.

© Волинський національний університет імені Лесі Українки, 2023

© М. Г. Білецька, В. С. Теплюк, 2023

Зміст

Вступ	4
Практична робота № 1. Геохронологія Землі.	5
Практична робота № 2. Еволюція одноклітинних біологічних систем у докембрії. Перші викопні багатоклітинні.	10
Практична робота № 3. Викопні безхребетні морських екосистем: найпростіші та двошарові.	20
Практична робота № 4. Викопні безхребетні морських екосистем: молюски, щупальцеві, членистоногі та голкошкірі.	26
Практична робота № 5. Особливості організації напівхордових.	33
Практична робота № 6. Походження та еволюція нижчих хордових. Викопні безщелепні.	38
Практична робота № 7. Філогенетичне дерево риб.	49
Практична робота № 8. Еволюція наземних рослин.	57
Практична робота № 9. Походження та еволюція тетрапод.	65
Практична робота № 10. Філогенетичне дерево плазунів.	70
Практична робота № 11. Еволюція польоту.	82
Практична робота № 12. Походження та еволюція ссавців.	91
Практична робота № 13. Викопні ссавці кайнозою.	97
Рекомендована література	105

Вступ

Освітній компонент «Історичний розвиток біологічних систем» є необхідним для формування у здобувачів цілісного уявлення про еволюцію живого від молекулярно-генетичного до біосферного рівня

У ході виконання практичних робіт здобувачі отримують знання про існування біологічних систем різних рівнів живого у геологічній історії Землі, конкретний перебіг філогенезу різних груп організмів, вимирання окремих видів і їх угруповань, зв'язок філогенетичних процесів із змінами умов життя в геологічній історії Землі, загальні закономірності філогенезу. Таким чином, формується уявлення про живі організми у їх еволюційній наступності, різноманітності викопних форм у різні геологічні часи та загальні закономірності історичного розвитку органічного світу у всій різноманітності і складності біологічних систем.

Методичні рекомендації до практичних робіт сприятимуть оволодінню сучасними уявленнями про геохронологію Землі, наступність різних таксономічних груп у межах окремих царств; про керівні копалини різних геологічних товщ земної кори. У процесі виконання завдань здобувачі зможуть оцінити складність біологічних процесів і систем та знаходити взаємозв'язки і взаємозалежність різних рівнів організації життя, розкривати загальні закономірності еволюційних перебудов та знаходити філогенетичну спорідненість окремих таксонів.

Методичні рекомендації до кожної з тем містять теоретичні відомості, які допоможуть у виконанні запропонованих завдань.

Практична робота № 1

Тема: Геохронологія Землі

Мета: Ознайомитися з основними геохронологічними поняттями (еон, ера, період, епоха), методами визначення віку гірських порід і класифікацією викопних решток.

Обладнання: геохронологічна таблиця, викопні залишки різних організмів, таблиці, схеми, методичні рекомендації, підручники.

Завдання:

1. Ознайомитися із періодизацією геологічного літочислення Землі. У зошиті зарисувати геохронологічну таблицю, вказати геологічні ери, періоди, епохи і їх тривалість (табл. 1) та доповнити інформацію про періоди характерними керівними копалинами.
2. Ознайомитися із методами абсолютної і відносної геохронології. У зошиті вказати методи ядерної геохронології.
3. Розглянути різні залишки викопних організмів та визначити, до якої із груп фосилій вони належать. Заповнити таблицю:

Тип фосилій	Приклади
Субфосилії	
Еуфосилії	
Іхнофосилії	
Копрофосилії	
Хемофосилії	

Теоретичні відомості

Геохронологія, або геологічне літочислення – це вчення про хронологічну послідовність формування і вік гірських порід, які складають земну кору. Розрізняють відносну та абсолютну (ізотопну) геохронологію.

Відносна геохронологія встановлює відносний вік гірських порід, який дає уявлення про те, які відклади в земній корі є молодшими, які давнішими без оцінки тривалості часу з моменту їхнього утворення.

У відносній геохронології велике значення мають палеонтологічні методи (біостратиграфічні), які ґрунтуються на вивченні скам'янілих решток

Геохронологічна шкала Землі, у млн. років

Еон	Геологічна ера	Геологічний період	Геологічна епоха	Керівні копалини, основні ароморфози	
Фанерозой	Кайнозойська KZ (65)	Четвертинний, або Антропогенний Q (A) (2)	Голоцен (0,02)		
			Плейстоцен (1,5-2)		
		Неогеновий N (23)	Пліоцен (10)		
			Міоцен (15-17)		
			Палеогеновий P (40)	Олігоцен (11-13)	
				Еоцен (19-20)	
	Мезозойська MZ (185)	Крейдовий K (80)	Палеоцен (9-10)		
			Юрський J (70)		
			Тріасовий T (35)		
	Палеозойська PZ (322)	Пермський P (38)			
			Кам'яновугільний, або Карбон C (74)		
			Девонський D (50)		
			Силурійський S (30)		
			Ордовицький O (65)		
			Кембрійський C (65)		
	Криптозой	Протерозойська PR (1800)	Пізній протерозой (880-1220)	Венд V (80-120)	
			Ранній протерозой (900-1100)	Рифей R (800-1100)	
		Архейська AR (1400)			
	Катархей				

решток тварин і рослин у гірських породах. В еволюції органічного світу відбувалася послідовна зміна комплексів тварин і рослин, одні і ті ж їхні форми не виникали повторно. Характерні для товщ певного віку залишки вимерлих організмів називають керівними копалинами. Метод керівних копалин базується на тому, що одновіковими вважаються відклади з однаковими керівними копалинами. Тривалий час цей метод був основним і

відіграв важливу роль у встановленні більшості систем, відділів, ярусів на всіх материках. Керівні копалини – це як правило, органічні залишки, які належать групам, що існували відносно короткий проміжок часу, не встигли за цей час розселитися на значній території і зайняти одну з ведучих ролей в біоценозах. Отже, керівні копалини повинні мати широке горизонтальне і вузьке вертикальне поширення, траплятися часто у великій кількості, а також легко розпізнаватися.

Непалеонтологічні методи стратиграфії – літологічні, геофізичні, загальногеологічні, а також кліматостратиграфічні.

Абсолютна геохронологія встановлює вік гірських порід, виражений в астрономічних одиницях (роках). Визначають цей вік методами ядерної геохронології, тобто за розпадом радіоактивних елементів у пробах гірських порід. Цей процес відбувається зі сталою швидкістю, незалежно від жодних умов. Встановлено, що через кожні 100 млн. р. з 1 кг урану залишається 985 г і утворюється 13 г свинцю та 2 г гелію. За співвідношенням мас цих елементів можна визначити вік гірської породи. Використовують уран-свинцевий метод, калій-аргоновий, рубідій-стронцієвий, радіовуглецевий.

Свинцевий метод базується на тому, що свинець і гелій – це кінцеві продукти розпаду урану і торію. Вік установлюють за ізотопним співвідношенням $^{206}\text{Pb} / ^{238}\text{U}$, $^{207}\text{Pb} / ^{235}\text{U}$, $^{208}\text{Pb} / ^{232}\text{Th}$, що дозволяє контролювати отримані дані.

Калій-аргоновий метод (аргоновий) ґрунтується на тому, що у процесі самовільного розпаду калію 11 % K переходить в аргон ^{40}Ar , а решта 89 % – в ізотоп ^{40}Ca . Недоліком цього методу є обмежене застосування. Він придатний для тих порід, які не були піддані сильному нагріванню (більше 3000°) і великому тиску.

Рубідієво-стронцієвий метод ґрунтується на розпаді рубідію ^{87}Rb і перетворення його в ізотоп стронцію ^{87}Sr . Метод застосовується в основному для визначення віку докембрійських порід.

Радіовуглецевий метод базується на визначенні радіоактивного ізотопу вуглецю ^{14}C в органічних залишках. Цей ізотоп безперервно утворюється в атмосфері під дією космічного випромінювання і засвоюється живими організмами. Після відмирання організму починається розпад цього ізотопу з відомою швидкістю, що дозволяє визначити час захоронення організму та вік тих порід, які його містять. Ізотоп ^{14}C розпадається швидко і тому метод застосовують лише для відкладів, абсолютний вік яких не перевищує 60 000 років.

Широко розповсюдженим є метод визначення віку за стрічковими глинами, які відкладаються у спокійних прильодовикових басейнах при сезонній зміні клімату. Протягом року утворюється стрічка із двох тонких шарів: піщаного (весняно-літнього) і глинистого (осінньо-зимового). Використовуючи цей метод, геологи встановили, що останній льодовик був на території Скандинавії 8-9 тис. р. тому.

Одним із методів відновлення палеогеографічної обстановки є також фаціальний аналіз – комплексне дослідження з метою визначення фацій минулого. Фація – це ділянка земної поверхні з характерним для неї комплексом фізико-географічних умов, які визначають органічні та неограничні процеси у цьому місці.

Процес перетворення організмів, які загинули у викопні залишки називають фосилізацією, а самі викопні форми – фосиліями. Часто замість терміну фосилії говорять про скам'янілості, але з наукової точки зору – це неточна назва. Уперше термін «фосилії» використав засновник мінералогії Агрикола у своїй роботі «De natura fossilium» у 1546 році. Зараз цей термін застосовують до всіх залишків давніх рослин і тварин. Це поняття, яке протиставляється поняттю «рецентний» – той, що живе зараз.

Закономірності захоронення організмів і збереження їх залишків у викопному вигляді вивчає особливий розділ палеонтології – тафономія.

Весь шлях органічних залишків від моменту загибелі організмів до фосилізації (переходу у літосферу) називають тафономічним циклом. У

ньому виділяють 4 основних етапи: нагромадження органічних залишків, захоронення, фосилізація, вихід місцезнаходжень на поверхню.

Всі різноманітні форми викопних залишків поділяють на 5 категорій, які відображають повноту їх збереження: субфосилії, еуфосилії, іхнофосилії, копрофосилії, хемофосилії.

Субфосиліями називають викопні залишки, які мають повну збереженість організмів (скелет і м'які тканини), наприклад муміфіковані трупи мамонтів, носорогів у вічній мерзлоті, еолових пісках, комахи у бурштині. Для рослин у цьому випадку використовують термін «фітолейми». Фітолейми зберігають клітинну структуру тканин, до них відносять насіння, шишки хвойних у торф'яниках четвертинного періоду.

Еуфосилії – це теж добре збережені викопні, представлені цілими скелетами або їх частинами, черепашки чи їхні відбитки або ядра.

Іхнофосилії – викопні сліди. Сліди життєдіяльності включають сліди повзання, ходіння, свердління, проїдання, нори тощо.

Копрофосилії – це продукти життєдіяльності викопних форм. Найбільш типовими копрофосиліями є кінцеві продукти травлення червів мулоїдів і хребетних тварин. До них відносять і продукти життєдіяльності бактерій і ціанобактерій, наприклад строматоліти.

Хемофосилії – хімічні викопні. Вони представлені органічними молекулами тваринного і рослинного походження.

Залежно від розмірів викопних їх поділяють на макро- (більше 1 мм), мікро- (десяти і соті частки мм) і нанофосилії (соті долі мм і менше).

Трапляються також несправжні викопні, які називаються псевдофосиліями. Це неорганічні утворення, які зовні подібні до якихось викопних організмів. Наприклад, радіально-променеві мінеральні агрегати описані як корали; марганцеві дендрити подібні до рослин і т.п.

Питання для самоконтролю:

1. Поділ часу існування Землі на катархей та геологічний етап.
2. Характеристика догеологічного часу Землі.

3. Поняття криптозою та фанерозою.
4. Геохронологія абсолютна і відносна.
5. У чому суть методів ядерної геохронології?
6. Що таке фосилії та керівні копалини?
7. Класифікація фосилій.

Практична робота № 2

Тема: Еволюція одноклітинних систем у докембрії. Перші викопні багатоклітинні

Мета: Ознайомитися з особливостями будови і різноманітністю викопних одноклітинних, встановити основні ароморфози в еволюції одноклітинних систем, розглянути теорії виникнення багатоклітинних.

Обладнання: фосилії найпростіших, мікроскопи, таблиці, схеми, методичні рекомендації, підручники.

Завдання:

1. Ознайомитися із викопними залишками перших живих форм на Землі (за таблицями). Зарисувати вигляд залишків із формації Ганфлінт.
2. Розглянути викопні залишки формації Біттер-Спрінгс – перших клітин з ядром. Зарисувати.
3. Ознайомитися із перетворенням одношарового зародка в двошаровий (за схемою). Зарисувати схему ранніх стадій онтогенезу коралового поліпа *Monoxenia* (за Геккелем).
4. Ознайомитися із характерними фосиліями венду. Зарисувати схему реконструкції фауни Едіакари.
5. У зошиті відзначити основні ароморфози в еволюції органічного світу криптозою.

Теоретичні відомості

Аналіз основних етапів еволюції органічного світу у докембрії (криптозої) був зроблений Б. С. Соколовим. Час появи життя на Землі різними вченими оцінюється по-різному. Можна вказати, що перші живі форми з'явилися у проміжку 3,5-4,25 млрд. років назад. Протоорганізми були, очевидно, гетеротрофними формами, які живилися готовими високомолекулярними органічними сполуками, що знаходилися у «первинному бульйоні» і мали абіогенне походження. В археї життя існувало в умовах безкисневої атмосфери, у водоймах на глибині 10-50 м. Десятиметровий шар води захищав перші організми від згубної дії ультрафіолетового випромінювання Сонця.

Найдавніші залишки організмів були знайдені в кремнистих сланцях системи Свазіленд, абсолютний вік якої складає 3,1-3,3 млрд. років. У цих товщах трапляються різні мікроскопічні структури, які розглядаються палеонтологами як викопні одноклітинні бактерії (*Eobacterium isolatum*) і ціанобактерії (*Archaeosphaeroides barbertonensis*). Вони були сферичні, паличкоподібні (0,5-0,7 мкм), деякі мали вигляд нитчастих структур (до 100 мкм). Тонкими геохімічними методами було показано у цих осадових породах також наявність органічних речовин, які судячи за вмістом у них різних ізотопів вуглецю, могли мати біогенне походження – це молекулярні викопні (деякі амінокислоти, вуглеводи). Існує також думка, що ці залишки могли мати й абіогенне походження.

В осадових товщах молодшого віку (2,9-3,2 млрд. років, Родезія, серія Булавайо) знайдені найдавніші строматоліти – сліди життєдіяльності ціанобактерій. Строматолітами (грецьк. строматос – килим, літе – камінь) називають тонкошаруваті, переважно карбонатні утворення. Різноманітність форм (стовпчасті, у вигляді пластів) цих споруд визначалася гідродинамічною обстановкою та іншими екологічними чинниками. Такі кам'яністі утворення формувалися в результаті життєдіяльності бактерій і ціанобактерій. Ці організми вилучали CO₂ із розчиненого у воді бікарбонату

кальцію. Кальцит, який при цьому утворювався, осідав на слизистих оболонках клітин. Із часом мікроорганізми відмирили і на поверхні, яку займала їхня колонія, залишалася тонка кірочка вапняної речовини. Ця кірочка складалася з двох тісно пов'язаних один з одним шарів – світлого і темного. Вважають, що світлі, вапняні шари формувалися весною і влітку, коли були сприятливі умови для росту. Восени і взимку активність мікроорганізмів припинялася, виділення вапна різко знижувалося, і відкладалися переважно глинисті частинки, що осідали на поверхню колонії з морської води. За десятки, сотні і тисячі років такі шари, наростаючи один на одного, утворювали гігантські рифи. Це були перші рифоутворювачі на Землі.

Отже, якби навіть залишки Свaziленду виявилися псевдофосиліями, строматоліти переконливо свідчать, що біля 3 млрд. років назад уже існували ціанобактерії, а перші живі форми з'явилися ще раніше (3,5-4 млрд. років).

У відкладах середнього криптозою (вік 2,5-1,7 млрд. років) викопних залишків організмів трохи більше. Найбільш відомими є середньо протерозойські фосилії із кремнистих сланців формації Ганфлінт (вік 1,9 млрд. років) на північному березі озера Верхнього (Канада) (рис. 1). Тут у строматолітних кремнистих породах трапляються залишки досить різноманітних мікроорганізмів. Серед них є нитчасті прості і розгалужені форми. Будова деяких нитчастих (*Gunflintia*), на думку Е. Баргхорна, нагадує сучасних ціанобактерій, інші подібні до залізобактерій. Трапляються прості, округлі мікроорганізми з товстою оболонкою (*Huroniospora*) та складніші чудернацької форми (*Eostrion*, *Kakabekia*). У породах системи Ганфлінт виявлені і молекулярні викопні – органічні речовини, які були знайдені і в більш древній формації Свaziленд.

Протягом 1,5-2 млрд. років (більшої частини криптозою) відбувалася повільна еволюція прокариот. Середній докембрій вважають «віком ціанобактерій», які у цей час процвітали і мали широке розповсюдження.

Завдяки їх фотосинтезуючій діяльності поступово підвищувався вміст кисню в атмосфері.

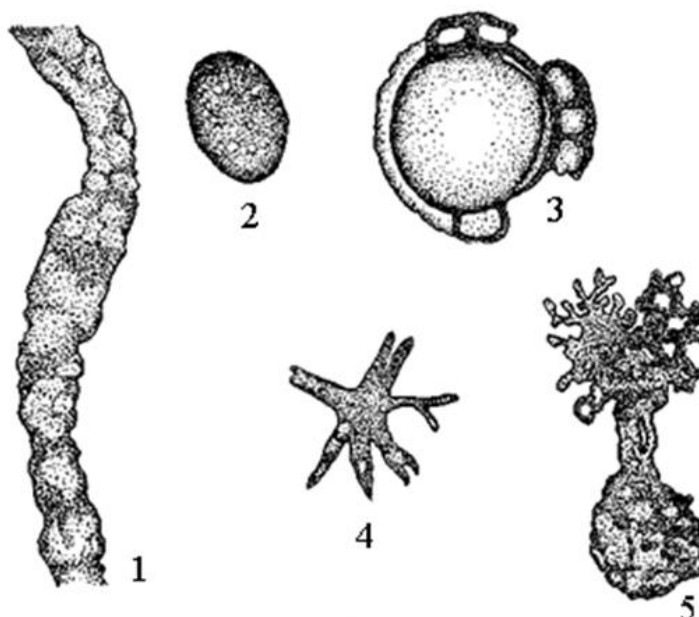


Рис. 1. Викопні залишки організмів із формації Ганфлінт (за матеріалами П. Клауда, Е. Баргхоорна, С. Тайлера, Г. Лайкері): 1 – *Gunflintia*, 2 – *Huroniospora*, 3 – *Eosphaera*, 4 – *Eoastrion*, 5 – *Kakabekia*.

Наступний важливий еволюційний етап після виникнення ціанобактерій та фотосинтезу – це поява перших еукаріот. Це засвідчують викопні залишки формації Біттер-Спрінгс у Центральній Австралії (вік 0,9 млрд. років) (рис. 2). Крім одноклітинних і нитчастих форм, Д. Шопф описує добре збережені одноклітинні залишки організмів розміром 8-12 мкм, всередині яких розрізняється ядро. Виявлені також ядерні одноклітинні (*Glenobotrydiona enigmaticus*) на стадії поділу. Подібні фосилії знайдені також у доломітах Бек-Спрінгс у Каліфорнії, у районі річки Мая (Якутія) та ін. Вивчення цих залишків дозволяє стверджувати, що приблизно 1,6-1,35 млрд. років назад еволюція організмів пройшла важливий рубіж – був досягнутий рівень організації еукаріот.

Існує дві точки зору на походження еукаріотної клітини. Перша з них – так звана аутогенна концепція – передбачає поступову диференціацію прокаріотичної клітини, у ході якої розвинувся мембранний комплекс. На основі мембранного комплексу структурно сформувалися клітинні органели (спочатку як вп'ячування зовнішньої мембрани всередину цитоплазми, а згодом і відокремлення). За цією концепцією еукаріоти взяли початок від

однієї із груп прокаріот (від якої саме невідомо). Друга точка зору – симбіогенна концепція – стала відомою після робіт Л. Маргуліс. Вона обґрунтувала гіпотезу про виникнення еукаріот шляхом симбіозу різних прокаріот: великої клітини – хазяїна, і більш дрібних організмів, які поселилися у його цитоплазмі. Ці дрібні форми з часом стали окремими органелами клітини. Згідно симбіогенної концепції, предками еукаріот були одразу кілька груп прокаріот. Аутогенна (класична) точка зору є більш обґрунтованою і узгоджується із сучасними даними про суть прогресивної еволюції організмів.

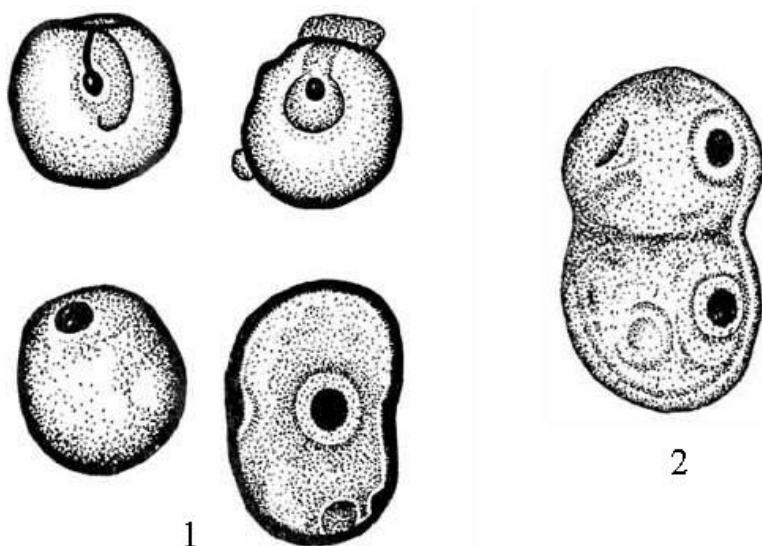


Рис. 2.
Викопні залишки
організмів із
формації Біттер-
Спрінгс (за
Д. Шопфом): 1 –
Caryosphaeroides
pristina, 2 –
Glenobotrydion
aenigmaticus.

Еукаріоти мають більш складну і досконалу організацію клітини, порівняно з прокаріотами і в першу чергу – це сформоване ядро, в якому локалізований хромосомний апарат. У цитоплазмі є набір органел (пластиди, мітохондрії, комплекс Гольджі, ендоплазматична сітка та ін.), які відокремлені мембранами від цитоплазми і виконують різні функції. Близько 1 млрд. років назад виник мітоз – досконалий механізм клітинного поділу, який забезпечує чіткий розподіл спадкової інформації між дочірніми клітинами. Еукаріотичний рівень організації клітини забезпечує більш досконале виконання всіх клітинних функцій і відкриває перспективи для подальшої прогресивної еволюції.

Для всіх сучасних еукаріот характерний у тій чи іншій формі статевий процес, суть якого полягає в обміні спадковою інформацією між різними особинами одного виду. Упорядкований статевий процес, характерний для еукаріот з'явився, напевно, зразу ж після їх виникнення. У результаті статевого процесу в одній клітині об'єднуються два геноми, тобто два повних набори спадкової інформації (диплоїдний набір). Для збереження при цьому сталості хромосомного набору (каріотипу) виду, сформувався такий спосіб поділу клітин, при якому утворені клітини отримують лише один набір хромосом (гаплоїдний). У процесі мейозу хромосоми з різних пар диплоїдного набору розподіляються у дочірні клітини незалежно і випадково, що приводить до виникнення нових комбінацій хромосом у гаплоїдних наборах. При цьому ще більше зростає комбінативна мінливість виду. Таким чином, статевий процес і мейоз забезпечують різке зростання внутрішньовидової мінливості і загальне зростання темпів еволюції, що і спостерігається в еукаріот.

Приблизно 0,9 млрд. років тому відбулося розділення загального стовбура найдавніших еукаріот на кілька гілок, які дали початок різним групам водоростей (зеленим, червоним, бурим та ін.), а також грибам. У цей час були відомі й одноклітинні тварини – найпростіші (Protozoa). Вони відокремилися від загального стовбура найдавніших еукаріот, або відособилися від ранніх представників однієї із груп рослин. До предків Protozoa найбільш близькими є одноклітинні зелені водорості. І не випадково таких джгутиконосців як Euglenoidea, Volvocales і ін. ботаніки розглядають у складі водоростей, а зоологи – у складі Sarcomastigophora підцарства Protozoa.

Клітини еукаріот утворюють колонії і можуть об'єднуватися у ще складніші біологічні системи – багатоклітинні організми. На Землі перші багатоклітинні тварини і рослини з'явилися, напевно, 700-900 млн. років тому.

Теорії походження багатоклітинних. У рослин виникнення багатоклітинного рівня організації відбулося на основі диференціювання стрічкоподібних колоній. У прикріплених колоній різні ділянки знаходились у різних умовах відносно до освітлення, субстрату і водного оточення. Через те природний добір сприяв виникненню певної диференціації частин колонії.

У тварин активний спосіб життя вимагав більш складної і досконалішої диференціації організму, ніж у рослин. Різні погляди щодо походження Metazoa можна звести до двох основних концепцій – колоніального і неколоніального походження багатоклітинних тварин.

Одна із теорій походження Metazoa висунута Е. Геккелем (1874). Це теорія гастреї. Геккель вважав, що віддаленим предком багатоклітинних була кулеподібна колонія найпростіших. Така сферична колонія з одношаровою стінкою, подібна до бластули – ранньої стадії ембріогенезу багатоклітинних – була названа Геккелем бластея. Ця гіпотетична предкова форма під час плавання переміщалася одним полюсом вперед. Згідно поглядів Геккеля, на передньому полюсі колонії виникло вп'ячування її стінки в середину (рис. 3). В результаті утворився багатоклітинний організм – гастрея, стінка тіла якого складається з двох шарів – ектодерми і ентодерми. Організація гастреї відповідає загальному плану будови кишковопорожнинних, яких Геккель вважав найпримітивнішими багатоклітинними тваринами.

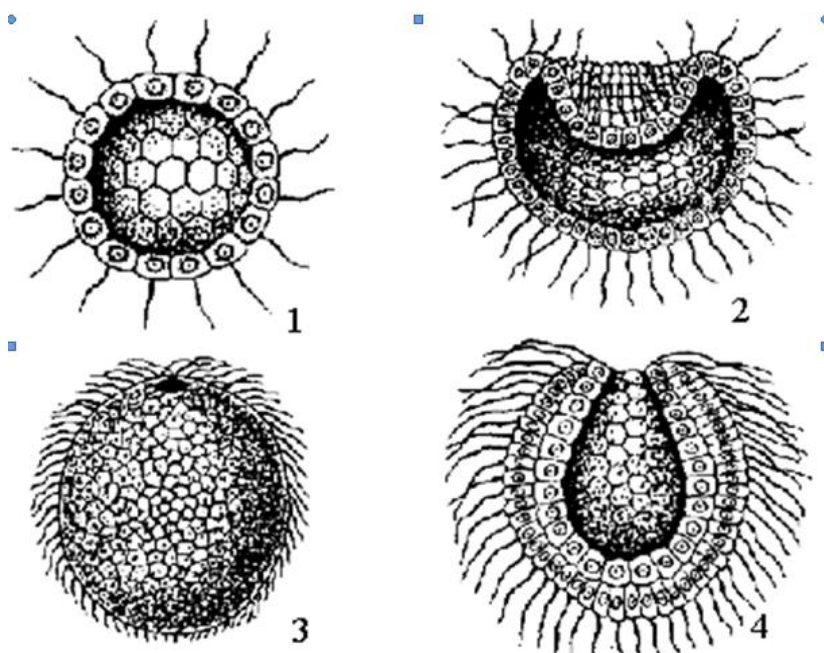


Рис. 3. Ранні стадії онтогенезу коралового поліпа *Monoxenia* (за Е. Геккелем): 1 – бластула, 2 – гастрюляція, 3 – зовнішній вигляд гастрюли, 4 – поздовжній розріз гастрюли.

І. І. Мечніков (1886) модифікував теорію Е. Геккеля. Його теорія називається теорією фагоцители. І. І. Мечніков звернув увагу на те, що у примітивних кишковопорожнинних гастрюляція відбувається не шляхом інвагінації (що характерно для вище організованих груп), а шляхом міграції деяких клітин з одношарової стінки тіла всередину. Клітини, які мігрували всередину, у порожнину бластули, утворюють спочатку пухкий, а потім щільний зачаток внутрішнього шару. Автор назвав це скупчення клітин фагоцитобластом (ці клітини виконували функцію захоплення і розщеплення поживних часток). Пізніше у цій клітинній масі утворюється кишкова (гастральна) порожнина, потім проривається первинний рот (бластопор). Такий процес формування ентодерми (імміграція) Мечніков вважав більш первинним і примітивнішим, ніж інвагінація. Зовнішній шар клітин із джгутиками (ектодерма) забезпечував переміщення організму. Таку примітивну багатоклітинну форму І. І. Мечніков назвав фагоцителою.

Теорія неколоніального походження багатоклітинних була розроблена сербським ученим Іованом Хаджі. Він звернув увагу на деяку схожість між інфузоріями – вищими найпростішими, які мають складно диференційоване клітинне тіло, та турбеларіями – примітивними плоскими червами. Деякі інфузорії і турбеларії мають подібні розміри і однакову форму тіла, подібне розміщення ротового отвору на черевній стороні і ряду внутрішніх структур. Слід відзначити, що така подібність має умовний характер, оскільки багатоклітинні органи турбеларій автор порівнює з органами – частинами клітини інфузорії. Диференційовані частини одноклітинного організму – органи Хаджі вважав гомологічними органам багатоклітинної тварини, так наприклад, шкірні покриви гомологічні ектоплазмі, кишечник – ендоплазмі, м'язи беруть початок від міонем, органи виділення – від пульсуючих вакуоль, статеві залози – похідні малого ядра. Акт парування самки і самця розглядався як такий, що розвинувся з кон'югації. Згідно цієї гіпотези найбільш примітивною групою Metazoa є турбеларії, а кишковопорожнинні виникли від них при переході до прикріпленого способу існування на дні

водоїм, що привело до вторинного спрощення їх організації. Ця гіпотеза не підтверджується фактами.

У найдавніших багатоклітинних, швидше за все фагоцителоподібних, відбулася дивергенція загального філогенетичного стовбура. Одні із них перейшли до освоєння морського дна, інші залишилися у товщі води і продовжували удосконалювати пристосування до активного способу життя. У проміжку часу 600-800 млн. років назад (верхній протерозой) уже існували представники всіх основних типів багатоклітинних тварин. Всі вони були м'якотілими тваринами, які не мали скелетів. Перші сліди життєдіяльності червоподібних тварин відомі з пізньорифейських відкладів. У венді (650-570 млн. років назад) існували вже різноманітні тварини, які належали до різних типів. Нечисельні відбитки м'якотілих вендських тварин відомі з різних районів земної кулі. Найбільш відомою є багата пізньопротерозойська викопна фауна, виявлена Р. Спріггом у 1947 році в Центральній Австралії, в районі Едіакари (рис. 4, 5). М. Глесснер, який вивчав цю унікальну фауну, вважає, що вона включає приблизно три десятки видів дуже різних багатоклітинних тварин, які належать до різних типів.

Серед них багато кишковопорожнинних – це медузоподібні організми, які плавали у товщі води (*Ediacara flindersi*, *Beltanella gilesi*, *Medusinitesa steroid* та ін.), прикріплені до дна поліпоїдні форми, поодинокі і колоніальні, які нагадують сучасні альціонарії, або морське пір'я (*Range alonga*, *Arborea arborea*). Тут знайдені також відбитки червоподібних тварин, які належали до плоских і кільчастих червів (*Spriggina flouderi*, різні види *Dickinsonia*). Деякі види інтерпретуються як можливі предки членистоногих (*Praecambridium sigillum*, який за сегментацією тіла подібний до трилобітів і хеліцерових) та голкошкірих (*Tribrachidium heraldicum* дископодібної форми). Багато викопних залишків цієї фауни не мають чіткої таксономічної приналежності.



Рис. 4. Реконструкція Едіакарської фауни (за М. Глесснером і М. Уейдом): Coelenterata: 1 – *Ediacara flindersi*, 2 – *Beltanella gilesi*, 3 – *Medusinites asteroides*, 4 – *Mawsonites spriggi*, 5 – *Cyclomedusa davidi*, 6 – *Cyclomedusa plana*, 7 – *Conomedusites lobatus*, 8 – *Rangea longa*, 9 – *Arborea arborea*, 10 – *Pteridinium simplex*; Annelida: 11 – *Spriggina flouderi*, 12 – *Dickinsonia costata*, 13 – *Dickinsonia elongata*, 14 – *Dickinsonia tenuis*; Arthropoda: 15 – *Parvancorina minchami*, 16 – *Praecambridium sigillum*; організми інших систематичних груп: 17 – *Tribrachidium heraldicum*, 18 – шароподібні драглисті тіла.



Рис.5. Відтворення морських екосистем венду та фауни Едіакари

Питання для самоконтролю:

1. Біохімічна еволюція.
2. Перші живі клітини, еволюція прокариот. Сучасна система прокариот.
3. Виникнення фотосинтезу. Значення цього процесу в еволюції органічного світу.
4. Формування ядра. Перші еукаріоти.
5. Еволюція статі.
6. Теорії виникнення багатоклітинних.
7. Характеристика біологічного різноманіття венду.

Практична робота № 3

Тема: Виявлення безхребетних морських екосистем: найпростіші та двошарові

Мета: Ознайомитися з виявленими залишками одноклітинних і двошарових тварин морських екосистем, прослідкувати зміну форм протягом палеозою і мезозою.

Обладнання: фосилії форамініфер, губок, коралових поліпів, мікроскопи, таблиці, схеми, методичні рекомендації.

Завдання:

1. Ознайомитися із різноманіттям виявлених форамініфер та відбитків радіолярій. Зарисувати загальний вигляд сакаміни, текстулярії, нодозарії, швагеріни, фузуліни, глобігеріни, нумулітеса, радіолярії.
2. Розглянути фосилії виявлених губок. Зарисувати представників губок родів *Astylospongia* і *Ventriculites* та археоціати.
3. Ознайомитися із різноманіттям палеозойських кишковопорожнинних за виявленими залишками коралових поліпів та схемами. Зарисувати загальний вигляд представників строматопорат, хететид, табулят, геліолітоїдей, ругоз, склерактиній, альціонарій.

Теоретичні відомості

У кінці венду відбуваються значні зміни в характері органічного світу, що слугувало основою для поділу всієї історії Землі на криптозой і фанерозой. У кембрії з'явилася велика кількість скелетних залишків, які належали тваринам практично усіх сучасних типів.

Угруповання морської фауни безхребетних у палеозої склалися із представників різних типів. Морські екосистеми мали складну структуру, були представлені різними екологічними групами рослин і тварин. Примітивні групи використовували пасивне плавання, дрейфуючи за течією або утримувались на поверхні з допомогою спеціальних плавальних міхурів, заповнених газом. Такими є колоніальні кишковопорожнинні сифонофори, які і сьогодні живуть у морях. У першій половині палеозою такий спосіб життя вели граптоліти (підтип граптоліти із типу Напівхордові). Серед них були такі, що прикріплювалися до плаваючих водоростей, і такі, що прикріплювалися до морського дна. Граптоліти з'явилися у кембрії і повністю вимерли у ранньому карбоні. Вони є керівними копалинами, у товщах якого чисельно трапляються. Серед представників інших типів було багато бентосних форм, які лежали на дні, повзали, прикріплювалися тощо.

Найпростіші (Protozoa) представлені у викопному стані приблизно 30 000 видів, найдавніші з них мають кембрійський вік. Як правило, це ті одноклітинні, які утворюють зовнішній скелет. Склад їхніх мінеральних скелетів карбонатний або кремнистий. У викопному стані широко представлені форамініфери і в меншій мірі радіолярії (рис. 6).

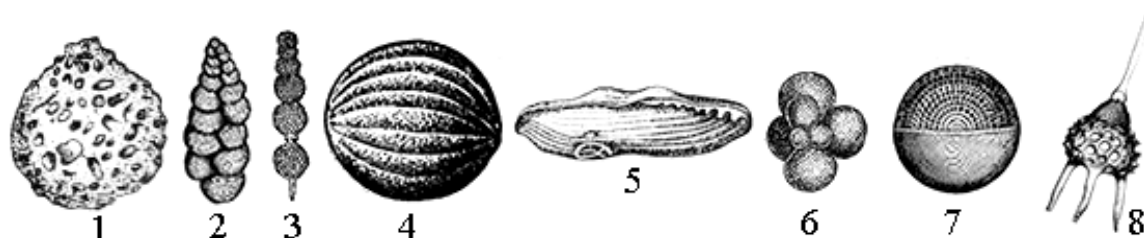


Рис. 6. Викопні найпростіші: 1–7 – форамініфери (1 – *Saccamina*, 2 – *Textularia*, 3 – *Nodosaria*, 4 – *Schwagerina*, 5 – *Fusulina*, 6 – *Globigerina*, 7 – *Nummulites*), 8 – радіолярії.

Форамініфери (Foraminifera) належать до класу саркодових (Sarcodina). Вони мають черепашку з одним або багатьма отворами для ниткоподібних псевдоподій. Більшість із них є бентосними формами, рідше – це планктонні організми. Черепашки форамініфер бувають пористі або суцільні, одно- чи багатокамерні, одно-, дво-, чи багаторядні, спіральні-конічні, спіральні-плоскі, клубкоподібні. Найпростіші за будовою однокамерні черепашки правильної і неправильної форми. Найбільше розповсюджені багатокамерні черепашки. Їхні камери відокремлені одна від одної септами і з'єднані великими отворами – апертурами. Найпростіший скелет мають форамініфери з ряду астроризид, до яких належать *Saccamina*. Черепашка може мати різну форму, стінка аглютинована піщана, часом вапнякова. Текстуляріїди мають багатокамерну черепашку, найчастіше з вапняковою стінкою, відомі з ордовіка. *Fusulina* і *Schwagerina* належать до фузулінід із багатокамерними спіральні-плоскими, шаро-, веретено-, або дископодібними черепашками. Нумулітиди мають вапнякову багатокамерну черепашку розміром від 3-10 до 120-160 мм. Це більш пізні форамініфери, відомі з крейди.

Радіолярії (Radiolaria) – мікроскопічні морські планктонні організми, які мають кремнієвий скелет. Розміри від 40-50 мкм до 1 мм, зрідка досягають кількох сантиметрів. Скелет радіолярій складний, ажурний, має сферичну, зірчасту або шоломоподібну форму. У викопному стані відомі з кембрію. Скелети радіолярій складають основу таких порід як радіолярити і опоки, трапляються також у кремнистих глинах, яшмах, вулканічних туфах і кремнистих вапняках. Радіолярії використовуються для визначення віку кремнистих порід.

Губки (Porifera, або Spongia) – переважно морські організми, поодинокі або колоніальні прикріплені бентосні форми. Скелет губок може бути органічним або мінеральним. Органічний скелет складається з рогових волокон. Мінеральний скелет представлений окремими голками (спікулами), може бути вапняковим або кремнистим. Спікули вапнякових губок (Calcarea) складаються із кристалів кальциту, а кремнистих – із опалу. У викопному

стані збереглися окремі спікули вапнякових губок і цілі форми, які мали решітчастий скелет. Вапнякові губки відомі з девону і до наших днів. Звичайні губки (Demospongiae) мають кремнієвий, роговий або змішаний скелет. У викопному стані збереглися губки, скелет яких побудований із спаяних між собою чотириосьових спікул. Час їхнього існування – з венду і до наших днів. Із венду відомі також так звані скляні губки (Hyalospongia). Починаючи з кембрію відомі всі класи губок (рис. 7). У ранньому палеозої були поширені кремнієві губки. Губки з вапняковим скелетом з'явилися у девоні. В юрському і крейдовому періоді губки мали породоутворююче значення. У кайнозої кількість губок зменшилася. Палеозойські губки були жителями мілководних морів, у мезозої з'явилися глибоководні форми. Залишки прісноводних губок відомі починаючи з юри.

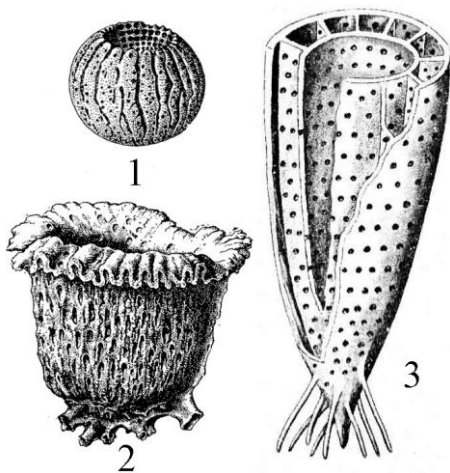


Рис. 7. Викопні нижчі багатоклітинні: 1–2 – губки (1 – *Astylospongia*, 2 – *Ventriculites*), 3 – археоціати.

Археоціати (Archaeocyatha) – вимерла група морських донних прикріплених поодиноких і колоніальних організмів з кубкоподібним пористим карбонатним скелетом (рис. 7). Розміри кубка від 3-5 до 300-500 мм в діаметрі. Скелет складається переважно з двох стінок – зовнішньої і внутрішньої. Археоціати мають велике стратиграфічне значення для кембрію, окремі з них дожили до середнього кембрію. Вони є породоутворюючими і рифоутворюючими організмами.

Кишковопорожнинні (Coelenterata), або Жалкі (Cnidaria) – багатоклітинні двошарові радіальносиметричні водні, переважно морські,

тварини. У викопному стані вони відомі з венду (відбитки). Скелетоутворюючі форми з'явилися у кембрії (рис. 8).

Викопні гідроїдні (Hydrozoa) поліпи належать до строматопорат і хететид (рис. 8). Строматопорати мали карбонатний скелет (ценостеум). Скелет колонії формувався єдиною колоніальною особиною (ценосарком). Строматопорати відомі з середнього ордовика по крейду включно; найбільш розповсюдженими були в силурі і девоні, коли брали участь у рифоутворенні. Хететиди – колоніальні організми, що утворювали масивний поліпняк із тонких паралельних чи галузистих зоїдних трубочок. Масивні поліпняки мали форму пластин, напівсфер. Відомі з ордовика до еоцену, особливо чисельні у карбоні.

Відбитки протомедуз відомі з венду до раннього ордовика. Сцифомедузи (Scyphozoa) відомі з венду і до наших днів. До них відносять і конулят, хітиноїдні скелети яких трапляються з середнього кембрію до тріасу.

Коралові поліпи (Anthozoa) – найбільш високоорганізовані морські поодинокі або колоніальні кишковопорожнинні. Більшість із них мають зовнішній вапняковий скелет. Винятком є альціонарії, які мають внутрішній вапняковий або роговий скелет. У колоніальних коралів поліпняк (скелет колонії) складається з окремих коралітів (скелетів поліпів). У міру росту поліп переміщується вгору і надбудовує скелет. Залежно від особливостей будови м'якого тіла, будови скелету і його складності серед коралових поліпів виділяють: табуляти, геліотоїдеї, тетракорали (ругози), шестипроменеві корали, октокорали, або восьмипроменеві (альціонарії). Табуляти – це вимерла група коралових поліпів. Їхні колоніальні форми, які були пороодоутворюючими організмами палеозою (кембрій – перм), особливо характерні для силуру і девону, коли брали участь у рифоутворенні. Геліотоїдеї – теж вимерлі колоніальні форми, відомі у викопному стані з середнього ордовика до середнього девону. Ругози (тетракорали) – вимерлі поодинокі або колоніальні корали із зовнішнім скелетом (середній девон –

ранній тріас). Серед шестипроменевих коралів скелетоутворюючими є склерактинії, які відомі з середнього тріасу до наших днів. Колоніальні форми беруть участь у формуванні рифів. Восьмипроменеві корали об'єднують сучасні і вимерлі форми. Їх знахідки у викопному стані відомі з тріасу.

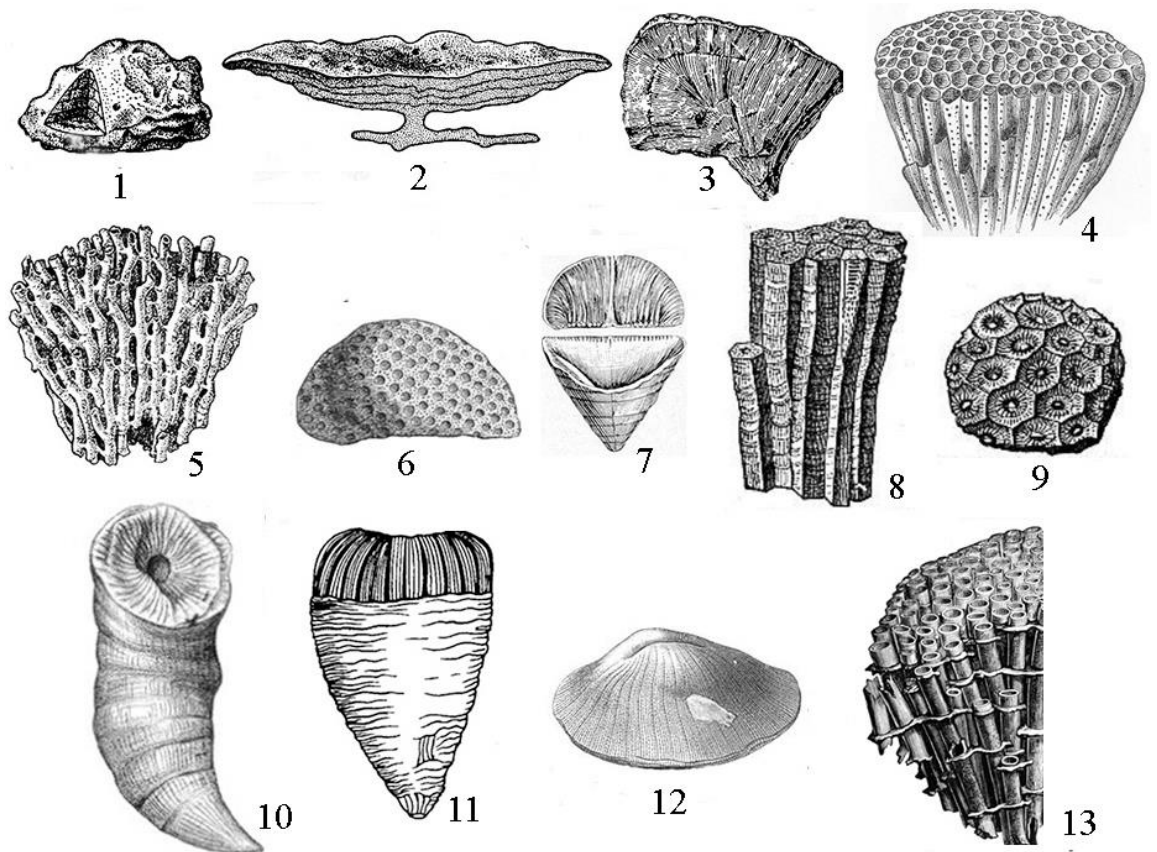


Рис. 8. Викопні кишковопорожнинні: 1–2 – Stomatopora (*Stomatopora*), 3 – Chaetetidae (*Chaetetes*), 4–5 – Tabulata (4 – *Favosites*, 5 – *Syringopora*), 6 – *Heliolites*, 7–9 – Rugosa (7 – *Calceola*, 8 – *Lithostrotion*, 9 – *Lonsdaleia*, 10 – *Caninia*), 11–12 – Scleractinia (11 – *Montlivaultia*, 12 – *Cyclolites*), 13 – Alcyonaria (*Tubipora*).

Таким чином, відбитки найдавніших безскелетних целентерат відомі починаючи з венду. У кембрії з'явилися скелетоутворюючі гідроїдні і коралові поліпи. Найбільш різноманітними у палеозої були табуляти і ругози, а в мезо-кайнозої – склерактинії і октокорали, які змінили давні вимерлі групи. Кишковопорожнинні, особливо строматопорати, хететиди, табуляти, ругози, склерактинії і октокорали є індикаторами морського середовища з

постійною солоністю; є породоутворюючими організмами, беруть участь в утворенні рифів і відіграють важливу стратиграфічну роль.

Питання для самоконтролю:

1. Особливості кембрійської фауни.
2. Різноманіття найпростіших у морських екосистемах палеозою.
3. Виявлені губки та археоціати.
4. Походження кишковопорожнинних та їх різноманіття у палеозої.

Практична робота № 4

Тема: Виявлені безхребетні морських екосистем: молюски, щупальцеві, членистоногі та голкошкірі

Мета: Ознайомитися з виявленими залишками багатоклітинних безхребетних тварин морських екосистем – молюсків, щупальцевих, членистоногих, голкошкірих, прослідкувати зміну форм протягом палеозою і мезозою.

Обладнання: черепашняки з відбитками молюсків, ядра черепашок плечоногих, відбитки трилобітів, виявлені морські їжаки, таблиці, схеми, методичні рекомендації.

Завдання:

1. Розглянути відбитки трилобітів. Зарисувати схему будови панцира трилобіта. За схемою ознайомитися із різноманітністю виявлених міомерних і полімерних трилобітів. Зарисувати загальний вигляд *Agnostus*, *Paradoxides*, *Asaphus*.
2. Ознайомитися із загальним виглядом виявлених хеліцерових – евриптерид. Зарисувати зовнішній вигляд *Eurypterus*.
3. Розглянути уламки черепашняків із відбитками черепашок двостулкових і черевоногих молюсків, залишки виявлених головоногих молюсків – амоноїдей і белемнітів. Зарисувати загальний вигляд амоноїдеї і роструми белемнітів.

4. Ознайомитися із різноманіттям вимерлих щупальцевих. Розглянути ядра черепашок плечоногих. За схемами ознайомитися із загальним виглядом колоній викопних моховаток. Зарисувати загальний вигляд черепашок викопних брахіопод і колонії моховаток.
5. Розглянути фосилії викопних морських їжаків. Ознайомитися із різноманіттям стебельцевих голкошкірих раннього палеозою. Зарисувати представника викопних морських лілій і карпоїдей.

Теоретичні відомості

Із початку палеозою, у кембрійських морях відомі і такі високоорганізовані тварини, як членистоногі (Arthropoda), представлені трьома підтипами – зябродихаючими, трилобітами і хеліцеровими.

Трилобіти (Trilobita) – вимерлі палеозойські морські членистоногі (рис. 9). Мали видовжене двосторонньосиметричне тіло вкрите спинним панцирем, розділеним двома поздовжніми борознами на три частини. Панцир складався із головного, тулубового і хвостового відділів. Черевце вкрите м'якою плівкою – мембраною. У трилобітів були добре розвинуті травна, видільна, кровоносна, нервова і статева системи. Дихання, очевидно, здійснювалося зябрами і поверхнею черевця. Кінцівки неспеціалізовані, двогіллясті. Очі, прості і складні, розміщені на головному щиті. Осьовий щит поділявся на осьову (грабель) і бокові частини. Тулуб (торакс) складався з сегментів (від 2 до 40), які мали центральну (рахіс) і бокові (плеври) частини. Сегменти відділялися один від одного спинними борознами. На кожному сегменті розміщена пара двогілястих кінцівок. Хвостовий відділ (пігідій) був утворений зрослими сегментами (від 1 до 30). Палеонтологи поділяють трилобітів на міомерні (малочленисті) і полімерні (багаточленисті). До міомерних відносять малих (до 2 см) трилобітів із двома або трьома тулубовими сегментами. Час їхнього існування – кембрій – ордовик. Типовий представник – *Agnostus*. Полімерні – великі за розмірами трилобіти (від 1 до 70 см), кількість тулубових сегментів у них більше 5. Час

їхнього існування кембрій – перм. Найбільш відомі групи полімерних трилобітів: *Paradoxides* (середній кембрій), *Asaphus* (ранній і середній ордовик), *Megistaspis* (ордовик), *Phacops* (силур – девон), *Ittaenus*, *Trinucleus* (ордовик), *Phillipsia* (карбон). Більшість трилобітів були морськими рухливими бентосними формами. Серед них траплялися і хижаки, і травоїдні, мулоїдні, а також падальщики. Личинки трилобітів вели планктонний спосіб життя. Починаючи з ордовика кількість трилобітів поступово зменшувалася і до кінця пермського періоду вони повністю вимерли.

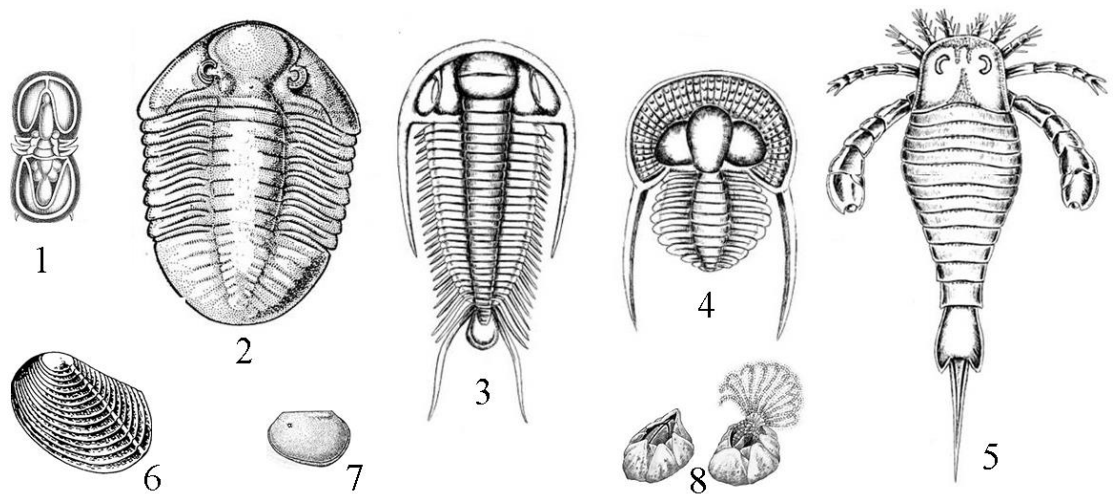


Рис. 9. Викопні членистоногі: 1–4 – трилобіти (1 – *Agnostus*, 2 – *Asaphus*, 3 – *Paradoxides*, 4 – *Trinucleus*), 5 – хеліцерові (*Eurypterus*), 6–8 – ракоподібні (6 – черепашка філоподи, 7 – черепашка остракоди *Moellerita*, 8 – *Balanus*).

Ракоподібні (Crustacea) відомі з початку кембрію (рис. 9). Найчастіше у викопному стані трапляються дрібні тонкі черепашки зяброногих рачків – філопод. Із кембрію відомі і черепашкові раки – остракоди, які у викопному стані трапляються в багатьох осадових породах, часом утворюють значні скупчення – остракодові вапняки.

Із хеліцерових (Chelicerata) найбільше геологічне значення мають евриптериди – ракоскорпіони (ордовик – перм), які іноді досягали значних розмірів (до 2 м у довжину) (рис. 9). Це були найбільші членистоногі з усіх, які коли-небудь існували на Землі. Ракоскорпіони відомі починаючи з ордовика, розквіту досягли в силурі і першій половині девону. Їх тіло було

покрите численними шипами, складалося із 5 головних, 7 грудних і 6 черевних сегментів та овального хвостового плавця, або кінцевої голки. Рухливі, добре озброєні, вони були справжніми володарями силурійських морів. Найхарактерніший представник – евриптерус на ногах мав голки. У птероготуса перша пара ніг перетворилася у довгі клешні. На кінці тіла він мав шипи, якими убивав свою здобич. На початку пермського періоду ці великі хеліцерові зникли.

Молюски (Mollusca) відомі починаючи з кембрію. Особливе геологічне значення мають черевоногі, двостулкові, головоногі і дакріоконариди (рис. 10). Найдавнішими черевоногими (Gastropoda) є передньозяброві, які мали плоскостіральні і ковпачкоподібні черепашки. Викопні черевоногі передньозяброві – представники роду *Bellerophon*. У карбоні від передньозябрових взяли початок задньозяброві і легеневі.

Предками всіх двостулкових (Bivalvia) були якісь примітивні кембрійські протобранхії, від яких у середньому кембрії взяли початок аутобранхії, а ті у свою чергу в ордовику дали початок септабранхіям. У девоні з'явилися уніоніди, які розселилися в прісних водоймах. Черепашки двостулкових можуть утворювати значні скупчення (вапняки-черепашняки).

Головоногі молюски (Cephalopoda) – найбільш високоорганізовані серед усіх молюсків і усіх безхребетних. Вони об'єднують сучасних кальмарів, каракатиць, восьминогів, наутілусів і вимерлих ортоцератит, амонітів, белемнітів та інших. Наутілоїдеї були широко розповсюджені в ордовику і силурі. Найбільш відомими представниками головоногих були ортоцераси. Їх м'яке тіло подібне до сучасних восьминогів ховалося у довгу пряму черепашку, яка дуже нагадувала прямий ріг (у перекладі ортоцераси й означає прямий ріг) завдовжки до 1 метра. Плавали черепашкою вперед, а під час спокою перебували у завислому стані завдяки повітряним камерам і ловецьким щупальцям, які тварина розпускала подібно до парашута.

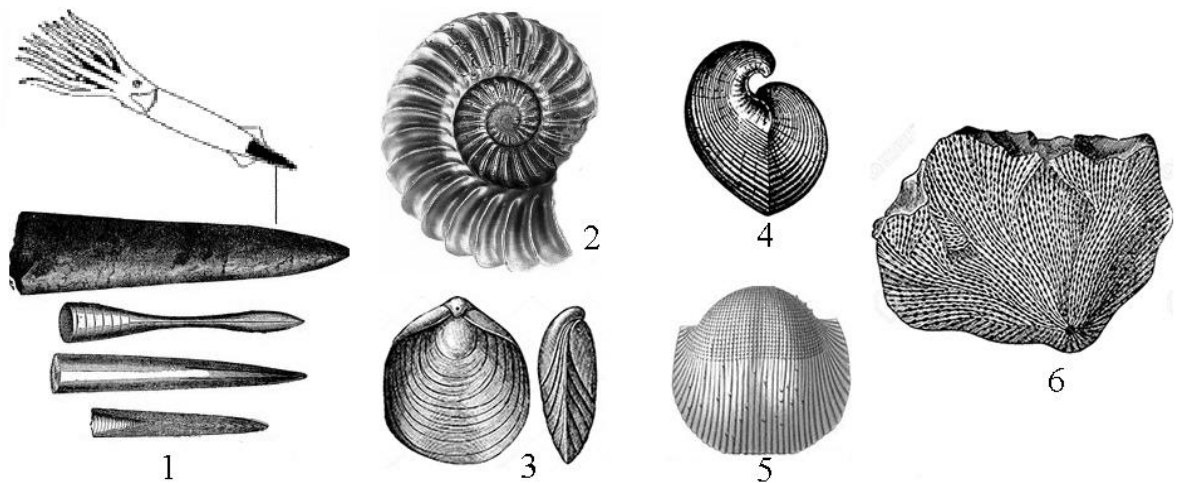


Рис. 10. Викопні молюски та щупальцеві: 1–2 – головоногі молюски (1 – роструми різних видів белемнітів, 2 – черепашка амоніта *Acanthocerus*), 3–5 – черепашки плечоногих (3 – *Terebratula*, 4 – *Conchidium*, 5 – *Dictyoclostus*), 6 – колонія моховаток *Fenestela*.

Черепашка корабликів була спіралью закручена і перетворилася у гідростатичний апарат, який дозволяв їм змінювати плавучість. Черепашка розділена на камери (тіло знаходиться в останній, найбільшій камері) поперечними перегородками, які пронизані сифоном – довгим виростом тіла тварини, у якому проходять кровоносні судини. Серед сучасних головоногих з такою черепашкою відомий лише 1 вид – *Nautilus pompilius*. У девоні з'явилися інші групи головоногих – амоніти (*Ammonoidea*) зі спіралью закрученою черепашкою. У нижньому карбоні виникли перші представники вищих головоногих, у яких черепашка поступово редукувалася і виявилася у середині між м'якими тканинами тіла (підклас внутрішньочерепашкові *Endocochlia*). Найдавнішими серед них були белемніти, які мали ще досить велику видовженоконічну черепашку лише прикриту мантийною складкою тіла. У викопному стані найчастіше зберігається ростральна частина черепашки белемнітів, відома під назвою «чортові пальці». Амоніти і белемніти були широко розповсюджені у морях палеозою і мезозою. Белемніти – активні плавці, жителі шельфу, процвітали у юрі і крейді.

З дном було пов'язано життя представників типу Щупальцеві (*Tentaculata*), до яких належать моховатки і плечоногі (рис. 10).

Моховатки (Bryozoa) уперше з'явилися в ордовіку. Це переважно морські тварини, які траплялися на різних глибинах, починаючи з прибережних каменів і до значних глибин. Разом з іншими безхребетними моховатки були і є важливим компонентом підводних обростань. Утворюють колонії, які найчастіше деревовидні, розгалужені. У деяких випадках гілки колонії сплющуються в одній площині і нагадують пластинки, а сама колонія подібна до пучка листків. Якщо ж колонія стелиться по субстрату, то утворює на дні або на слані водоростей тонкі кірочки. Кожна колонія об'єднує велику кількість особин і за зовнішнім виглядом часто нагадує гідроїдні поліпи. Розміри колоній невеликі – кілька сантиметрів, а окремі особини в них – не більше 1 мм. Передній кінець тіла окремої особини вільно омивається водою і має рот, оточений віночком щупалець. Задня половина тіла оточена потовщеною кутикулою, яку виділяє зовнішній епітелій і має вигляд чашечки або мішочка.

Плечоногі (Brachiopoda) – поодинокі морські донні тварини із двосторонньою симетрією, тіло яких заховане у двостулкову черепашку. Зовні вони нагадують двостулкових молюсків, але різко відрізняються від них внутрішньою будовою. Крім того, черепашка брахіопод має спинну і черевну сторони, а не дві бокові, як у молюсків. Плечоногі відомі починаючи з раннього кембрію. У викопному стані відомо більше 10 000 видів, головним чином палеозойських. Сучасна фауна брахіопод налічує всього 280 видів. Представники роду *Lingula* із групи найдавніших беззамкових плечоногих живуть і в наш час та протягом 500 млн. р. майже не змінили своєї організації. Більшість брахіопод нерухомо прикріплені до дна. *Lingula* мають довге м'ясисте вільне стебельце, яке занурюється у м'який ґрунт. Серед викопних форм особливо своєрідними є види, які жили у воді із швидкою течією і прикріплювалися черевною стулкою. Ця стулка мала вигляд високого товстостінного конуса, у якому розміщувалася тварина, а спинна стулка була невеликою кришечкою, яка замикала вхід у конус.

Голкошкірі (Echinodermata) у викопному стані відомі з венду і в кількості 5 000 видів живуть зараз. Це морські донні тварини. Серед сучасних переважають голкошкірі, які вільно рухаються, тільки морські лілії прикріплюються до субстрату з допомогою особливого стебельця. Прикріплені форми були надзвичайно розповсюдженими і різноманітними особливо протягом палеозою і в меншій мірі у мезозої. Їх відносять до підтипу стебельцеві голкошкірі Пельматозої (рис. 11). До них належать викопні класи: карпоїдеї (Carpioidea) – відомі із кембрію до нижнього девону, шаровики (Cystoidea) – характерні для силуру, едріоастероїдеї (Edrioasteroidea) – відомі з кембрію до нижнього карбону, морські бутони (Blastoidea) – з'явилися у нижньому силурі і вимерли в пермський період, а також сучасний клас морські лілії (Crinoidea) – трапляються починаючи з кембрію і разом із викопними (більше 300 родів) нараховують кілька тисяч видів. Найбільш різноманітними стебельцеві голкошкірі були у палеозої і мезозої. До другого підтипу Елеутерозої належать морські їжаки (Echinoidea), морські зірки (Asteroidea), офіури (Ophiuroidea), голотурії (Holothuroidea) і офіоцисти (Ophiocystia – викопна група).

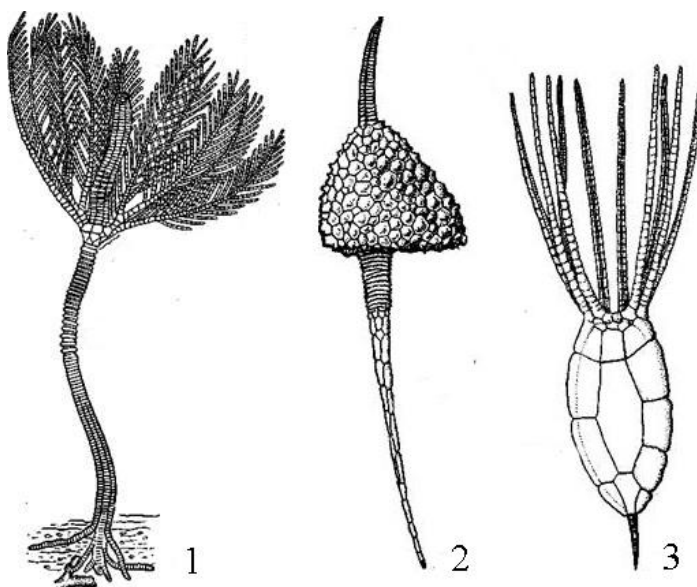


Рис. 11. Викопні стебельцеві голкошкірі:
 1 – морська лілія *Bothryocrinus*,
 2 – *Heckericystis*,
 3 – *Rhipidocystis*.

Питання для самоконтролю:

1. Викопні моллюски палеозою і мезозою.
2. Викопні щупальцеві та їх стратиграфічне значення.
3. Членистоногі (трилобіти, ракоподібні і хеліцерові) у морях палеозою.

4. Різноманіття голкошкірих у палеозої. Викопні стебельцеві голкошкірі.

Практична робота № 5

Тема: Особливості організації напівхордових.

Мета: Ознайомитися з особливостями організації напівхордових на прикладі баланоглоса як найбільш філогенетично спорідненого з хордовими.

Обладнання: таблиці, схеми, методичні рекомендації.

Завдання:

1. Ознайомитися за схемою з будовою перистозябрових. Зарисувати будову *Cephalodiscus*.
2. Розглянути будову кишководихаючих на прикладі баланоглоса. Зарисувати загальний вигляд та будову передньої частини тіла баланоглоса.
3. Виділити та записати у зошит риси спорідненості напівхордових з хордовими тваринами.

Теоретичні відомості

Викопних залишків предків хордових тварин немає, вони не збереглися, оскільки не мали твердого скелету. Тому про ранні етапи їх еволюції судять шляхом співставлення будови дорослих форм і порівняльного дослідження ембріонального розвитку.

У літературі відомо ряд гіпотез про походження хордових від різних груп безхребетних тварин (анелід, немертин, морських хеліцерат, реброплавів). Зараз більшість зоологів дотримуються думки, що попередниками хордових, напевно, були ціломічні червоподібні тварини, які перейшли до малорухомого або сидячого способу життя. Це привело до зменшення кількості сегментів їхнього тіла і утворення вторинного рота. Ці олігомерні жителі морського дна, еволюціонуючи, дали початок 4 типам: 1 гілка – голкошкірим, 2 гілка – погонофорам, 3 – привела до відокремлення

хордових. Очевидно на самому початку еволюції від неї відокремилася гілка напівхордових (малочисленна у наш час).

Тип Напівхордові (Hemichordata) поділяється на два класи: перистозяброві (Pterobranchia) і кишководихаючі (Enteropneusta). Представники обох класів мають тричленисте тіло, яке складається з головної лопаті (хоботка), комірця і тулуба.

Перистозяброві – це сидячі тварини, які утворюють колонії у вигляді кущиків; у порожнинах трубочок (гілячок кущика) сидять тварини – зооїди (рис. 12). Невелика порожниста головна лопать (хоботок) зооїда має м'язові стінки і з'єднується із зовнішнім середовищем невеликою порою. Всередині, біля основи головної лопаті, розміщене «серце» і орган виділення, а на його поверхні – залозистий орган, секрет якого служить для побудови стінок трубочок – гілячок колонії. Комірець обрамляє ротовий отвір і служить опорою щупалець – органів дихання і збору їжі. На спинній поверхні комірця внутрішньоєпітеліально розміщений короткий ланцюжок нервових гангліїв. Тулуб зайнятий вигнутою кишковою трубкою. Представники роду *Cephalodiscus* у верхній частині кишкової трубки мають пару «зябрових» отворів, які відкриваються назовні, які однак не мають відношення до дихання і служать для збору води при фільтрації. Комірець із щупальцями і основа хоботка підтримуються нотохордом – невеликим пружним виростом спинної частини кишечника, що дозволяє розглядати його як зачаток хорди. У порожнині тіла (целомі) розміщені статеві залози, які короткими протоками відкриваються назовні. Із заплідненого яйця виходить рухлива личинка, здатна плавати і повзати. Личинка осідає на дно і через дві доби перетворюється на дорослу тварину.

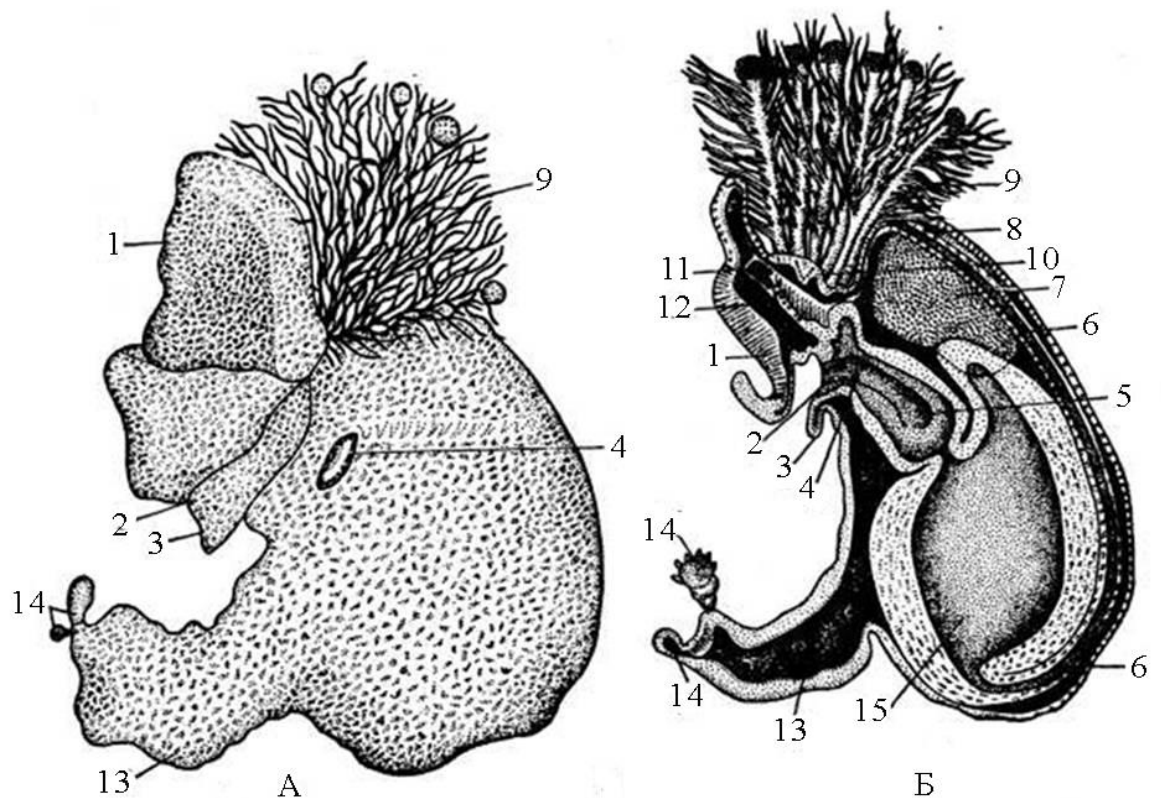


Рис. 12. Будова перистозябрових (за Щепотєвим) – *Cephalodiscus* – загальний вигляд (А) і внутрішня будова (Б): 1 – головна лопать, 2 – рот, 3 – комірець і його целом, 4 – «зяброва щілина», 5 – глотка, 6 – кишка, 7 – яєчник, 8 – анальний отвір, 9 – щупальця-зябра, 10 – нервовий ганглії комірця, 11 – «серце», 12 – нотохорд, 13 – столон, 14 – вегетативні бруньки, 15 – шлунок.

Кишководихаючі мають витягнуту червоподібну форму тіла; довжина від кількох см до 2-2,5 м (*Balanoglossus gigas*) (рис. 13). Вони ведуть поодинокий спосіб життя, досить рухливі, живуть переважно на морських мілководдях, але знайдені і на великій глибині (до 8100 м). У ґрунті вони роблять ходи-нірки U-подібної форми. Стінки склеюють слизом, який виділяється залозистими клітинами шкіри. Хоботок має мускулісті стінки; через невеликий отвір його порожнина може заповнюватися водою, перетворюючи хоботок у знаряддя прокладання нірок. Невеликий целом є і всередині комірця. На черевній стороні між хоботком і комірцем знаходиться ротовий отвір, що веде в глотку. Стінки глотки пронизані чисельними парними зябровими щілинами, які відкриваються назовні на спинній стороні тіла; на дні глотки утворюється поздовжнє потовщення, яке можна

розглядати як зачаток ендостіля. Глотка переходить у кишечник, який відкривається анальним отвором на задньому кінці тіла. В основу хоботка, як і в перистозябрових, вдається невеликий порожнистий пружний виріст стінки глотки, утворений вакуолізованими клітинами і тяжами сполучної тканини – нотохорд. У баланоглоса з нотохордом зв'язано кілька м'язових стрічок, які йдуть до хвостової частини тіла (подібно до міохордального комплексу ланцетника).

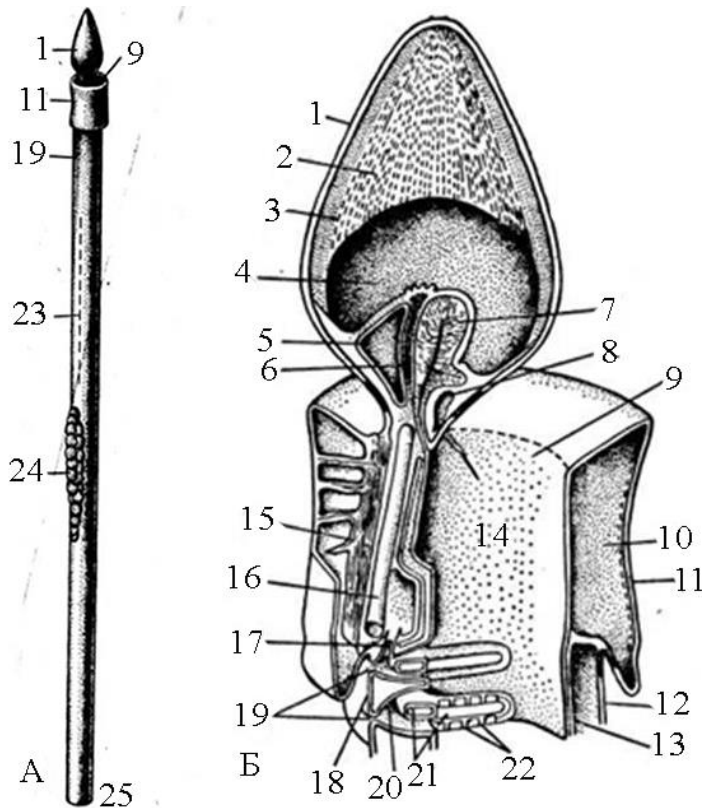


Рис. 13. Будова кишководихаючих на прикладі *Balanoglossus kovalevskii*: А – загальний вигляд, Б – будова передньої частини тіла: 1 – хоботок, 2-3 – його мускулатура, 4 – головний целом, 5 – серце, 6 – головна лакуна, 7 – нотохорд, 8 – скелетний щиток (спікула) комірця, 9 – рот, 10 – комірець, 11 – целом комірця, 12 – тулуб, 13 – целом тулуба, 14 – глотка, 15 – нервова спинна трубка, 16 – виріст тулубового целому, 17 – пора (целомодукт) комірцевого целому, 18 – зяброва перегородка, 19 – зяброві отвори, 20 – зябровий мішок, 21 – язички, 22 – синантикули зябрових щілин, 23 – статеві отвори, 24 – печінкові вирости, 25 – анальний отвір.

Кровоносна система незамкнута. Дві поздовжні судини – спинна і черевна – з'єднуються поперечними судинами, які проходять по перегородках між зябровими щілинами. Спинна судина відкривається у головну лакуну,

розміщену над нотохордом. До неї примикає «серце» – порожнистий м'язовий міхур, його ритмічні скорочення створюють потік крові. У порожнину хоботка вдається складчасте утворення, пронизане кровоносними судинами; воно виконує видільну функцію. Продукти розпаду дифундують у порожнину хоботка і з водою виводяться назовні через хоботкову пору. Дихання здійснюється і всією поверхнею тіла, і в глотці. Нервова система складається із спинного і черевного нервового тяжів, з'єднаних одним-двома навкологлотковими нервовими кільцями. В передній частині спинного нервового тяжа є порожнина, подібна на невроцель нервової трубки хордових тварин. Органи чуття представлені чутливими епітеліальними клітинами, більш чисельними на хоботку і передній частині комірця. Кишководихаючі роздільностатеві. В одних розвиток прямий, в інших – з плаваючою личинкою (торнарія).

Всі напівхордові живляться пасивно: харчові частки захоплюються токами слизу, що виділяється клітинами поверхні щупалець у перистозябрових або хоботка у кишководихаючих. Тяжі слизу із захопленою їжею потоком води втягуються через ротовий отвір у травну трубку.

Таким чином, за рядом ознак напівхордові подібні до хордових: це наявність зябрових щілин у стінці глотки кишководихаючих, зачаток міохордального комплексу, невроцель. За іншими ознаками досить різко відокремлюються від хордових (тричленна сегментація тіла; шкірно-м'язовий мішок подібний до такого у червів; наявність спинного і черевного нервових тяжів; будова хоботка, що нагадує амбулакральну ніжку голкошкірих). Риси організації напівхордових дозволяють уявити можливі шляхи формування таких особливостей хордових як зяброві щілини, хорда, трубчаста нервова система.

Відокремлення типу хордових і його наступна еволюція пов'язана із збільшенням рухливості, що супроводжувалося загальною інтенсифікацією життєдіяльності і насамперед – удосконалення добування їжі.

Питання для самоконтролю:

1. Теорії походження хордових.
2. Особливості організації перистозябрових напівхордових.
3. Особливості організації кишководихаючих напівхордових.
4. Ознаки схожості та відмінності напівхордових з хордовими.

Практична робота № 6

Тема: Походження та еволюція нижчих хордових. Викопні безщелепні

Мета: Ознайомитися з викопними безчерепними і покривниками, а також простежити початкові етапи еволюції хребетних.

Обладнання: таблиці, схеми, методичні рекомендації.

Завдання:

1. Вивчити особливості будови викопних безчерепних. Зарисувати схему будови хайкоуелли й юннанозоона.
2. Розглянути і зарисувати філогенетичне дерево безщелепних. Відмітити ймовірних предків круглоротих і перших щелепноротих.
3. Ознайомитися з особливостями будови палеозойських щиткових безщелепних (остракодерм). Зарисувати відбитки черепа *Kiaeraspis* (за Стеншію) та загальний вигляд викопних птераспідоморф і цефалоспідоморф.

Теоретичні відомості

Проблема походження хордових тварин пов'язана з великими труднощами, оскільки викопні залишки предків хордових не збереглися, тому про ранні етапи еволюції хордових судять на підставі даних ембріології і порівняльної анатомії. Наукова постановка цього питання стала можливою завдяки дослідженням О. О. Ковалевського, який вперше вивчив індивідуальний розвиток у нижчих хордових і близьких до них груп тварин.

Ембріологічні дослідження О. О. Ковалевського, І. І. Мечнікова, В. В. Заленського та інших зоологів показали велику подібність розвитку нижчих хордових (асцидій і безчерепних) із розвитком кишководихаючих та голкошкірих.

Про походження хордових тварин у різний час було висловлено кілька поглядів, серед яких, як вважає А. П. Маркевич, є цілком фантастичні. Так, наприклад А. Губрехт (1883, 1887) стверджував, що предками хордових є немертини. Боас (1914) висловив думку про можливість виникнення хордових від форми проміжної між немертинами і кільчаками, що мала нервову систему, характерну для перших, і видільні органи – для других. Схожість у будові органів виділення ланцетника і кільчастих червів, як показав Гудрич (1902) настільки велика, що Боас рішуче відкидав можливість простої аналогії. В. Паттен (1890) шукав предків хордових серед павукоподібних і мечохвостів. В. Гаскел (1896, 1898) вважав, що панцирні щиткові взяли початок від морських хеліцерат.

Довгий час у наукових колах знаходила підтримку ателідна теорія А. Дорна (1875) і Семпера (1875) про походження хордових тварин від кільчастих червів.

Ряд авторів (В. М. Шимкевич, Седжвік, Зедерштем, а пізніше В. М. Беклемішев і Д. К. Третьяков) вказували на можливість походження хордових, включаючи кишковозябрових, безпосередньо від стародавніх кишковопорожнинних – представників типу Реброплави.

Усі згадані вище погляди на походження хордових на сьогодні мають тільки історичне значення.

Нині більшість зоологів дотримується думки, що попередниками хордових очевидно були якісь целомічні червоподібні тварини, які перейшли до малорухомого або сидячого способу життя і це привело до зменшення сегментів їхнього тіла (напевно до трьох) і утворенню вторинного рота. Живилися вони пасивно, фільтруючи воду. Ці олігомерні жителі морського

дна, еволюціонуючи, дали початок чотирьом типам: голкошкірим, погонофорам, напівхордовим і хордовим.

Голкошкірі утворили водно-судинну амбулакральну систему і складний апарат захоплення їжі. Таким чином вони отримали можливість переміщатися по різних ґрунтах і перейшли до активного живлення нерухомими і малорухомими об'єктами.

Погонофори – своєрідна група сидячих тварин, яка й досі викликає дискусії відносно свого походження та положення в системі. Погонофори сидять у захисних трубках і мають дуже просту будову: у них відсутні органи руху і травна трубка, мають центральну нервову систему у вигляді спинного стовбура з головним гагнлієм. Вони живуть за рахунок продуктів розкладу тварин із верхніх шарів води, що осідають на дно. Всмокткування поживних речовин відбувається клітинами щупалець (позакишкове травлення). Таке пасивне живлення можливо і найефективніше на значних океанічних глибинах, де рух водних мас повільний.

Третя гілка розвитку привела до відокремлення хордових тварин. Напевно, на самому початку еволюції від неї відділилася група напівхордових. Тип напівхордові (Hemichordata) включає два класи: перистозяброві (Pterobranchia) і кишководихаючі (Enteropneusta), представники яких мають тричленисте тіло, що складається з головної лопати (хоботка), комірця і тулуба. Більшу спорідненість з хордовими проявляють кишководихаючі. Такі висновки були зроблені на основі досліджень будови та розвитку баланоглоса (*Balanoglossus*), проведені О. О. Ковалевським.

Відокремлення типу хордових як самостійної філогенетичної гілки відбулося ще до початку палеозою. Наступна його еволюція пов'язана із збільшенням рухливості, що супроводжувалося загальною інтенсифікацією життєдіяльності.

За гіпотезою О. М. Северцова (1912, 1939) і М. О. Ліванова (1958) хордові могли взяти початок від червоподібних повзаючих або риючих предків, які за загальним виглядом нагадували сучасних кишководихаючих.

У них розвинулася хорда, а в глотці, пронизаній зябровими щілинами виник ендостиль, який виділяв слиз і забезпечував уловлювання їжі з води. Це перетворило глотку у потужний апарат фільтрації подібно до глотки сучасного ланцетника.

Гіпотетичних протохордових О. М. Северцов (1925) назвав «примітивними безчерепними» (*Acrania primitiva*). Вони мали білатерально-симетричне тіло, стиснуте з боків, без відокремленої голови. Мали спинний і хвостовий плавці, скелет у вигляді хорди. Газообмін здійснювався через всю поверхню тіла. Кровоносна система була подібною до такої у ланцетника, органів виділення скоріше за все не було, а виділення екскретів здійснювалося дифузно. Очевидно, протохордові виникли у самому кінці протерозою, а розгалуження цього предкового стовбура на філогенетичні гілки, що ведуть до сучасних підтипів хордових, могло відбутися в кембрії.

В останні роки китайські палеонтологи знаходять добре збережені викопні організми – навіть із відбитками структур, які утворені м'якими тканинами. Знайдені ці залишки в центральній частині провінції Юньнань (Південний Китай) у нижньокембрійських глинистих сланцях свити Маотяньшань, вік яких складає близько 530 млн років. Організм, чиї залишки були знайдені в 1995 році в Шеньяні, отримав назву за назвою провінції – юннанозоон (*Yunnanozoon*). Одні спеціалісти розглядали його як древнього представника безчерепних хордових (*Acrania*), інші відносили цю форму до напівхордових (*Hemichordata*). У 1999 році в Хайкоу, поблизу Куньміна, було розкопано ціле «кладовище» древніх тварин – 305 екземплярів залишків, але іншого хордового, названого хайкоуеллою (*Haikouella*). Завдяки прекрасній збереженості палеонтологам вдалося відновити її будову (рис. 14).

Тіло хайкоуелли було ланцетовидним, довжиною 25-40 мм, чітко відділилася голова, тулуб і хвіст. Черевна частина тулуба потовщена, спинна стиснута з боків. Були присутні плавці: невисокий спинний і невеликі черевний і хвостовий. По боках голови розташована пара округлих структур, які китайські палеонтологи розглядали як очі. На черевній стороні голови

знаходяться ротові отвори, оточені невеликими щупальцями, що переходять в об'ємну глотку, бокові стінки якої пронизані зябровими щілинами і укріплюються шістьма парами зябрових дуг. У глотці знаходилися конічні зубоподібні вирости, а на її дні тягнувся жолобок – ендостиль. Глотка переходила у вузький стравохід, який з'єднувався з середньою кишкою, за нею прямувала пряма задня кишка, яка закінчувалася анальним отвором на черевній стороні тіла біля основи хвоста.

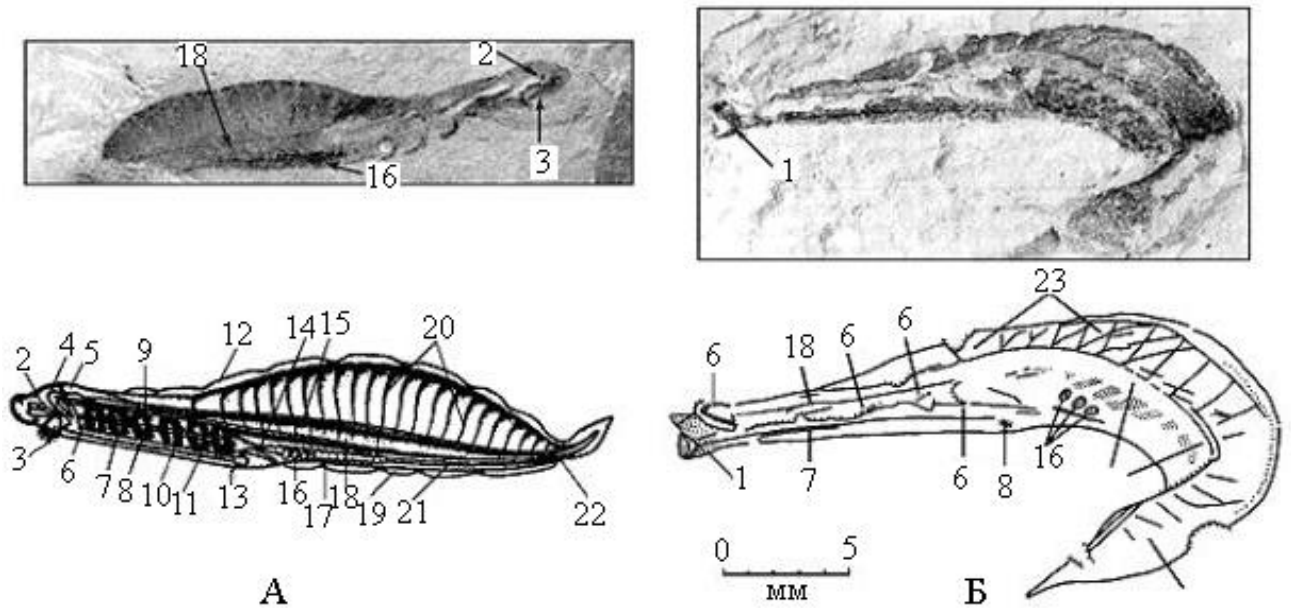


Рис. 14. Фосилізовані залишки (верхній ряд) і реконструкція (нижній ряд) хайкоуелли (А) і юннанозоона (Б): 1 – передній кінець тіла, 2 – очі, 3 – ротова порожнина, 4 – передня зяброва судина, 5 – мозок, 6 – зяброві щілини, 7 – ендостиль, 8 – зубоподібні структури, 9 – спинна аорта, 10 – глотка, 11 – черевна аорта, 12 – спинний плавник, 13 – серце, 14 – стравохід, 15 – нервовий тяж, 16 – статеві залози, 17 – шлунок, 18 – хорда, 19 – черевний плавець, 20 – міосепти, 21 – кишка, 22 – анальний отвір, 23 – міомери.

Над кишечником хайкоуелли лежала хорда (осьовий скелет), біля тулуба потовщена і зміщена в нижню частину тіла. Над нею розташовувався подовжений нервовий тяж, що на передньому кінці утворював мозок, який складався із трьох відділів. Під глоткою і над нею також знаходилися тяжі, але китайські палеонтологи розглядали їх як головні кровоносні судини – черевну і спинну аорти, їх зв'язували зяброві артерії. Черевна аорта

починалась від утворення, схожого на здутий міхур, який міг бути серцем. У хайкоуелли спинну частину тулуба над хордою займали метамерні м'язи, сегменти яких (міомери) розділялися S-подібними перетинками – септами. По обидві сторони від середньої кишки знаходилися статеві залози: чотири пари у хайкоуелли і 13 пар у юннаноозона.

За всіма важливим діагностичними ознаками – загальному плану будови тіла, наявністю хорди, центральної нервової системи у вигляді продовгуватої трубки, глотки з зябровими щілинами – хайкоуелла і юннаноозон відносяться до хордових тварин. До знахідок у Китаї, настільки древні представники хордових ще не були відомі і проблему їх походження багато поколінь учених намагалися в'яснити. Цікаво, що будова хайкоуелли і юннаноозона виявилась дуже близькою до типу організації гіпотетичного спільного предка хордових, який був запропонований в 1925 році А. Н. Северцовим і названий ним примітивним безчерепним. Хайкоуелла відрізняється від нього такими ознаками більш високої організації, як відокремлена голова, в якій відсутні м'язові сегменти – мономери, головний мозок, парні очі, серце. Все це зближує хайкоуеллу з предками вищих хордових – хребетними.

Отримані китайськими палеонтологами дані відповідають гіпотезі про походження хордових від древніх «олігомерних червів», близьких за рівнем організації до сучасних кишководихаючих напівхордових. Напевно, на ранніх етапах еволюції хордових у їхніх предків розвивалися нові пристосування (хорда, сегментація, тулубові м'язи, більш розвинуті органи чуття і центральна нервова система), котрі забезпечили тваринам перехід від придонного життя і червоподібного способу пересування до активного плавання у товщі води. Древніші хордові зберегли спосіб живлення «олігомерних червів» – фільтрацію в воді мікроорганізмів і частин мулу з допомогою фільтраційного апарату. Можливо, вже тоді хордові розділились на три групи, які утворили в ході еволюції три відомі нині підтипи: покривники, безчерепні і хребетні (черепні). Від прикріплених до морського

дна предків пішли покривники, група риючих морських хордових дала початок безчерепним, а ті, що продовжували розвивати пристосування до активного плавання, виявились предками хребетних. Із наведених фактів стає очевидним, що хордові виникли на самому початку кембрійського періоду – в часи «кембрійської вибухової еволюції», коли в палеонтологічному літописі з'явилися представники майже всіх відомих типів організмів, а можливо, ще й раніше – у пізньовендський час.

Покривники (Tunicata), або личинкохордові (Urochordata) – рано відокремилися від загального стовбура хордових і значно відрізняються за будовою, оскільки розвивалися в основному по шляху морфологічно регресивної еволюції. Частина примітивних безчерепних перейшли до сидячого способу життя на твердих ґрунтах. Такі їх особливості як утворення туніки і розвиток ефективного фільтраційного апарату виробилися у процесі регресивної еволюції, у ході якої в дорослих форм організація спростилася. Наявність складніше організованої вільноплаваючої личинки дозволила цим тваринам швидко заселити різні ділянки дна. Все це забезпечило личинкохордовим стійке становище в морських біоценозах.

Яким чином відбулося формування цієї групи можна уявити, простеживши за розвитком асцидій, які у філогенезі покривників, ймовірніше за все, були вихідною групою. В дорослому стані ці тварини відрізняються від хордових як за зовнішнім виглядом, так і за будовою. Тільки зябровий апарат нагадує такий же орган у типових хордових тварин. Личинки покривників відрізняються складнішою організацією і багатьма важливими ознаками і схожі до личинок ланцетника. Вони вільно плавають, мають невелике овальне тіло з досить довгим хвостом. Позаду глотки, стінки якої мають зяброві щілини, над кишкою розміщується хорда – пружний тяж із сильно вакуолізованих клітин, який тягнеться майже до кінця хвоста; над хордою розміщена нервова трубка. По боках хорди лежать м'язові клітини. На цій стадії личинки асцидій мають всі характерні ознаки хордових. Потім на передньому кінці тіла у личинки утворюються ектодермальні вирости –

сосочки прикріплення, які виділяють клейкий слиз. За допомогою цих виростів личинка прикріплюється до підводного предмета і в подальшому відбувається регресивний метаморфоз, при якому хвіст, хорда, нервова трубка, м'язові клітини піддаються резорбції і поступово зникають. Глотка розростається, у ній різко збільшується кількість зябрових отворів, диференціюється кишкова трубка, утворюється атріальна порожнина та інше. Тіло набуває характерної для дорослої асцидії мішкоподібної форми, яке оточене щільною оболонкою – тунікою, що є надійним захистом. Від таких покривників, використавши реактивний рух розвинулися рухливі тунікати – вогнетілки, сальпи, апендикулярії.

Представники ще однієї філогенетичної гілки первинних безчерепних збільшуючи рухливість перейшли до активного живлення, нектонного способу життя і вкінці-кінців дали початок гіпотетичним первинночерепним (Protocraniata). Предки хребетних (Protocraniata), напевно, були невеликими водними тваринами з типовими ознаками хордових. Припускають, що від загального стовбура хордових вони відгалузилися в ордовику (викопних залишків немає, бо в них не було твердих скелетних утворів).

Залишки найпримітивніших хребетних відомі з ордовиція – нижнього силуру. Це були щиткові безщелепні, які жили у прісних водоймах (рис. 15). Становлення хребетних пов'язане саме з прісними водоймами. У придонних біоценозах морів на той час були різноманітні безхребетні – черви, молюски, ракоподібні, на дні – тунікати, безчерепні, голкошкірі крім того чисельними були крупні хижаки – ракоскорпіони, головоногі молюски (наутілоїдеї). Натомість у прісних водоймах були поширені водорості, безхребетні, малочисленні хижаки. Тому предки хребетних проникали у прісні водойми.

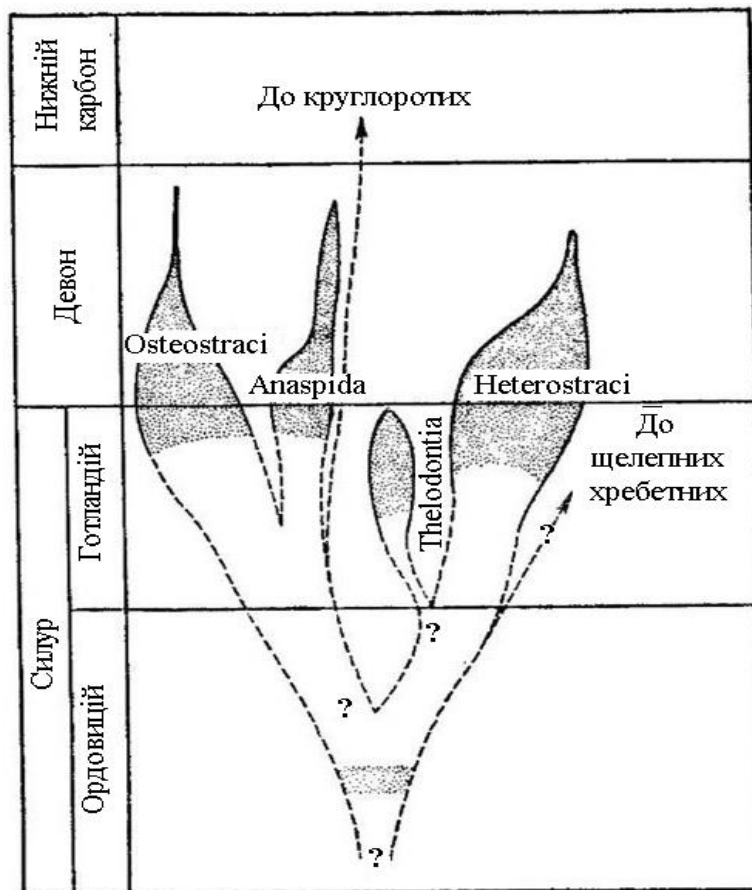


Рис. 15. Філогенетичне дерево безщелепних (за Ромером, зі змінами).

Інший склад солей, температурний і кисневий режими, швидкість течії – всі фактори спонукали до ускладнення організації: поступово сформувалися нирки хребетних, зябра, розвинувся міохордальний комплекс у зв'язку з ускладненням рухів, збільшилися розміри тіла. Вкінці ордовіка – на початку силуру з'явилися перші хребетні – Agnatha. Вони не мали щелеп, живилися детритом, вели придонний спосіб життя. Викопні безщелепні мали скостеніння у шкірному покриві. У девоні утворилися групи безщелепних із добре розвинутим шкірним скелетом. Цю збірну групу назвали щитковими (панцирними) безщелепними – Ostracodermi. Їх панцир був утворений великими щитами і дрібнішими щитками та пластинками, які склалися із трьох шарів примітивних кісткових тканин. Голову цих тварин зверху і з боків захищав суцільний головний щит із отворами для очей, непарної ніздрі і так званого тім'яного ока (світлочутливий дорзальний придаток проміжного

мозку, який у примітивних хребетних відігравав важливу роль у регуляції різних функцій організму відповідно до добових і річних циклів та рівня освітлення у зовнішньому середовищі) (рис. 16). Задня частина тіла була покрита невеликими щитками, які не стримували згинання цього відділу тулуба і роботи хвостового плавця. Хвостовий плавець був гіпоцеркальний (хребет продовжувався у його нижню лопать). Рухи такого плавця викликали силу поступального руху та силу, направлену вниз, яка викликала опускання хвостового кінця тіла. Напевно це було пов'язано з придонним способом життя найдавніших хребетних. Справжніх парних кінцівок у панцирних безщелепних не було, але по боках тіла позаду голови була пара додатків, або плавцевих складок.

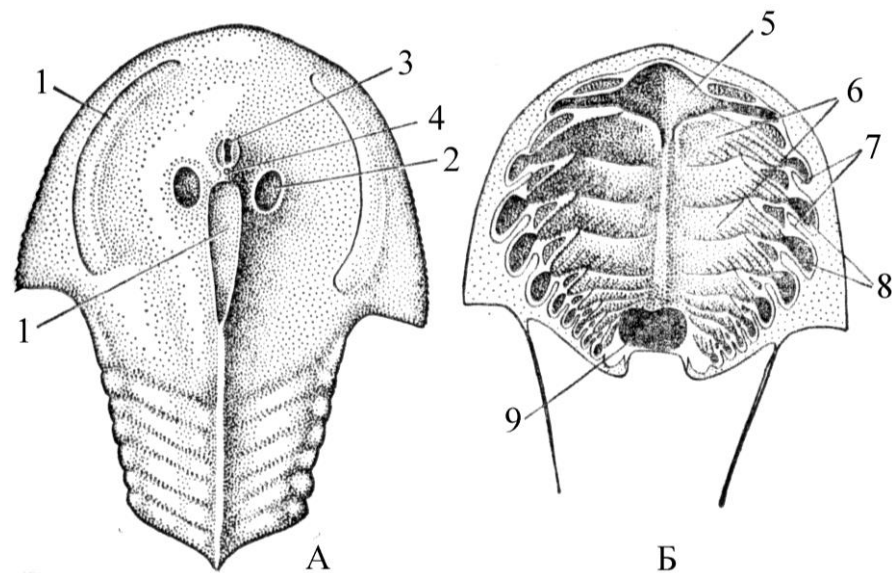


Рис. 16. Будова черепа *Kiaerapsis, Osteostraci* (за Стеншіо): А – голова і частина тулуба (вигляд зверху), Б – реставрація черевної поверхні голови; 1 – спинний і бічні електричні органи, 2 – орбіта, 3 – непарна ніздря, 4 – отвір тімяного ока, 5 – ротова порожнина, 6 – порожнина зябрових мішків, 7 – перегородки між зябровими мішками, 8 – канали, що ведуть до зовнішніх отворів зябрових мішків, 9 – початок стравоходу.

Наявність у деяких щиткових безщелепних добре сформованого черепа дозволила скандинавським палеонтологам Е. Стеншіо, І. Кієр та іншим вияснити ряд важливих особливостей внутрішньої будови цих тварин. Виявилось, що багато ознак остракодерм дуже подібні до відповідних ознак сучасних міног і міксин.

Серед щиткових безщелепних виділяють дві групи: цефаласпідоморфи і птераспідоморфи (рис. 17). Цефаласпідоморфи (*Osteostraci* і *Anaspida*) близькі до сучасних міног, але вони не мали спеціалізованого губного апарату, передня частина тіла у них була подібна до головного кінця піскорийки (личинки міноги). Риси спорідненості з міногами: відсутність щелеп, подібна будова зябрового апарату, непарний орган нюху, 2 півколові канали у внутрішньому вусі, подібна будова головного мозку. Загалом ці організми були більш примітивні, ніж круглороті, незважаючи на те, що останні на відміну від своїх палеозойських родичів, зовсім не мають кісткової тканини (їх скелет представлений тільки хордою і хрящовими елементами).

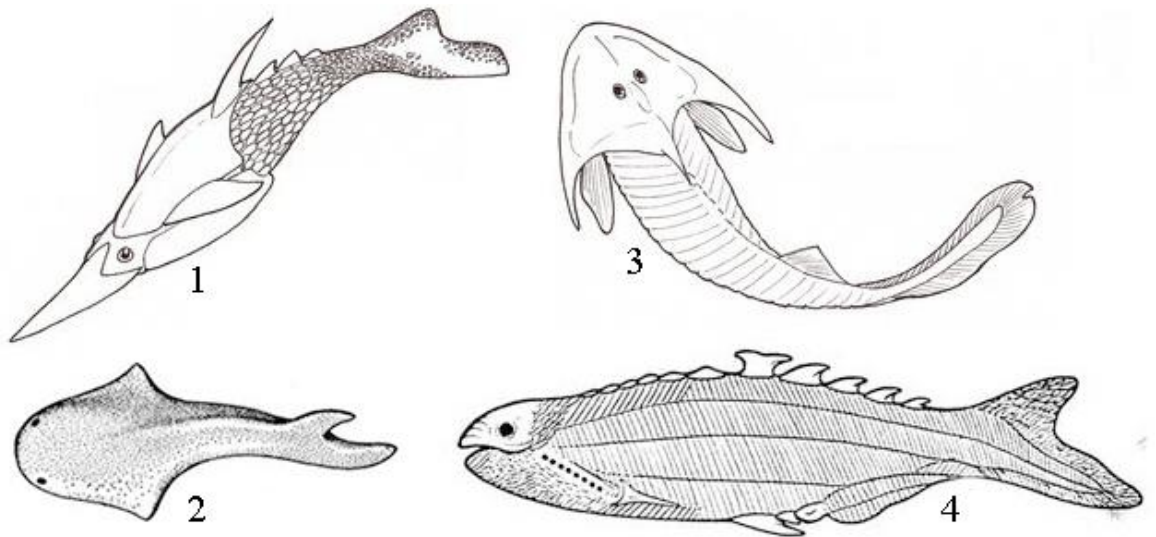


Рис. 17. Вивчені безщелепні: 1–2 – Pteraspidomorphi (1 – *Pteraspis*, 2 – *Thelodus*), 3–4 – Cephalaspidomorphi (3 – *Cephalaspis*, 4 – *Birkenia*).

Клас птераспідоморфи (Pteraspidomorphi) об'єднує більш давніх і примітивних телодонтів (Thelodontia) і різнощиткових (Heterostraci).

Остракодерми пережили розквіт у силурі і першій половині девону. До кінця девону щиткові безщелепні вимерли. Вони були витіснені більш прогресивними групами хребетних, які належать до еволюційної гілки щелепноротих.

Питання для самоконтролю:

1. Теорії походження хордових.
2. Філогенетична спорідненість напівхордових і хордових.

3. Викопні безчерепні.
4. Філогенетичні взаємовідносини безчерепних, тунікат і хребетних.
5. Викопні безщелепні. Спорідненість цефалоспідоморф і круглоротих.

Практична робота № 7

Тема: Філогенетичне дерево риб

Мета: Ознайомитися з різноманіттям палеозойських риб та походженням сучасних груп; встановити філогенетичну спорідненість хрящових і кісткових риб.

Обладнання: фосилії хрящових риб (зуби викопної акули), таблиці, схеми, методичні рекомендації.

Завдання:

1. Ознайомитися з особливостями будови викопних панцирних та щелепнозябрових (акантодій) риб. Розглянути і зарисувати загальний вигляд їх представників.
2. Розглянути і зарисувати схему філогенетичного дерева надкласу риб.
3. На філогенетичній схемі знайти предкові групи суцільноголових та пластинчастозябрових риб, групи вимерлих хрящових риб. Зарисувати представника давніх акулородів.
4. Розглянути і зарисувати загальний вигляд палеонісків – предкової групи променеперих.

Теоретичні відомості

Щелепнороті (Gnathostomata) хребетні з'явилися у силурі. Вони відокремилися від однієї з гілок безщелепних щиткових (Ostracodermi), належать до групи Ectobranchiata і філогенетично ближче стоять до різнощиткових (Heterostraci) безщелепних із птераспідоморф. Розходження хребетних на дві великі філогенетичні гілки – безщелепні і щелепнороті – відбулося вкінці ордовіка – на початку силуру.

Найбільші еволюційні досягнення щелепноротих, які забезпечили їм переважання над безщелепними – це розвиток щелеп, справжніх парних кінцівок і удосконалення зябрового апарату.

У щелепноротих сформувалися зябра ектодермального походження (на відміну від ентодермальних зябрових мішків безщелепних), розміщені зовні від скелету зябрових дуг. Зяброві дуги були розділені на 4 сегменти, так що кожна дуга могла складатися як гармошка і потім знову розправлятися за допомогою скорочення спеціальних м'язів. У результаті виник ефективний всмоктувально-нагнітальний зябровий насос, завдяки якому посилювався потік води, що омивав зябра.

Одночасно виникли передумови (преадаптації) для використання передніх зябрових дуг у ролі щелеп. Розчленованість дуг створила умови для переходу до активного захоплення їжі ротом за допомогою зближення скелетних частин перших зябрових дуг. Вважають, що гомологічною щелепам є третя пара зябрових дуг, перших дві пари ж залишилися у вигляді губних хрящів, а задні зяброві дуги стали опорою зябрам.

Найдавніші щелепні мали шкірний скелет (наприклад, у формі плакоїдної луски), щелепи із зубами, сформовану черепну коробку з нюховими і слуховими капсулами, осьовий скелет – хорду, парні кінцівки. У верхньому силурі від примітивних предкових форм щелепноротих взяли початок дві групи: панцирні (Placodermi) і щелепнозяброві (Aphetohyoidi) риби (рис. 18).

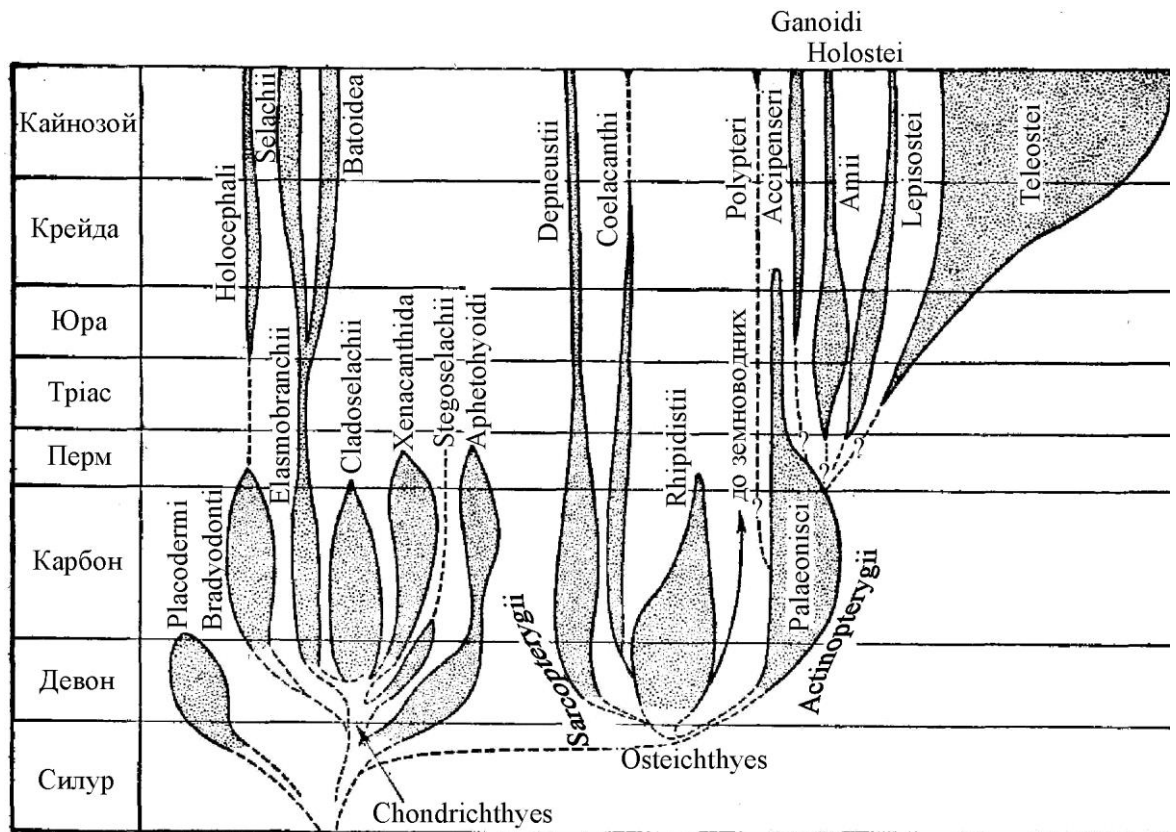


Рис. 18. Схема філогенетичного дерева надкласу Риби (за Ромером, зі змінами)

Placodermi відомі у девоні, вимерли на початку кам'яновугільного періоду (рис. 19). Цей клас об'єднував дрібних і великих риб (деякі до 6 м завдовжки). Голова і передня частина тулуба у них була покрита панцирем із кісткових пластин, що складався з двох рухомо з'єднаних частин: одна захищала голову, а друга – передню частину тулуба. У деяких плакодерм кісткові щитки зовні покривали і грудні плавці, розміщені по боках передньої частини тулуба, вони рухомо з'єднувалися з панцирем тіла. Задня частина тіла була вкрита лускою або залишалася голою. У плакодерм не було справжніх зубів. Їхні масивні щелепи костеніли і мали гострі виступи. Ці риби жили у річках, але з середини девону з'явилися і морські форми. Живилися безхребетними. На початку карбону плакодерми вимерли, їх витіснили більш прогресивні групи риб.

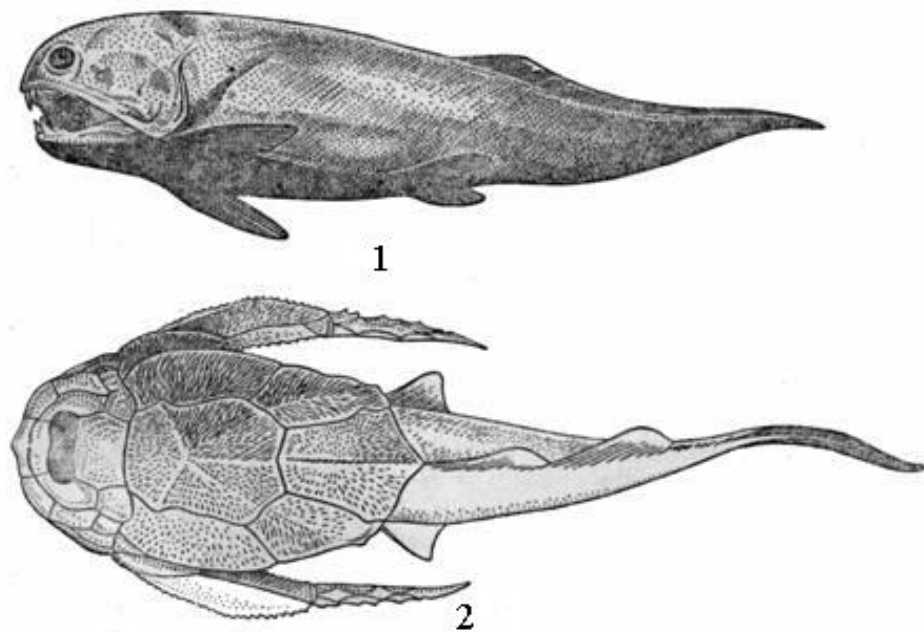


Рис. 19. Високні панцирні риби (Placodermi): 1 – *Dinichtys* (до 8 м), вигляд збоку; 2 – *Bathriolepis* (близько 1 м), вигляд зверху.

Другою примітивною групою палеозойських риб були акантодії, або щелепнозяброві (Aphetohyoidei) риби (рис. 20). Це дрібні і середніх розмірів веретеноподібної форми риби. Жили у річках із швидкою течією. Їх тіло покривали чисельні кісткові пластинки і великі луски. Скостеніння спостерігалися і у внутрішньому скелеті. Для акантодій характерно ряд примітивних рис. У них по боках тіла налічувалося до 7 пар плавців. У процесі еволюції середні плавці потім редукувалися, оскільки були розміщені ближче до центру ваги тіла і тому малоефективні; збереглися тільки передня і задня пари. Скелет парних плавців і їх поясів був подібний до такого у хрящових риб. Щелепна дуга за будовою нагадувала зяброві дуги, була тільки більш масивною. Щелепи акантодій з'єднувалися з черепом без участі під'язикової дуги, цей примітивний тип з'єднання називається протостилія. Всередині девону представники цього класу поширилися у моря. Проіснувала ця група риб до середини пермського періоду.

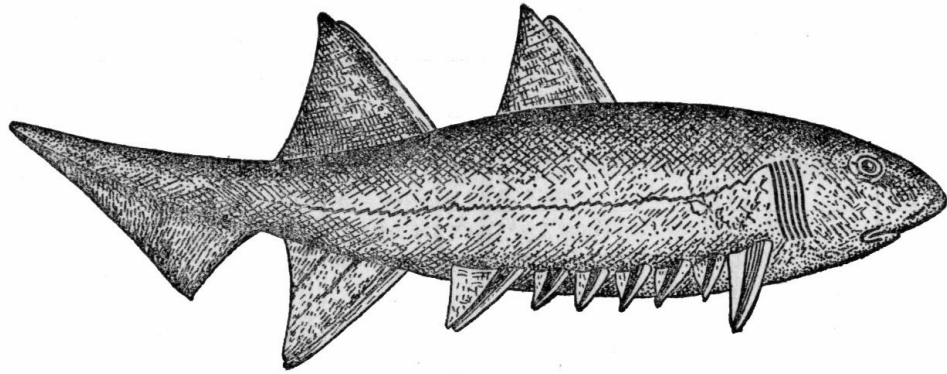


Рис. 20. Виявнена щелепнозяброва риба *Climatius* з нижнього девону (за Ромером)

Вважають, що від якихось примітивних щелепнозябрових на початку девону відокремилися хрящові риби, інша гілка примітивних щелепнозябрових дала початок кістковим ридам. Припускають, що перебування у річках із швидкою течією обумовило формування кісткового скелету, і це не тільки забезпечило велику різноманітність рухів, але і створило можливість опори плавців на ґрунт.

У відкладах середнього девону трапляються зуби, і рідше відбитки тіла акулподібних хрящових риб Cladoselachii (рис. 21). Ці риби мали веретеноподібне тіло малих чи середніх розмірів (дещо більше 1 м), міцний гетероцеркальний хвостовий плавець. Парні плавці прикріплювалися до тіла широкою основою, грудні плавці були більшими, ніж черевні. Тіло покривала плакоїдна луска. Скелет хрящовий, тіл хребців не було. Зябрових дуг більше п'яти. Рот знаходився майже на кінці морди, були добре розвинуті великі очі. Ця група проіснувала протягом девону і карбону; до кінця карбону вимерла. Напевно, у середині девону від примітивних прісноводних кладоселяхій відокремилася ще одна гілка акулподібних риб – Xenacantida. Ці риби мали струнке тіло до 1 м завдовжки, видовжений спинний плавець і дифіцеркальний хвостовий. У самців виокремлювався птеригоподій

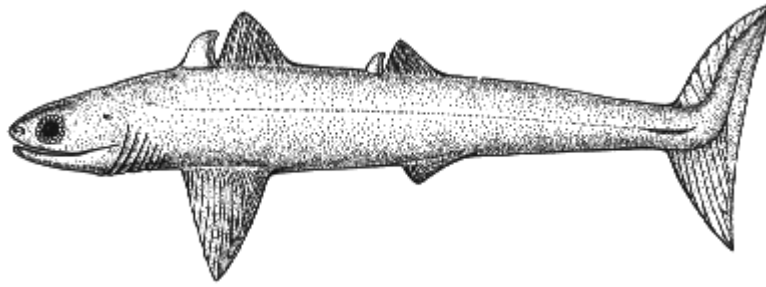


Рис. 21. Високопна акулородібна хрящова риба із групи *Cladoselachii*

(копулятивний орган). Скелет хрящовий. Залишки цих риб трапляються у відкладах прісних водойм кам'яновугільного періоду і початку пермського. Вони були активними хижаками, які живилися дрібною рибою. До кінця пермського періоду ця група риб вимерла, і з того часу акулородібні риби у прісних водоймах практично не трапляються.

Всередині девону від якихось примітивних кладоселяхій відокремлюються справжні акулові риби – пластинчатозяброві (*Elasmobranchii*). Вони зберігають ряд ознак своїх предків (напр. плакоїдну луску), але набувають ряд нових: диференціюється скелет плавців, формуються верхні дуги і тіла хребців, верхня і нижня щелепа складаються з одного парного елемента, щелепна дуга прикріплюється до мозкового черепа амфістилочно, а пізніше – гіюстилочно, ускладнюється будова зубів. Ці риби жили в морях, живилися різними безхребетними, а з урізноманітненням кісткових риб – і рибами. Поділ пластинчатозябрових на дві групи – акули і скати – відбувся пізніше, в юрському періоді мезозою.

Із кінця девону і особливо в кам'яновугільному періоді трапляються залишки морських придонних риб, які живилися переважно молюсками. Вони мали сплющене тіло і великі грудні плавці. Верхня щелепа приростала до мозкового черепа (аутостилія); плоскі зуби щільно прилягали один до одного і зливалися в міцні кісткові пластинки, з допомогою яких вони роздавлювали черепашки молюсків. Цих риб об'єднують в групу брадідонти (*Bradiodonti*). У пермському періоді брадідонти вимерли, але з кінця тріасу починають траплятися залишки глибоководних морських

суцільноголових риб, або химер (*Chimaeriformes*). Їх вважають нащадками брадіодонтів і об'єднують ці дві групи у підклас *Holoscephali*.

Дуже рано від якихось примітивних щелепнозябрових (кінець силуру) відокремилися кісткові риби. У девоні траплялися представники двох чітко відокремлених підкласів – лопатепері (*Sarcopterigii*) і променепері (*Actinopterigii*). Обидва підкласи мали спільних або близьких предків.

Для лопатеперих характерні покриті лускою м'ясисті основи парних плавців, а до їх внутрішнього скелету з центральною віссю по боках причленовувалися радіалії. Хвіст гетероцеркальний або дифіцеркальний. У частини видів розвинулися внутрішні отвори ніздрів – хоани. Наявна хорда. У девоні сакроптеригії розділилися на два надряди, які еволюціонували у різних напрямках. Серед них особливо багаточисельними були кистепері – активні хижаки з сильно розвиненими зубами. Більшість із них населяли прісні водойми, деякі види жили у морях. Більша частина девонських і кам'яновугільних кистеперих належали до ріпідистій (рис. 22). Ці риби мали невеликі розміри, торпедоподібне тіло, короткі, але сильні парні кінцівки, хоани, які з'єднували носову порожнину з ротовою. На початку пермського періоду ріпідистії вимерли, але від якихось із них уже в середині девону взяли початок тетраподи. Друга гілка кистеперих – целаканти вкінці палеозою переселилися у моря. Чисельними були в палеозої і тріасі, пізніше їх кількість різко зменшилася. Останні викопні залишки целакантів були знайдені у крейдових відкладах і тому цю групу вважали повністю вимерлою. У 1938 році була виявлена латимерія – представник сучасних целакантів (у районі Коморських островів Індійського океану).

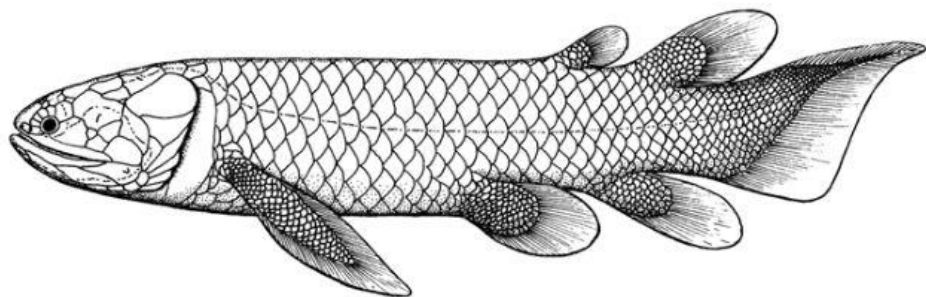


Рис. 22. Викопна кистепера риба ріпідистія – *Holoptychius*

Друга група лопатеперих – дводишні – відомі з середнього девону. Вони близькі до давніх кистеперих і є, очевидно, їх бічною, сильно спеціалізованою гілкою. Ні в один із періодів ця група риб не була багаточисленна. Жили вони в озерах і заплавах рік, живилися малорухомими об'єктами. Мали видовжене тіло, невеликий хвостовий плавець, який зливався із спинним і анальним. Утворення у них хоан вказує на наявність легень уже в палеозойських форм. У палеозої дводишні траплялися у внутрішніх водоймах практично по всіх материках, але до кінця цієї ери майже всі вимерли. У тріасі траплялися представники родин, які дожили до наших днів (всього 6 видів – африканські протоптеруси, південноамериканський лепідосирен, австралійський неоцератод).

Променепері (Actinopterygii) мають парні плавці без м'ясистої основи і центральної осі в скелеті плавця. Хвіст гетероцеркальний у давніх і гомоцеркальний у еволюційно молодших форм. Череп гіостилічний. У давніх форм зберігається хорда, пізніше хорда витісняється амфіцельними хребцями.

Становлення променеперих відбувалося, напевно, у річках із швидкою течією, що сприяло розвитку швидкого і маневруючого плавання. Це дозволило їм успішно конкурувати з іншими рибами та проникнути у різні типи водойм і широко розповсюдитися у морях. Викопні залишки променеперих відомі з середнього девону різних районів Європи і Азії. У кам'яновугільному періоді вони траплялися повсюдно. Променеперих палеозою відносять до надряду палеонісків (Paleonisci). Палеоніски – це риби малих і середніх розмірів різноманітної форми (рис. 23). Хвостовий плавець у них гетероцеркальний, верхня лопать якого частково покрита ганоїдною лускою. Їхній розквіт припадає на кам'яновугільний період, у пермський період кількість видів значно зменшилася, а до початку крейди ця група повністю вимерла. Всі променепері риби – це нащадки різних груп

палеонісків. Справжні костисті риби (Teleostei), які складають основну групу сучасних кісткових риб, відомі починаючи з тріасу.

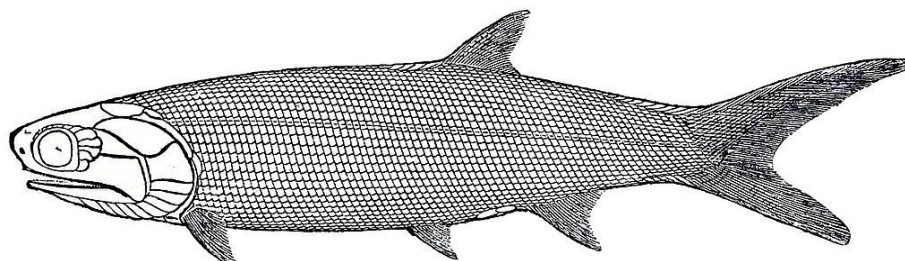


Рис. 23. Викопна променепера риба з надряду Палеоніски – *Paleoniscus*

Питання для самоконтролю:

1. Походження та особливості організації щелепноротих.
2. Викопні панцирні (Placodermi) і щелепнозяброві (Aphetohyoidi, або Acanthodii) риби.
3. Найдавніші хрящові риби, походження сучасних груп.
4. Дивергенція кісткових риб палеозою на підкласи.
5. Палеозойські Sarcopterygii (ріпідистії, целаканти, дводишні).
6. Палеоніски – предкова група різних рядів Actinopterygia.

Практична робота № 8

Тема: Еволюція наземних рослин

Мета: Ознайомитися з особливостями будови та різноманіттям викопних спорових і насінних рослин.

Обладнання: відбитки древніх папоротей, таблиці, схеми, методичні рекомендації.

Завдання:

1. Ознайомитися із загальним виглядом перших наземних рослин. Розглянути і зарисувати загальний вигляд представників відділу Rhyniophyta.
2. Розглянути скам'янілі відбитки давніх папоротей. Зарисувати окремі листки викопних папоротей (*Neuropteris*, *Pecopteris*, *Sphenopteris*).

3. Ознайомитися з представниками кам'яновугільної флори. Зарисувати загальний вигляд лепідодендрона, ліаноподібної папороті, каламіта, кордаїта.
4. Розглянути і зарисувати відбиток квітки з крейдового періоду.
5. У зошиті відзначити загальний напрям еволюції та основні ароморфози наземних рослин.

Теоретичні відомості

Еволюція рослин тісно пов'язана з поступовим заселенням ними суші. Перші рослини – водорості – були водними організмами. Предковою групою перших наземних рослин були якісь із водоростей.

Одним із важливих удосконалень раннього етапу виходу рослин із води була поява спор із міцними захисними оболонками, що дозволяло переносити сухі умови. Це дало можливість рослинам розповсюджуватися по поверхні землі з допомогою вітру. Із збільшенням розмірів рослин розвинулися структури, що сприяли більш ефективному розсіюванню спор. Ще один важливий еволюційний процес, що супроводжував збільшення розмірів – виникнення кутику, воскоподібної речовини, яка захищала рослини від надмірного випаровування води з їхнього тіла. Напевно, одночасно з кутикулою з'явилися продихи для забезпечення газообміну найдавніших рослин у наземно-повітряному середовищі.

Розвиток у судинних рослин ефективної провідної системи (ксилеми і флоєми) «вирішив» проблему транспорту води і органічних речовин в умовах суші. Важливим моментом в еволюції наземних рослин була поява здатності до синтезу лігніну, який увійшов до складу клітин, що утворили опорні і провідні елементи. Пізніше підземні частини спорофіта перетворилися на корені, які забезпечили функцію поглинання речовин і закріплення рослин, а в надземних частинах із часом відокремилися листки. Ця морфологічна диференціація закріпила становище перших рослин у наземному середовищі

і сприяла фотосинтезу. У життєвому циклі спостерігалось поступове скорочення гаметофітної фази і переважання спорофіту.

Рослини заселили спочатку мілководдя узбереж і прісні водойми. Потім поступово освоїли вологі біотопи берегів. Найдавнішими представниками цієї «земноводної флори» були псилофіти – невисокі трав'янисті рослини (рис. 24). Вони ще не мали справжніх коренів (прикріплювалися ризоїдами), у них були пагони з дихотомічнимгалуженням і дрібними листочками та органами нестатевого розмноження на кінцях. Псилофіти мали зачатки судинних утворень – трахеїд. Ця група рослин відома починаючи з пізнього силуру і досягла розквіту у ранньому і середньому девоні. Їх відносять до відділу Риніофіти (Rhyniophyta).

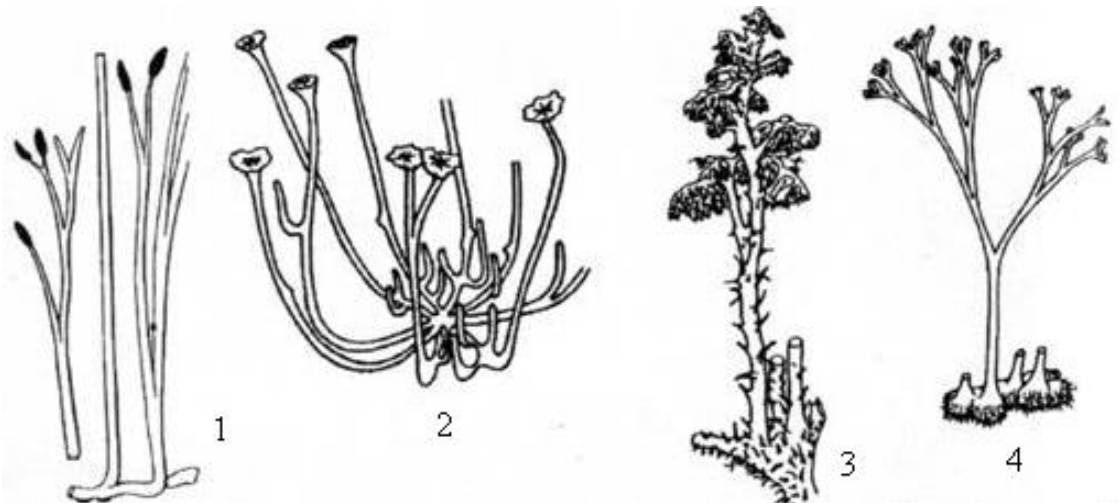


Рис. 24. Перші (силур-девон) вищі наземні рослини відділу Риніофіти, або Ринієві (Rhyniophyta): 1 – загальний вигляд спорофіту *Rhynia* (ранній девон), 2 – загальний вигляд гаметофіту *Sciadophyton* (ранній девон), 3 – *Psilophyton*, 4 – *Horneophyton*.

Заселення суші рослинами сприяло ґрунтоутворенню. До цього часу (силур-девон) належить і виникнення найдавніших товщ горючих копалин, що утворилися при неповному розкладанні скупчень рослинних залишків.

Від псилофітів узяли початок інші групи наземних судинних рослин: плауноподібні, хвощеподібні, папоротеподібні, у яких вже є справжні корені. Представники цих відділів виявилися краще пристосованими до життя на суші, у пізньому девоні вони повсюдно витіснили псилофітів і сформували

першу справжню наземну флору, яка включала і деревоподібні форми. Цю девонську флору називають археоптерисовою за переважанням у ній папоротей роду *Archaeopteris*. У цей час з'явилися і перші голонасінні, які взяли початок від давніх різноспорових папоротей і за зовнішнім виглядом нагадували давні деревоподібні папороті – птерідосперми (насінні папороті).

У подальшому пристосуванні до життя на суші в рослин удосконалилися вегетативні органи, у яких диференціювалися різні тканини: покривні, що виконували захисну функцію, механічні з їх опорною функцією, провідні, що забезпечували транспорт речовин між різними органами. На суші рослинам потрібно було «вирішити» ще одну проблему – забезпечити статевий процес, оскільки у воді рухливі чоловічі статеві клітини легко досягали яйцеклітин, а в повітряно-наземному середовищі для прикріплених рослин зустріч гамет стала неможливою без спеціальних пристосувань, що забезпечили б їхнє перенесення від однієї рослини до іншої. У вищих рослин такі пристосування сформувалися з гаплоїдного покоління (гаметофіта), яке редукувалося до кількох клітин (2 клітини у пилку насінних рослин). Диплоїдне покоління (спорофіт) поступово стає переважаючим, основним у життєвому циклі рослин.

У вологому теплому кліматі, характерному для першої половини карбону, наземна флора набула широкого розповсюдження. Вона стала пишною, багатогою і мала характер густих тропічних вологих лісів. Цю флору називають антракофітовою. Серед деревоподібних рослин виділялися представники плауноподібних – лепідодендрони, які досягали у висоту 40 м із діаметром до 2 м та сигілярії до 30 м у висоту (рис. 25). У дорослих дерев нижні листки відпадали і залишалися тільки на високій кроні, де стовбур дихотомічно розгалужувався. Порожній стовбур із могутньою розгалуженою кроною надійно утримувався в пухкому ґрунті великим кореневищем, яке розгалужувалося на чотири головні гілки, а ті у свою чергу, дихотомічно ділилися на кореневі відростки. Листки до 1 м завдовжки густими пучками прикрашали кінці гілок. На верхівках листків були розміщені бруньки, в яких

розвивалися спори. Стовбури плауноподібних були вкриті лускою – рубцями, які у лепідодендронів були ромбічними, а в сигілярій – шестигранними.

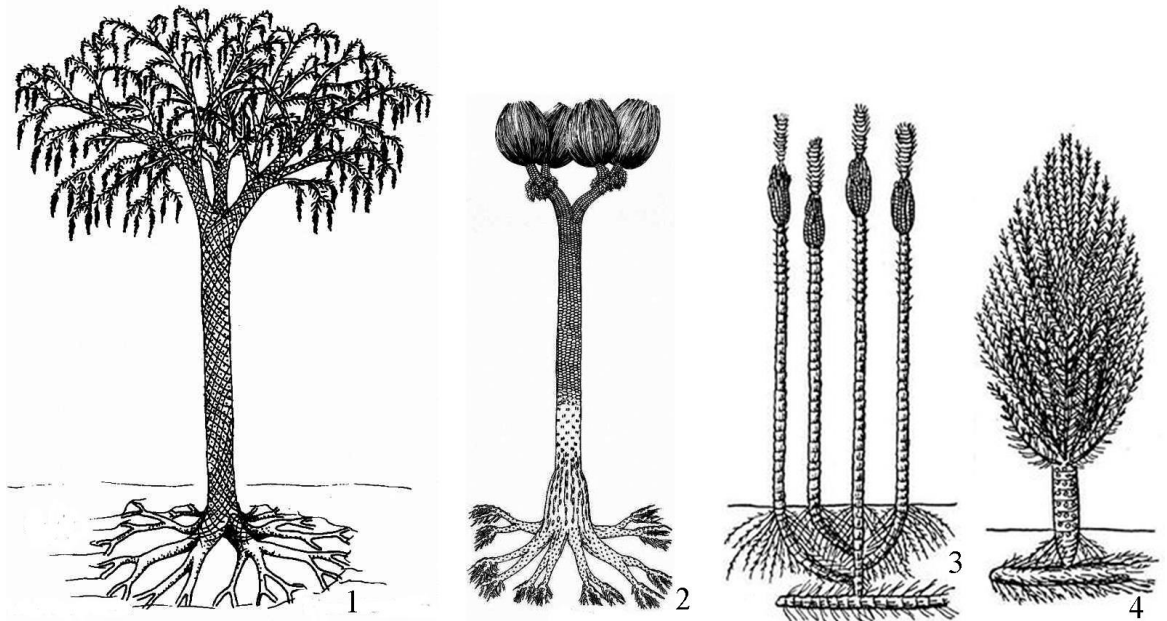


Рис. 25. Викопні спорові палеозойської флори: плауноподібні (1 – лепідодендрон, 2 – сигілярія) і хвощеподібні (каламіти: 3 – дерева без гілок *Stylocalamites*, 4 – дерева з гілками на кожному вузлі *Eucalamites*).

Серед гігантів палеозойського лісу височіли і хвощеподібні пірамідальні каламіти з членистими стеблами і кільцеподібно розміщеними дрібними жорсткими листками (рис. 25). Каламіти були деревоподібними рослинами до 30 м заввишки. Вони утворювали болотяні ліси. Деякі види проникли далеко на материк. Стародавні форми мали ще дихотомічні листки. Пізніше переважали форми з простими листками і річними кільцями. Серед членистостеблових, крім каламітів, були поширені клинолісті. Це були водяні рослини, що мали довге, членисте, злегка ребристе стебло, до вузлів якого прикріплювалися листки. Бруньковидні утвори містили спори. Клинолісті з'явилися у середньому девоні і вимерли у пермському періоді.

Серед кам'яновугільної флори визначну роль відіграють папороті, зокрема трав'янисті, які за будовою нагадували псилофітів, і деревоподібні папороті, які кореневищем закріплювалися у м'якому ґрунті. Вони мали шершавий стовбур із численними гілками, на яких знаходилося широке папоротеподібне листя (рис. 26).

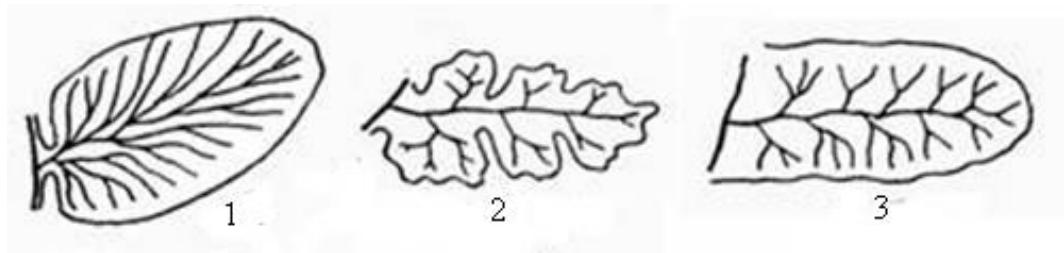


Рис. 26. Листки викопних папоротеподібних: 1 – *Neuropteris*, 2 – *Pecopteris*, 3 – *Sphenopteris*.

Голонасінні карбонових лісів були представлені різними птерідоспермами (насінні папороті), а також новою групою – кордаїтами. Кордаїти були високими деревами, їхні циліндричні безлисті стовбури до

40 м заввишки розгалужувалися на гілки, які мали на кінцях широкі лінійні або ланцетоподібні листки із сітчастим жилкуванням (рис. 27).

Чоловічі спорангії мали вигляд бруньок. Ці рослини були перехідними формами до хвойних.

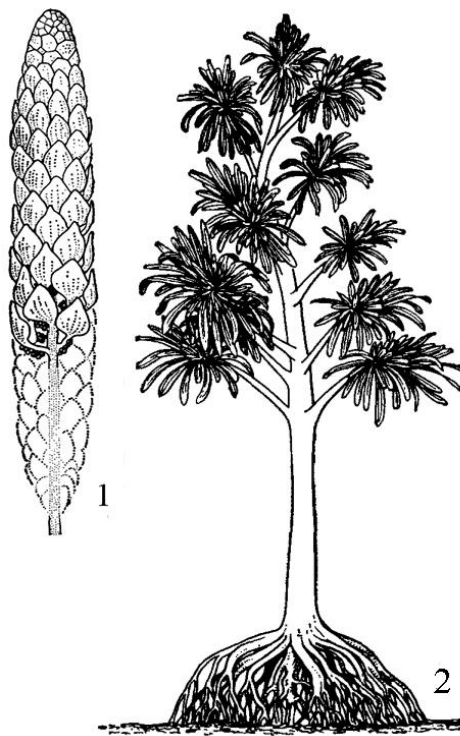


Рис. 27. Викопні голонасінні палеозою – кордаїти: 1 – реконструкція стробіли *Cladostrobus*, 2 – кордаїт, що зростав у заростях типу сучасних мангрових.

У кам'яновугільних лісах з'являються перші гриби, мохоподібні рослини (наземні і прісноводні), лишайники.

Найважливішою особливістю карбонової флори є те, що рослини не відзначалися ритмічним ростом у товщину. Очевидно, пори року мало відрізнялися одна від одної. Поширення одних і тих самих кам'яновугільних рослин від Північної Америки до Шпіцбергена говорить про те, що від тропіків до полюсів панував досить рівномірний теплий клімат, який у

верхньому карбоні на півночі змінився досить прохолодним. Флора поступово змінювалася на мезофітову. Відмираючи, рослини кам'яновугільного періоду падали у воду боліт і лагун, заносилися мулом, і, пролежавши мільйони років, поступово перетворилися на вугілля.

У пермському періоді клімат став сухим. Зникло багато внутрішньоконтинентальних морів, озер, боліт. Нестача вологи призвела до вимирання каламітів, папоротей, кордаїтів. Флора пермського періоду відрізняється від карбонової тим, що в цей час зменшилася кількість сигілярій, лепідодендронів і кордаїтів. Розповсюджуються хвойні, гінкгові і саговники. З гінкгових до наших днів дожив лише один вид – гінкго дволопатевий. Це велике дерево з лопатеподібними листками. Хвойні рослини того часу нагадували сучасні араукарії, які ростуть на островах поблизу Австралії.

У пермському періоді в південній півкулі посилювалися процеси зледеніння. На вільній від льодовиків території Гондвани встановився помірний прохолодний клімат із вираженою сезонністю. Свідченням цього є наявність річних кілець у деревині рослин гондванської флори, яка отримала назву глоссоптерієвої (за широко розповсюдженим у ній видом насінної папороті *Glossopteris*). Глоссоптерієва флора, у склад якої, крім різних птерідосперм, входили кордаїти, гінкгові, хвойні була характерна для обширних територій сучасної Індії, Південної Африки, Південної Америки, Австралії, Нової Зеландії і Антарктиди.

У мезозої панував теплий клімат із відносно слабо вираженою кліматичною зональністю. У тріасовій флорі ще траплялися представники давніх епох: каламіти, насінні папороті, кордаїти, але вони були нечисленні і малопоширені. Переважали справжні папороті, гінкгові, бенетитові, саговникові, хвойні. Саговникові існують і зараз у районі Малайського архіпелагу, відомі під назвою сагових пальм. За своїм зовнішнім виглядом саговники займають проміжне місце між пальмами і папоротями. Папороті були прибережними трав'янистими рослинами, мали широкі розсічені листки

із сітчастим жилкуванням. Із хвойних рослин добре вивчена вольція, яка мала густу крону і шишки, як у ялини. Особливе місце займали серед голонасінних бенетити – дерева з кільчастими великими складними листками, які нагадують листки саговників. Органи розмноження бенетитів займають проміжне місце між шишками саговників і квітками деяких покритонасінних, зокрема магнолієвих. Тому існує припущення, що можливо саме бенетити є предками квіткових рослин. У другій половині юрського періоду виділялися два рослинних пояси: північний, де переважали гінго і трав'янисті папороті, і південний з бенетитами, цикадовими, араукаріями, деревовидними папоротями. Великі площі Північної Америки, Європи, Азії і до Нової Зеландії займали густі ліси хвойних рослин – араукарій і бенетитів. З'являються перші кипарисові і, можливо, ялинові. До юрських хвойних належить також секвойя.

Наприкінці мезозойської ери, у крейді, клімат стає холоднішим. У відкладах крейди знайдено відбитки квітки (рис. 28). Поява покритонасінних була важливим етапом в історії розвитку рослинного і тваринного світу. Деревні покритонасінні – магнолія, лавр, платан, евкаліпт, фікус, тополя, верба, бук, виноград та інші почали завойовувати великі площі на Землі. Тоді ж поширилися і деревні однодольні – пальми. З'явилися листопадні деревні рослини, які в холодні сезони частково або повністю скидали листя.

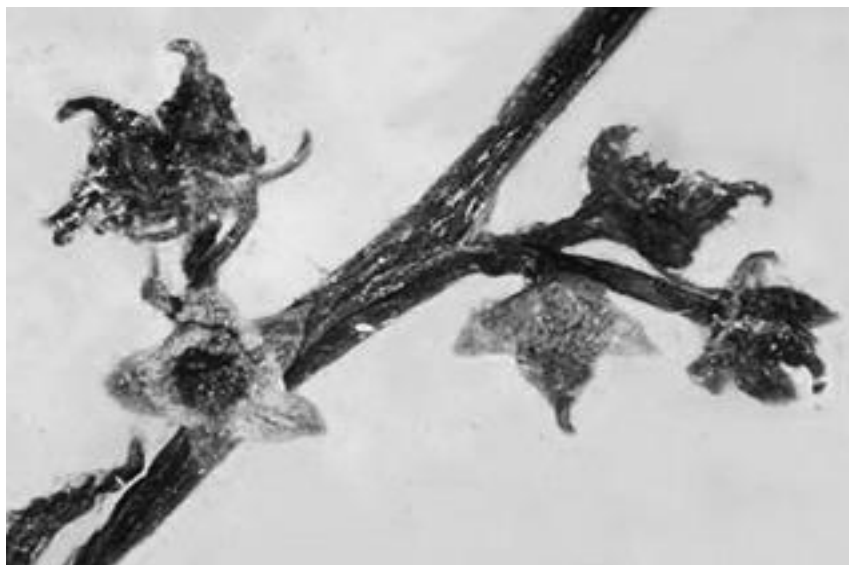


Рис. 28. Залишки мезозойської квітки знайдені в бурштині

Питання для самоконтролю:

1. Псилофітова флора силуру.
2. Основні еволюційні зміни у рослин як пристосування до існування на суші.
3. Біорізноманіття вищих спорових палеозою.
4. Характеристика фітоценозів девону.
5. Антракофітова флора кам'яновугільного періоду. Перші насінні рослини.
6. Теорії походження покритонасінних. Виявлені знахідки перших квіткових.

Практична робота № 9

Тема: Походження та еволюція тетрапод

Мета: Ознайомитися з теорією походження тетрапод, виявленими предковими групами, різноманіттям древніх форм земноводних.

Обладнання: таблиці, схеми, методичні рекомендації.

Завдання:

1. Ознайомитися з будовою передньої кінцівки виявленої кистеперої риби. Зарисувати і знайти у будові скелету спільні ознаки з кінцівкою земноводних.
2. Розглянути на схемі загальний вигляд та скелет іхтіостега як найпримітивнішого представника із тетрапод. Зарисувати зовнішній вигляд і скелет кінцівки іхтіостега.
3. Розглянути і зарисувати схему філогенетичного дерева амфібій. Знайти предкову групу амфібій і, як результат її адаптивної радіації, різні філогенетичні гілки палеозойських стегоцефалів.

Теоретичні відомості

Тваринний світ суші у девоні був представлений безхребетними – червами та різноманітними членистоногими. З девону відомі представники кількох груп наземних членистоногих – панцирні павуки (*Soluta*), кліщі

(Asaromorpha), багатоніжки (Myriapoda). Поступово вони сформували багату кормову базу, необхідну для виходу на сушу хребетних тварин.

Тетраподи, або Четвероногі – це наземні хребетні тварини, які об'єднують земноводних, плазунів, птахів і ссавців.

Першими наземними хребетними тваринами були земноводні (Amphibia). Предками амфібій, без сумніву, були риби. Найбільш близькими до палеозойських земноводних є кистепері риби, і швидше за все, якісь із групи ріпідистій.

Вихід хребетних із води супроводжувався появою ряду пристосувань: до дихання атмосферним повітрям, тобто заміна зябрового дихання легенеvim, та до переміщення по твердому субстрату, тобто перетворення плавців у кінцівки наземного типу. Відбулося це у девоні. У девонському періоді з'явилися вже справжні наземні рослини і безхребетні, зокрема комахи, які досягли значного розквіту у кам'яновугільному періоді. Рослини чисельних мілких прісних водойм падали у воду, гнили, що призвело до зменшення кисню у воді. Нестача кисню зумовила виникнення органів повітряного дихання у кісткових риб, що було певною підготовкою до виходу їх на сушу. Девонський період, крім того, очевидно характеризувався сезонними посухами. Сильне висихання водойм створювало нестерпні умови для життя кісткових риб – предків амфібій. Риби намагалися виповзати на сушу і переповзати в інші водойми, де ще було достатньо води. Тварини, яким удавалося здійснювати такі переміщення, виживали, інші – гинули. На філогенетичну спорідненість кистеперих риб і земноводних вказує те, що кистепері мали кінцівки зі скелетом, подібним до кінцівок стегоцефалів (рис. 29, 30) та подібне розташування покривних кісток черепа.

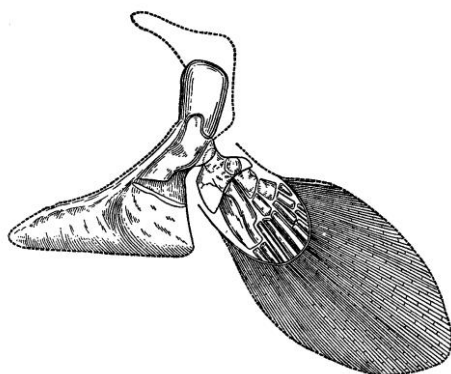


Рис. 29. Плечовий пояс і унісеріальний плавець викопної кистеперої риби *Sauripterus*

У верхньодевонських відкладах у Гренландії знайдені залишки найдавніших земноводних – іхтіостегід (рис. 30). Шведський палеонтолог Ярвік назвав цих найдавніших земноводних «чотириногими рибами». У їх будові ще було багато рис, які зближали іхтіостегід із кистеперими рибами: рудименти зябрової кришки, залишки внутрішніх зябер, хвостовий плавець, череп із покривними скостеніннями, наявність бічної лінії у дорослому стані. Але будова парних кінцівок цих древніх земноводних свідчить вже про наземний спосіб життя – це були наземні кінцівки з відокремленими пальцями (п'ятипала кінцівка). Їх існування було пов'язане з водним середовищем, розмножувалися вони у воді. Майже всі іхтіостегіди були хижаками і в більшості випадків живилися рибою. Конкурували у воді з кистеперими рибами, що сприяло розходженню цих двох груп у різні екологічні ніші. Вкінці девону іхтіостегіди потіснили прісноводних кистеперих риб і почали завойовувати вологі прибережні ділянки.

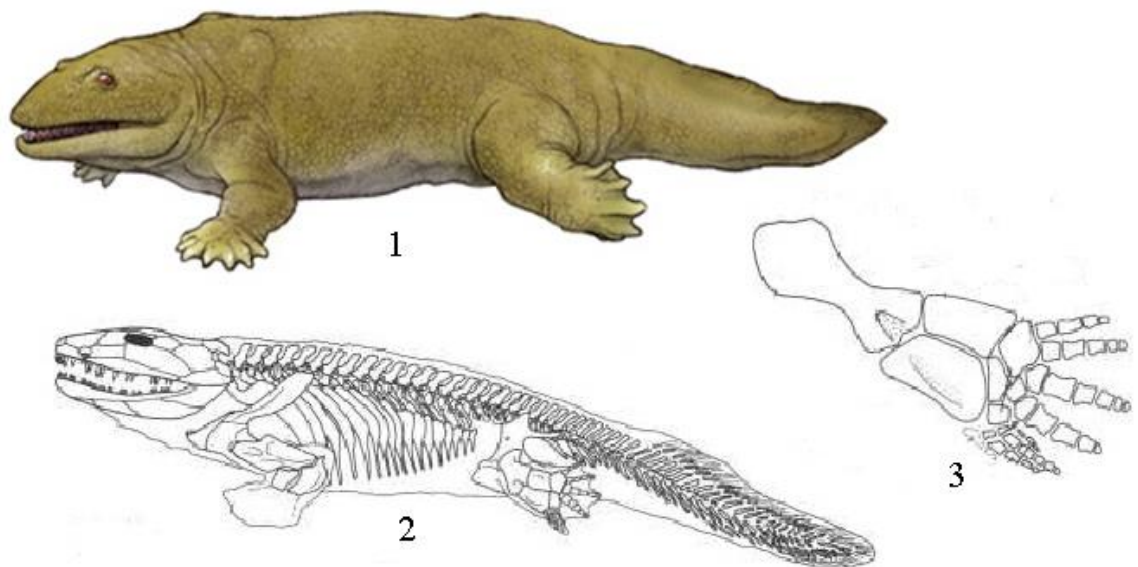


Рис. 30. Іхтіостега (*Ichthyostega*): 1 – зовнішній вигляд (реконструкція), 2 – реконструкція скелету, 3 – скелет передньої кінцівки.

Основним біологічним фактором, що зумовив вихід хребетних на сушу, були великі запаси їжі – наземні безхребетні тварини (в основному комахи) при відсутності у цих нових умовах конкуренції.

У кам'яновугільному періоді спостерігається розквіт амфібій, представлених у палеозої значною різноманітністю форм. Всіх їх умовно об'єднують під назвою стегоцефали, тобто «панцирноголові» (рис. 31).



Рис. 31. Викапні палеозойські стегоцефали (реконструкція): 1 – *Pederpes finneyae*, 2 – *Cacops aspidophorus*.

Найхарактернішою особливістю стегоцефалів є наявність суцільного панцира із шкірних кісток, які покривали черепну коробку зверху і з боків так, що залишалися отвори для ніздрів, очей і тім'яного органа. У більшості форм був і черевний панцир, представлений кістковими лусками, які налягали одна на одну. Вони захищали тіло при повзанні по нерівній поверхні. На спинній частині тіла панцира не було, оскільки сухопутних ворогів тоді ще не існувало. Стегоцефали досягли найвищого розквіту у кам'яновугільному і пермському періодах, які вважаються часом земноводних. Переважна більшість стегоцефалів вимерли в пермський період палеозою, протягом тріасу доживали свій вік лише окремі види.

У період верхньої юри і нижньої крейди мезозою з'явилися типові амфібії (рис. 32). Викапними предками безхвостих земноводних вважають ряд *Proanura*, який належить до підкласу дугохребцеві (*Apsidospondili*). Вихідною групою сучасних безногих і хвостатих земноводних були представники підкласу тонкохребцеві (*Lepospondili*). Ще одна гілка давніх земноводних, відомих із кам'яновугільного періоду – антракозаври, що привели до виникнення плазунів.

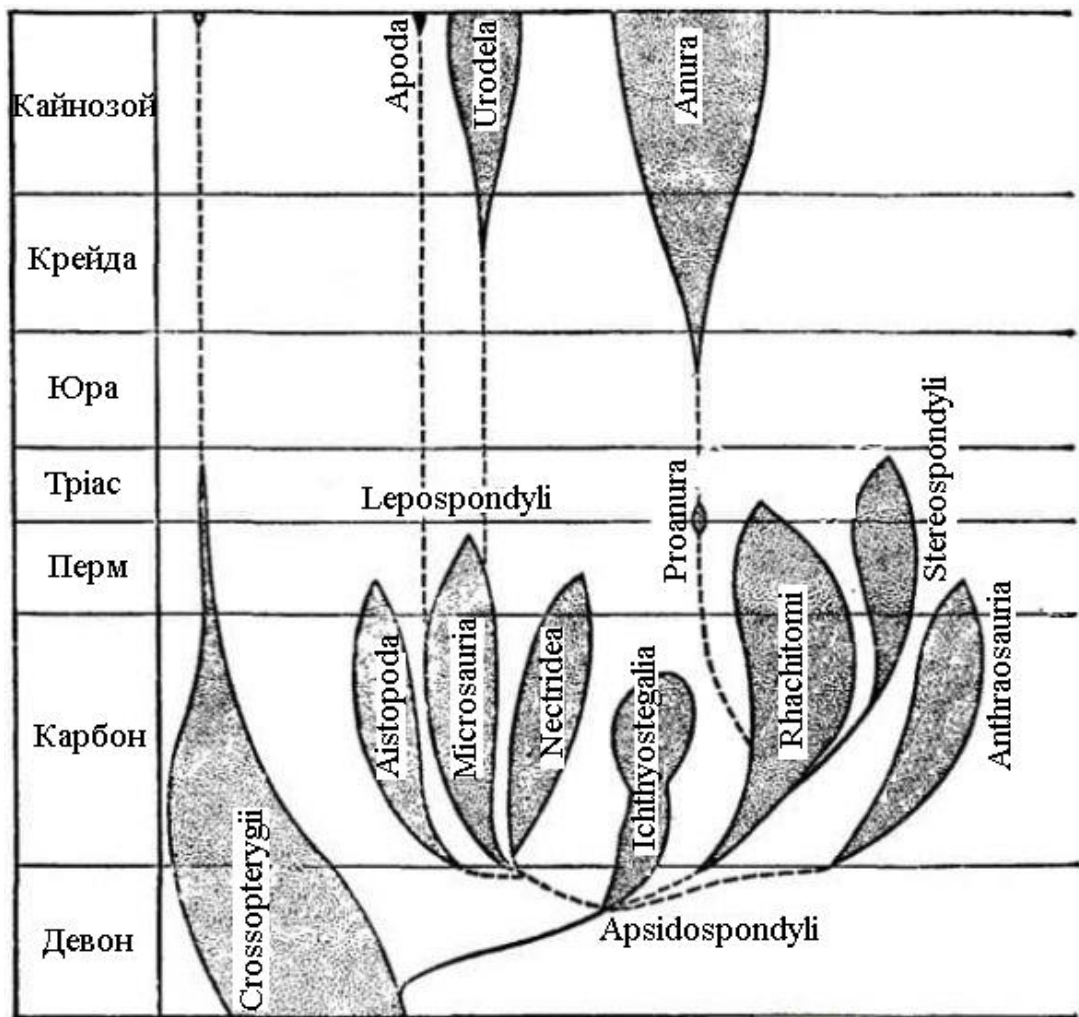


Рис. 32. Схема філогенетичного дерева земноводних (за Ромером і Шмальгаузенем, зі змінами)

Питання для самоконтролю:

1. Які тварини були предками земноводних, які риси їх будови на це вказують? Коли з'явилися перші земноводні?
2. Які ароморфози привели до формування амфібій?
3. Іхтіостегіди як найпримітивніші тетраподи.
4. Різноманітність викопних стегоцефалів палеозою.
5. Предкові групи сучасних амфібій.

Практична робота № 10

Тема: Філогенетичне дерево плазунів

Мета: Встановити ароморфози, які привели до виникнення амніот, ознайомитися з різноманіттям викопних рептилій мезозою.

Обладнання: таблиці, схеми, методичні рекомендації.

Завдання:

1. Розглянути та зарисувати схему формування зародкових оболонок у амніот.
2. Розглянути та зарисувати схему філогенетичного дерева плазунів. Знайти предкову групу викопних плазунів та різні філогенетичні гілки як результат її адаптивної радіації.
3. Розглянути водних і напівводяних викопних плазунів. Зарисувати загальний вигляд іхтіозавра і плезіозавра.
4. Ознайомитися з філогенетичним різноманіттям мезозойських архозаврів і лепідозаврів. Розглянути загальний вигляд ящеротазових і птахотазових динозаврів. У зошит виписати їхні характерні ознаки.

Теоретичні відомості

Залишки найдавніших плазунів відомі з верхнього карбону (300 млн. р. тому). Їх відокремлення від земноводних предків відбулося, очевидно, ще раніше, в середині карбону (320 млн. р. тому), коли від антракозаврів відділилися форми подібні до *Diplovertebron*. Е. Олсон вказує на близьке співпадання часу появи плазунів і різноманітних груп вищих комах – птерігот. Найдавніші рептилії були рухливими, відносно дрібними комахоїдними тваринами, пов'язаними з вологими біотопами. Е. Олсон прийшов до висновку, що формування плазунів як групи було тісно пов'язане з використанням нової багатой кормової бази, яка виникла на суші з появою крилатих комах. У середньому карбоні від емболомерних стегоцефалів взяла початок нова гілка – сеймуриаморфи. Вони займали проміжне положення між земноводними і плазунами (деякі палеонтологи

відносять їх ще до земноводних). Сеймуріаморфи можливо мали ще водних личинок. Хребет був гнучкий, намічалось перетворення перших двох шийних хребців; скелет кінцівок повністю костенів. Самі кінцівки стали міцнішими, могли припіднімати тіло над землею. Залишки таких тварин – сеймурія і котласія – знайдені у нижньопермських відкладах Північної Америки і Казахстану та верхньопермських відкладах району Північної Двіни. Проміжне положення сеймурієподібних між типовими стегоцефалами і рептиліями було показане у працях палеонтологів А. Н. Бистрова (1944), І. А. Єфремова (1946) та ін. Згідно з даними А. І. Гартман-Вейнберг (1937), вони мали також деякі риси кистеперих риб. Сеймурію і котласію та споріднені з ними форми відносять до підкласу Батрахозаврів (ящероземноводних).

Саме від якихось примітивних сеймурієподібних у ранньому карбоні взяли початок справжні рептилії. Протягом кам'яновугільного періоду у плазунів сформувався цілий комплекс пристосувань, які забезпечили їм та їхнім нащадкам повністю наземне існування. Важливим пристосуванням, яке зробило можливими інші суттєві зміни в організації, був розвиток ефективного механізму вентиляції легень за рахунок грудної клітки. Це витіснило шкірне дихання, яке у земноводних є необхідним доповненням легеневого. У шкірі плазунів стало можливим посилення зроговіння епідермісу, який захищає організм від втрат вологи. Після цього плазуни могли заселити практично будь-які місця, включаючи і безводні пустелі. Цьому сприяв також розвиток метанефричної нирки і механізму зворотного всмоктування води із сечі, що дозволило виводити з організму максимально концентровані екскрети. Одночасно у рептилій сформувався другий комплекс пристосувань, які позбавили їх зв'язку з водоймами під час розмноження. Це – поява внутрішнього запліднення; формування великих яєць із запасом поживних речовин; утворення щільних яйцевих оболонок, які захищають яйце на суші від обезводнення і механічних пошкоджень;

виникнення особливих зародкових оболонок (амніону, серози і алантоїса), які створюють сприятливе середовище для розвитку зародка (рис. 33).

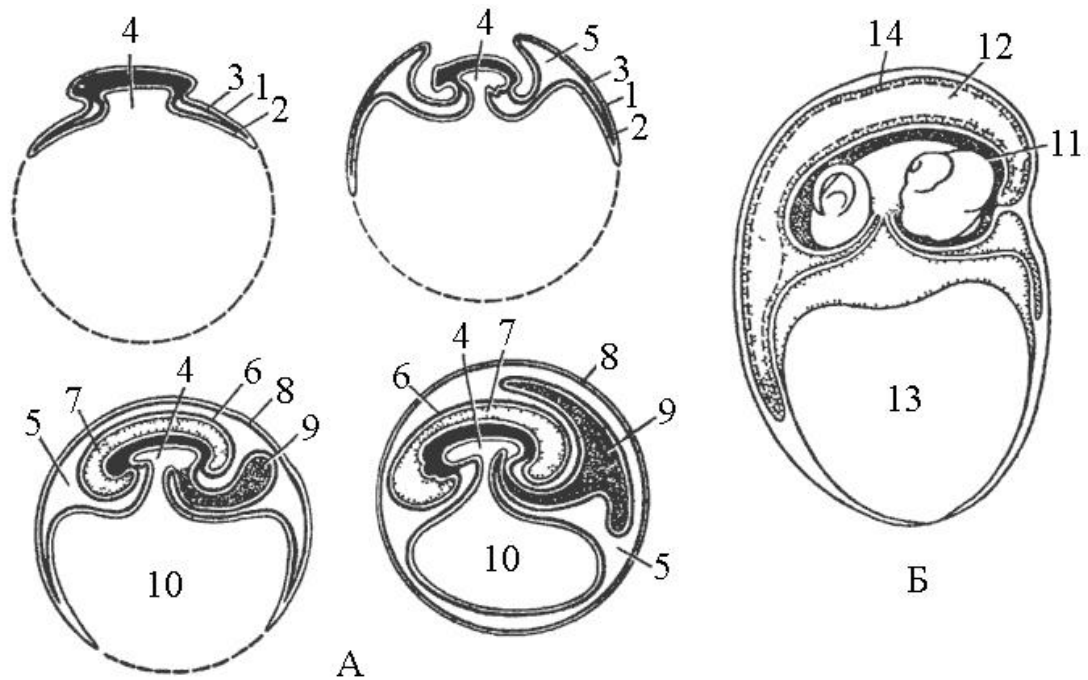


Рис. 33. Послідовні стадії розвитку зародкових оболонок у амніот (А) і зародок ящірки (Б): 1 – ектодерма, 2 – ентодерма, 3 – мезодерма, 4 – порожнина кишечника, 5 – позазародкова порожнина тіла, 6 – амніон, 7 – амніотична порожнина, заповнена амніотичною рідиною, в якій плаває зародок, 8 – сероза, 9 – алантоїс, 10 – жовтковий мішок, 11 – амніон, 12 – алантоїс, 13 – жовток, 14 – сероза.

Коли саме сформувалися такі особливості розмноження, характерні для амніот, точно не відомо. Вважають, що це, напевно, відбулося в карбоні при становленні котилозаврів (Cotylosauria), які є найдавнішими і найпримітивнішими плазунами (рис. 34). Назва котилозавр підкреслює характерну особливість черепа цих тварин (з грецького *kotylos* – кубок). Череп захищав голову суцільним кістковим панцирем зверху і з боків, як і в стегоцефалів, але панцир був більш високим і вузьким (зверху нагадував чашу або кубок). Наявність нових місць існування і кормів доступних на суші привели до урізноманітнення плазунів.

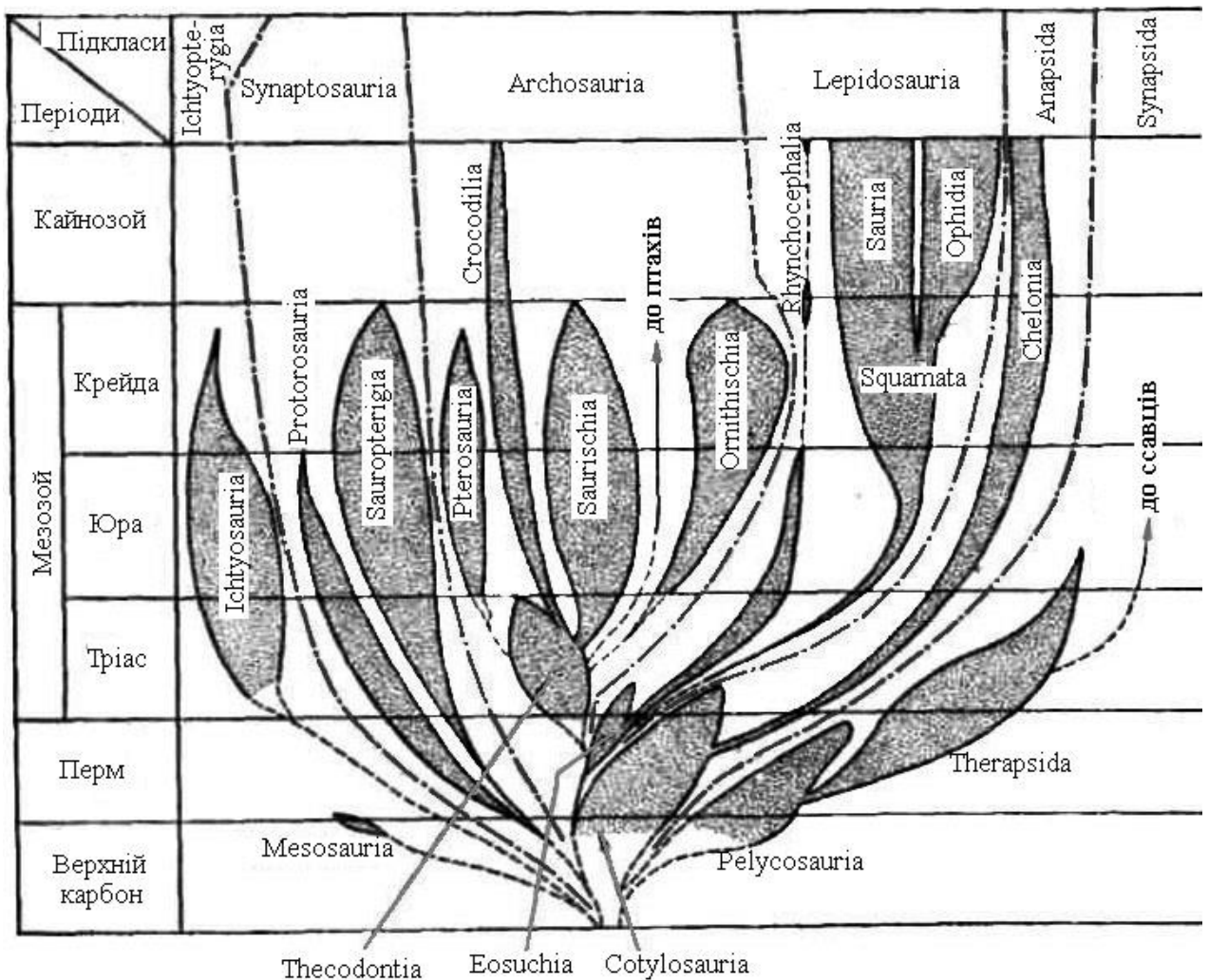


Рис. 34. Схема філогенетичного дерева плазунів (за Ромером зі змінами)

Адаптивна радіація цієї групи відбувалася активно вкінці карбону і в пермському періоді. Це пояснюється ще і тим, що у пізньому карбоні – на початку пермського періоду відбулося герцинське горотворення, клімат став сухішим, зростала кількість сухих біотопів. Все це сприяло розвитку справжніх наземних хребетних. Плазуни кінця палеозою були різноманітними, це були і дрібні форми, подібні до ящірок, і великі тварини (до 3 м). Найбільшими серед котилозаврів були рослиноїдні парейзаври, відомі з пермських відкладів Європи і Африки. Ці тварини досягали великих розмірів (3 м), мали широке масивне тіло, крупний важкий череп із дуже малою порожниною для головного мозку (рис. 35). По боках черепа виступали назад і в сторони товсті горбисті, часом навіть рогаті кісткові

пластини – «щокі» (щокаті ящери). Парейзаври були неповороткими і повільними, живилися соковитими рослинами, жили, напевно, по берегах водойм і боліт, охоче заходили у воду і за способом життя були своєрідними «палеозойськими бегемотами».

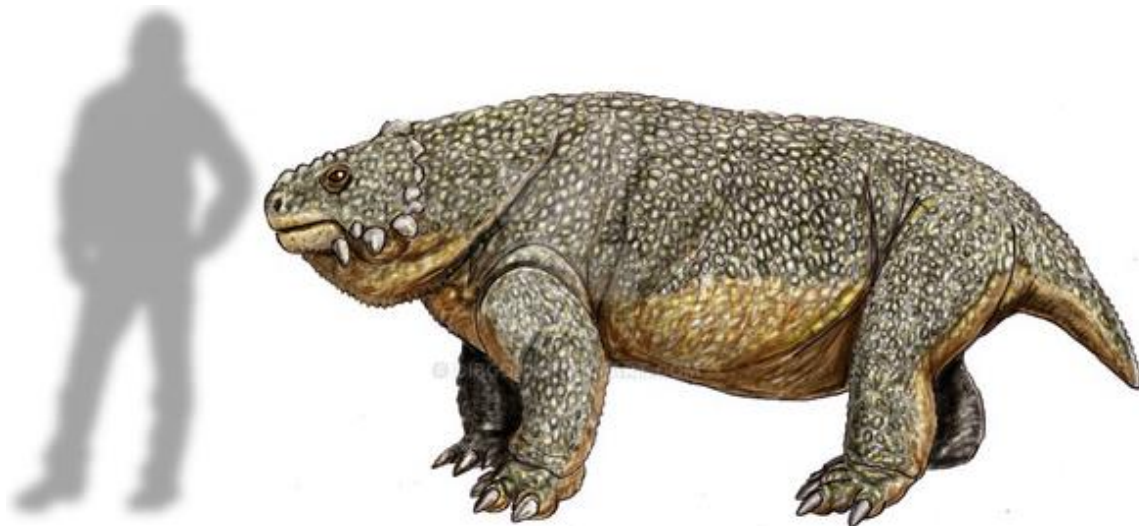


Рис. 35. Парейзавр – найбільший з котилозаврів.

Котилозаври, досягнувши розквіту в пермський період, вимерли на початку тріасу. У пермському періоді від них взяли початок черепахи, які є єдиними їхніми прямими нащадками, що залишилися до наших днів.

Котилозаврів і черепах об'єднують у групу Anapsida (анапсиди). Мезозойські черепахи були сухопутними і ріючими, згодом окремі групи вторинно перейшли до напівводного і водного способу життя.

Еволюція рептилій була зумовлена їх мінливістю у зв'язку з впливом різноманітних умов життя, з якими вони стикалися. Вони стали більш рухливі, скелет легшим і міцнішим. Пристосування до споживання різної їжі привело до удосконалення способів її добування. Все це сприяло виникненню прогресивних морфологічних змін у будові кінцівок, осьового скелету, черепа. Зовнішній кістковий панцир у черепі став поступово редукуватися, оскільки це стримувало прогресивний розвиток щелепної мускулатури, яка розміщувалася між черепною коробкою і зовнішнім кістковим панцирем. При цьому редукція відбувалася у різних філогенетичних гілках плазунів різними шляхами. В одних плазунів виникли

два отвори у скроневої ділянці панцира – бічна і верхня скронева ямки. У результаті утворилися два кісткові містки: один розміщений під бічною скроневою ямкою (нижня вилична дуга, утворена виличною і квадратно-виличною кістками) і другий, що розділяв бічну і верхню скронева ямки одну від другої (верхня вилична дуга, утворена задньоочною і лускатою кістками). Так сформувався діапсидний тип черепа, легка і ажурна конструкція якого дозволила удосконалити кінетизм (рухливість) верхньої щелепи і деяких, пов'язаних із нею кісток. Пізніше у рептилій із діапсидним черепом розвинулися нові високоефективні форми кінетизму, які зіграли велику роль в адаптаціях цих тварин. Давні діапсидні рептилії належали до підкласів лепідозаври (Lepidosauria) і архозаври (Archosauria).

В інших плазунів у скроневої ділянці сформувалася одна ямка і один кістковий місток, до складу якого увійшли кістки з верхньої і нижньої виличної дуг (верхньощелепна кістка – вилична – квадратно вилична – луската). Таким чином ця одна вилична дуга є змішана. Такого типу череп називають синапсидним. Цих рептилій відносять до підкласу Synapsida. До них належали звіроподібні рептилії, які почали особливу гілку розвитку плазунів, що привела до появи ссавців.

Отже, вкінці палеозою (верхній карбон – перм) у наземних біоценозах були поширені справжні наземні хребетні – плазуни, предковою групою яких були котилозаври. Від них взяли початок різноманітні гілки комахоїдних, рослиноїдних, хижих плазунів, які зайняли різні біотопи, в тому числі і водні.

Для групи тварин, формування якої було тісно пов'язане з освоєнням суші, видається дещо дивним, що ряд філетичних ліній плазунів повернулися у водойми і стали напівводними, а то і справжніми водними тваринами. Такими були мезозаври (Mesosauria). Вони жили у воді, мали довгі вузькі щелепи з чисельними тонкими і гострими зубами, добре пристосованими для захоплення здобичі у воді. Кінцівки були перетворені в ласти. Розміри цих тварин сягали до 1 м. Залишки мезозаврів знайдені у Південній Африці і Бразилії. Вимерли вони на початку пермського періоду.

Водні рептилії були надзвичайно різноманітні та широко розповсюджені і в мезозої. Одні з них жили на мілководді в прибережній смузі, і напевно зберігали зв'язок із сушею. Інші стали жителями відкритих морських просторів і ніколи не виходили на берег.

Із мілководними біотопами були пов'язані завроптеригії (Sauropterygia). Ці тварини мали широкий масивний тулуб обтічної форми, довгу і тонку шию (до 70 хребців) з невеликою головою. Тулуб закінчувався довгим стиснутим із боків веслоподібним хвостом. У більш спеціалізованих морських завроптеригій – плезіозаврів, кінцівки мали вигляд широких добре розвинутих ластів, з допомогою яких вони рухалися у воді (рис. 36). Ласти вони могли використовувати і на суші, коли ці плазуни виповзали на прибережні відмілини для відкладання яєць, як це роблять сучасні морські черепахи. Але переміщатися на суші їм було дуже важко через великі розміри (юрські і крейдові види сягали 12-16 м). Їжею завроптеригіям служили різні риби і головоногі молюски (амоніти, белемніти). Вони ловили переважно невелику здобич. У пізньоярський час з'явилися великі пліозаври, які мали масивний череп (до 3 м) із гострими зубами (до 10 см довжиною). Ці морські хижаки могли нападати на великих глибоководних



Рис. 36. Плезіозавр

головоногих молюсків і навіть на дрібніших плезіозаврів та інших морських рептилій.

Близькими до завроптеригій були плакодонти – ще одна група морських плазунів тріасу. Одні із них нагадували сучасних морських черепах і навіть мали панцир із шкірних скостенінь, інші – сучасних морських ссавців

(дюгонів і ламантинів). Зуби плакодонтів мали форму широких міцних пластин і слугували, напевно, для роздавлювання черепашок молюсків і панцирів ракоподібних.

Найбільш досконалыми плавцями серед морських рептилій були іхтіозаври (підклас *Ichthyopterygia*) (рис. 37). Їхню назву можна перекласти як «рибоящери», що підкреслює зовнішню подібність цих тварин із рибами. Справді, тіло іхтіозаврів мало рибоподібну форму, ідеально пристосовану для швидкого плавання (як сучасні дельфіни серед китоподібних, з якими іхтіозаври дуже подібні, більше, ніж із рибами).



Рис. 37. Іхтіозавр

Розміри іхтіозаврів були переважно 3-5 м, деякі види досягали 13 м. Череп нагадував череп дельфінів, із великими орбітами, довгою вузькою мордою і такими ж щелепами з чисельними гострими тонкими зубами. Плавали вони за допомогою великого дволопатевого хвостового плавця, розміщеного вертикально. Спинний плавець служив стабілізатором руху. Парні кінцівки були перетворені в ласти (із більшою кількістю фаланг, а часом і з більшою кількістю пальців).

Припускають, що іхтіозаври були живородячі. Про це свідчать знахідки палеонтологів: були виявлені скелети великих особин (напевно самок), всередині яких знаходились скелети маленьких іхтіозаврів.

Цікаво, що разом із скелетами іхтіозаврів були виявлені шматки фосилізованої шкіри, причому збереглися пігментні гранули. Досліджуючи ці

залишки, М. Уайтієр (1956) прийшла до висновку, що іхтіозаври мали темнокоричневе забарвлення. Дослідження фосилізованих залишків вмісту шлунка деяких іхтіозаврів дозволяють стверджувати, що вони живилися головоногими моллюсками і рибами, тобто в морських біоценозах мезозою вони займали в екологічному відношенні місце сучасних дельфінів. Пристосування до подібного способу життя у водному середовищі привело до значної конвергентної подібності іхтіозаврів і дельфінів.

Ці тварини відомі з тріасу, їхні прямі предкові форми не виявлені. Походження таких спеціалізованих форм серед рептилій як завроптерігії, плакодонти, іхтіозаври досі залишається дискусійним. Всі ці тварини вимерли до кінця мезозою, не залишивши потомків.

Різноманітними були і наземні плазуни, представники підкласів лепідозаври і архозаври. У пермських відкладах відомі залишки найдавніших лепідозаврів – еозухій, які мали діапсидний череп. Це були дрібні плазуни, які нагадували ящірок, мали амфіцельні хребці, дрібні зуби на щелепах і піднебінних кістках. Найбільш відомим представником еозухій є янгіна (Youngina). Віддаленим потомком еозухій є новозеландська гатерія – єдиний вид із ряду дзьобоголові (Rhynchocephalia), який дожив до наших днів. Дзьобоголові взяли початок від якихось еозухій на початку тріасу.

Вкінці пермського періоду від примітивних лепідозаврів (еозухій чи мілерозаврів) відокремилися ящірки (Lacertilia) – перші лускаті. В ящірок у результаті посилення рухливості верхньої щелепи редукувалася нижня вилична дуга. Ящірки достовірно відомі починаючи з середнього тріасу, але найбільш чисельними і різноманітними вони стали в крейді. У верхній крейді від ящірок відокремилися змії (Ophidia).

Еозухії, до певної міри, були також предками вищих рептилій з підкласу архозаврів. Припускають, що від еозухій вкінці пермського періоду взяла початок вихідна група архозаврів – текодонти, або псевдозухії. Вони нагадували ящірок різних розмірів (від 15 см до 3-5 м), задні кінцівки у них були довші від передніх. Розквіт їх припадає на тріас, в юрському періоді

залишків цих тварин вже не знаходять. Але від них виводять появу різних філогенетичних гілок плазунів, які освоїли різні біотопи.

Одні із них перейшли до напівводного способу життя і вкінці тріасу від них виникли крокодили (Crocodilia). За палеонтологічними матеріалами можна простежити як поступово, особливо вкінці крейди – на початку третинного періоду сформувався тип будови, характерний для сучасних крокодилів (переміщення ніздрів, утворення вторинного кісткового піднебіння, редукція ключиць, формування процельних хребців).

Від текодонтів взяли початок літаючі ящери – птерозаври (Pterosauria), своєрідна група плазунів, які набули здатності до польоту.

У верхньому тріасі від хижих текодонтів, які переміщалися на задніх кінцівках відокремилися ще дві гілки різноманітних і дуже поширених плазунів під назвою динозаври («страшні ящери») (рис. 38). Найбільш поширеним є поділ цих тварин на два ряди: ящеротазові (Saurischia) і птахотазові (Ornithischia). Ці групи відрізнялися деталями будови таза: у птахотазових лобкова кістка мала особливий відросток, який тягнувся назад під сідничною кісткою, а в ящеротазових такого відростка не було.

Протягом юрського і крейдового періодів динозаври домінували серед наземних тварин, вони заселяли всі можливі біотопи і дали неймовірну різноманітність форм. Серед них були тварини від розмірів кролика до гігантів масою 30-50 тон.

Значна частина ящеротазових динозаврів – це хижаки, які переміщалися на задніх кінцівках (противагою слугував тяжкий хвіст), а передні кінцівки у них були короткі, часто рудиментарні. Це група теропод (Theropoda), які у мезозої зайняли місце синапсидних хижих рептилій пермського періоду. Більш примітивними серед них були целурозаври, як, наприклад, струтіоміми – дрібні рухливі форми з довгими передніми кінцівками, які допомагали їм у ловлі здобичі. Великими хижаками серед теропод були карнозаври (мегалозаври, дейноданти). Деякі із цих тварин досягали у довжину 12-14 м. Таким був тиранозавр із півтораметровим

черепом, озброєним гострими, вигнутими зубами з пилчастими краями (10-15 см). Череп знаходився на висоті 4-6 м. Маса тиранозавра сягала 2 тон. Передні кінцівки у цих гігантів редукувалися до маленьких придатків з 2-3 пальцями. Надзвичайно рухливим хижаком був цератозавр, довжина тіла якого сягала 10-15 м, він мав міцні зуби і кігті на пальцях задніх кінцівок.

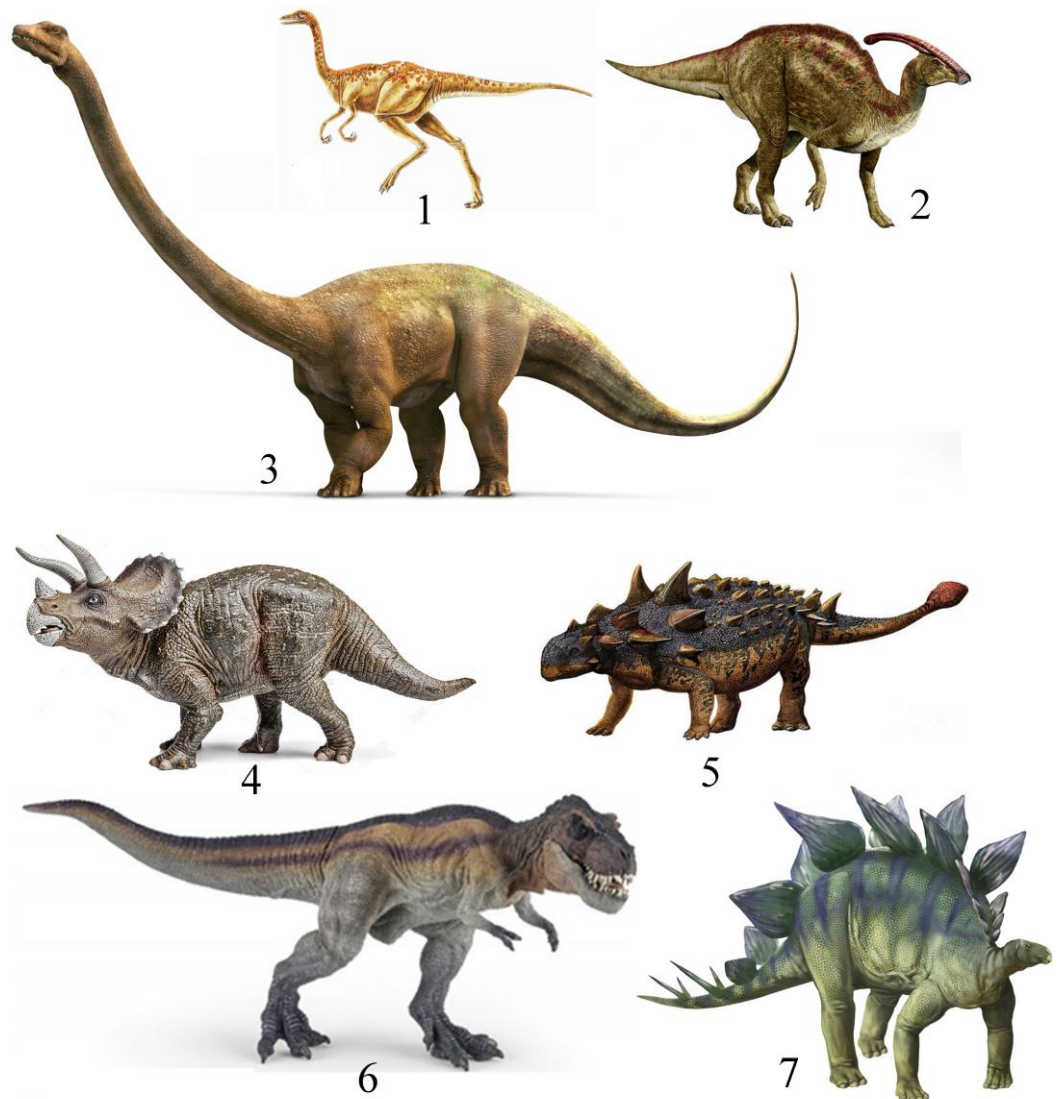


Рис. 38. Різноманіття динозаврів: 1 – струтіомім, 2 – паразауролоф, 3 – диплодок, 4 – трицератопс, 5 – сколозавр, 6 – тиранозавр, 7 – стегозавр.

Частина ящеротазових перейшла до живлення рослинною їжею. Це динозаври із групи завропод (Sauropoda), які були найбільшими із четвероногих тварин, які коли-небудь жили на Землі. Наприклад, диплодок сягав у довжину 25-30 м при висоті у ділянці середини спини 4 м, маса його становила близько 30 тон. Він переміщався на двох парах кінцівок, мав

довгий хвіст і довгу шию з маленькою головою. Брахіозавр важив 50 тон, у довжину сягав 24-26 м. У нього були стовпоподібні ноги, маленька голова, товста довга шия. Жили брахіозаври по берегах озер, живилися водною рослинністю. Щодня брахіозавру потрібно було не менше як півтони зеленої маси. Бронтозавр (завдовжки 18 м) був порівняно високий, із височенним горбом на спині та товстим хвостом. Долотоподібні невеликі зуби були густо розміщені на щелепах маленької голови.

Усі птахотазові динозаври були рослиноїдними тваринами. Серед них були двоногі і чотириногі ящери. Двоногі птахотазові динозаври (Ornithopoda) мали різні розміри – від 1 до 15 м, а їх маса могла сягати до 5 тон. Серед них були наземні і напівводні форми з різноманітними пропорціями тіла і зовнішнім виглядом. Представники наземних груп – це псітакозаври, або «ящери-папуги» та ігуанодони. У пізньокрейдових орнітопод – гідрозаврів (їх ще називають качконосими динозаврами за форму передньої частини щелепи без зубів і одягнуту роговим «качиним» дзьобом, як, наприклад, у паразауролафа) між пальцями передніх і задніх кінцівок були плавальні перетинки.

Серед четвероногих птахотазових динозаврів своєрідним виглядом вирізнялися стегозаври. Ці великі тварини (завдовжки 6-9 м) з маленькою головою, позаду якої горбилася спина високою крутою дугою. Задні кінцівки були у два рази довші ніж передні, тому задня частина тулуба була припіднята. На спині ці динозаври мали захисні пристосування у вигляді двох рядів великих кісткових пластин, розміщених вертикально і занурених у товсту шкіру тварини. На міцному хвості стирчали гострі кісткові шипи.

Протягом усього крейдового періоду існували анкілозаври (або ящеританки). Анкілозаври мали довжину 3,5-5 м при середній масі 3,7 тон. У них було широке приземисте тіло, короткі товсті ноги. Спинна частина тіла була вкрита кістковим панцирем, утвореним пластинами з шипами. Поширеними серед анкілозаврів були сколозаври.

У пізній крейді були поширені представники ще однієї групи четвероногих птахотазових динозаврів, які отримали назву рогаті динозаври, або цератопси. Захисні пристосування цератопсів включали міцний кістковий «комір», утворений розростанням назад тім'яних і лускатих кісток, який закривав шию зверху і збоку. Крім того, на морді і над очима були розміщені міцні і гострі роги, як наприклад у трицератопса. Трицератопс мав міцний ріг на носі і два роги над очима. Ці пристосування дозволяли їм успішно захищатися від хижаків.

Питання для самоконтролю:

1. Ароморфози, які привели до формування амніот.
2. Котилозаври як перші справжні плазуни.
3. Різноманітність викопних плазунів палеозою.
4. Водні і напівводяні рептилії мезозою.
5. Різноманітність викопних архозаврів.
6. Птерозаври – літаючі рептилії мезозою.
7. Особливості організації та різноманіття ящеротазових динозаврів.
8. Особливості організації та різноманіття птахотазових динозаврів.
9. Предкові групи сучасних рептилій.

Практична робота № 11

Тема: Еволюція польоту

Мета: Ознайомитися із філогенією польоту у різних груп тварин фанерозою.

Обладнання: таблиці, схеми, методичні рекомендації.

Завдання:

1. Розглянути і зарисувати відбиток палеодіктіоптера (*Palaeodictyoptera*) – представника вищих комах із відкладів кам'яновугільного періоду.
2. Розглянути на схемах і зарисувати зовнішній вигляд птерозаврів мезозою.

3. Розглянути на схемі відбиток стародавнього пернатого – археоптерикса та його реконструкцію. У зошиті вказати у будові археоптерикса ознаки рептилій та птахів.
4. Розглянути і зарисувати будову крила викопних рукокрилих на прикладі ікароніктериса.

Теоретичні відомості

Першими наземними організмами, які літали були крилаті комахи (Pterygota). Вони відомі із відкладів кам'яновугільного періоду. Предки крилатих комах, мабуть, лазили по стовбурах і в кронах дерев. Для полегшення планерування при падінні і стрибках у цих тварин на грудних сегментах розташовувалися бокові ущільнені вирости стінки тіла. Із таких нерухомих придатків у процесі тривалої еволюції сформувався досконалий літальний апарат. Спочатку крила були на всіх трьох сегментах грудей, причому перша пара ще зберігала примітивну будову у вигляді нерухомих площин, як, наприклад, у палеодіктіоптери (рис. 39). У більшості комах ця передня пара крил була втрачена. До кінця карбону вже існували різноманітні групи літаючих комах: одноденки, бабки, таргани, прямокрилі, рівнокрилі, скорпіонові мухи. Одноденки і бабки, які дожили до наших днів, зберегли давню форму крил, які не складаються у стані спокою і залишаються розставленими в боки. Здатність складати крила вздовж тіла, згинаючи їх при основі, розвинулася до кінця кам'яновугільного періоду.

Найменші з відомих викопних комах були завдовжки 3 см, розмах крил у найбільших (наприклад, у стенодіктії) досягав 70 см, а у давньої бабки меганеври – метра. Тіло меганеври мало 21 сегмент, із яких 6 утворювали голову, 3 – груди з двома парами крил, 11 – черевце, кінцевий сегмент якого був схожий на шилоподібне продовження хвостового відділу трилобітів. Численні пари кінцівок були почленовані, за допомогою яуих комаха ходила і плавала. Молоді меганеври жили у воді, і, проходячи ряд линьок, перетворювалися на імаго, які населяли повітряно-наземне середовище.

Меганеври мали міцні щелепи і складні очі. Більшість стародавніх комах вели наземний спосіб життя лише на стадії імаго.

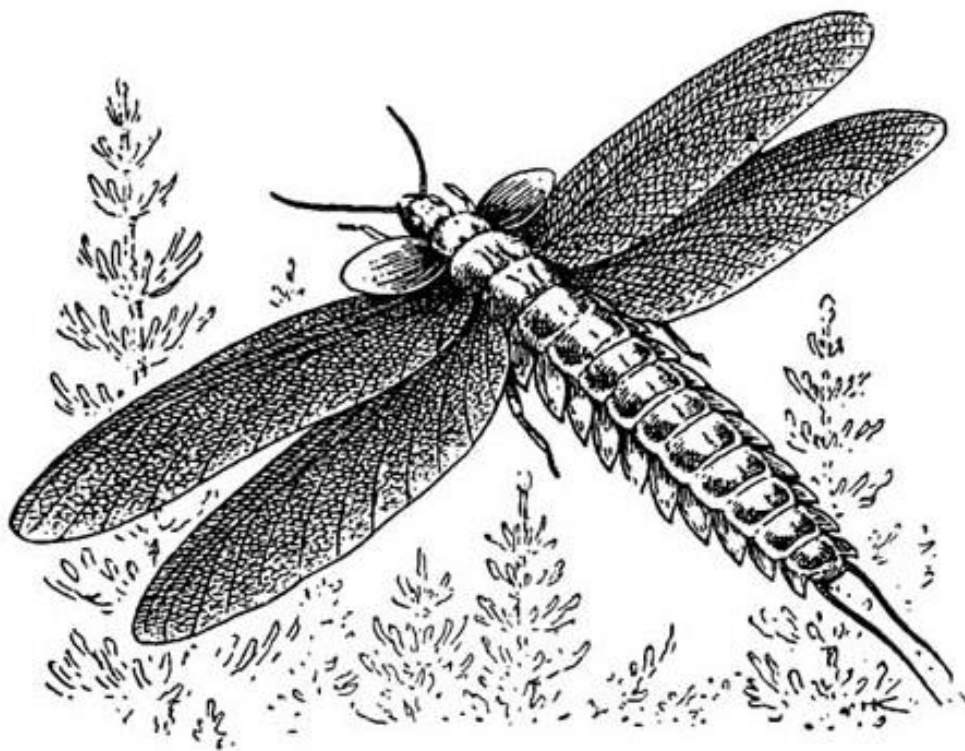


Рис. 39. Реконструкція палеодіктіоптери

Політ дає багато переваг, головна з яких – мобільність, хоча і потребує великих затрат енергії. У лісовій рослинності карбону комахи мали достатньо їжі. Ротовий апарат більшості палеозойських видів був пристосований до руйнування оболонки рослин і висмоктування соку, який складав основу кормового раціону. Ці комахи, у свою чергу, були об'єктами полювання для хижих комах, наприклад бабок.

У палеозої комахи були єдиними літаючими тваринами. У палеонтологічному літописі літаючі хребетні невідомі до тріасового періоду – часу появи літаючих плазунів.

Серед найбільш давніх ящірок декілька мали досить цікаві форми. Наприклад, ікарозавр із Нью-Джерсі – звичайна ящірка пізньотріасового періоду із довгими ребрами, які стирчали в сторони замість того, щоб згинатися вниз до стінки грудної клітки (рис. 40). При повному випрямленні твариною ребер у сторони шкіра, яка їх покривала, натягувалася і

утворювалося своєрідне крило. М'язи і зв'язки між ребрами могли точно і вправно управляти несучою поверхнею цього крила. Під час відпочинку ящірка могла повертати ребра в суглобах і складати їх із другої сторони тіла. Розміри літаючих ящірок тріасу не перевищували розмірів білки. Ікарозаври, крім того, мали добре розвинуті кінцівки, з допомогою яких вони могли ходити по землі, лазити, ощупувати предмети і маніпулювати ними. Вважають, що літаючі ящірки були не менш різноманітні, ніж птерозаври, які з'явилися пізніше. Нащадків ці форми не залишили.

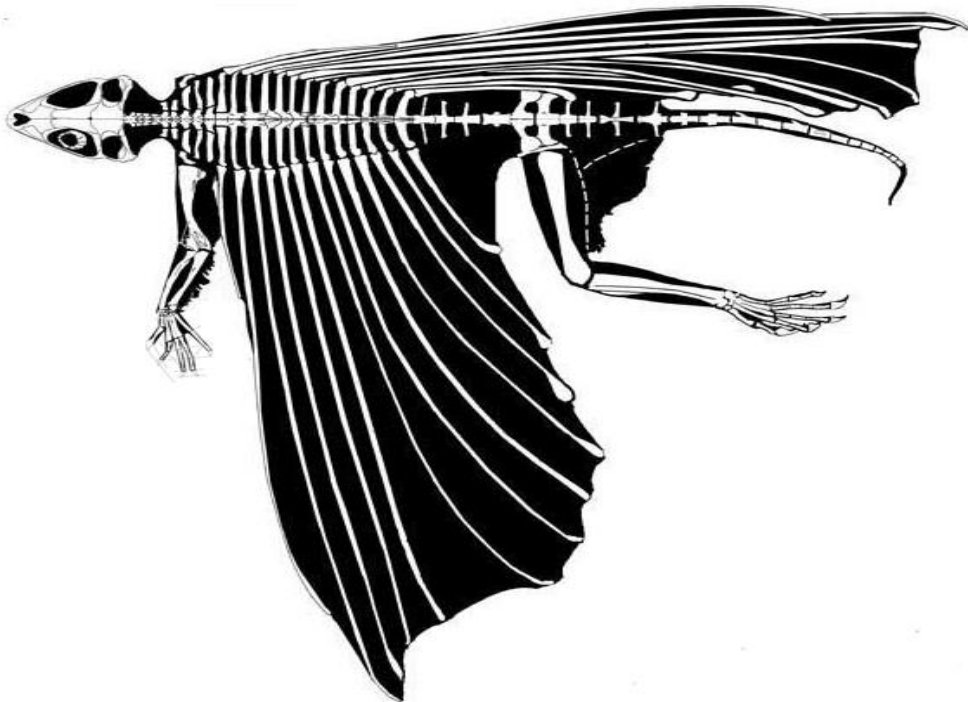


Рис. 40. Скелет ікарозавра

Птерозаври, або птеродактилі – найбільш відомі літаючі рептилії, які з'явилися на початку юрського періоду (рис. 41). Їхніми предками були, мабуть, вимерлі давні плазуни текодонти (псевдозухії).

Крила птерозаврів були утворені складками шкіри, натягнутими між боками тіла і передніми та задніми кінцівками. Особливо видовженим був четвертий палець. Три інших пальці передньої кінцівки були вільними, мали кігті, знаходилися на згині крила і тварини їх могли використовувати при лазінні.

У птерозаврів скелет характеризувався значною міцністю і легкістю, багато кісток були пневматичними, грудина мала розвинений кіль для прикріплення літальних м'язів. Ці і ряд інших ознак конвергентно зближують птерозаврів із птахами і летючими мишами, однак, пристосування до польоту виникли незалежно у цих трьох груп хребетних тварин.

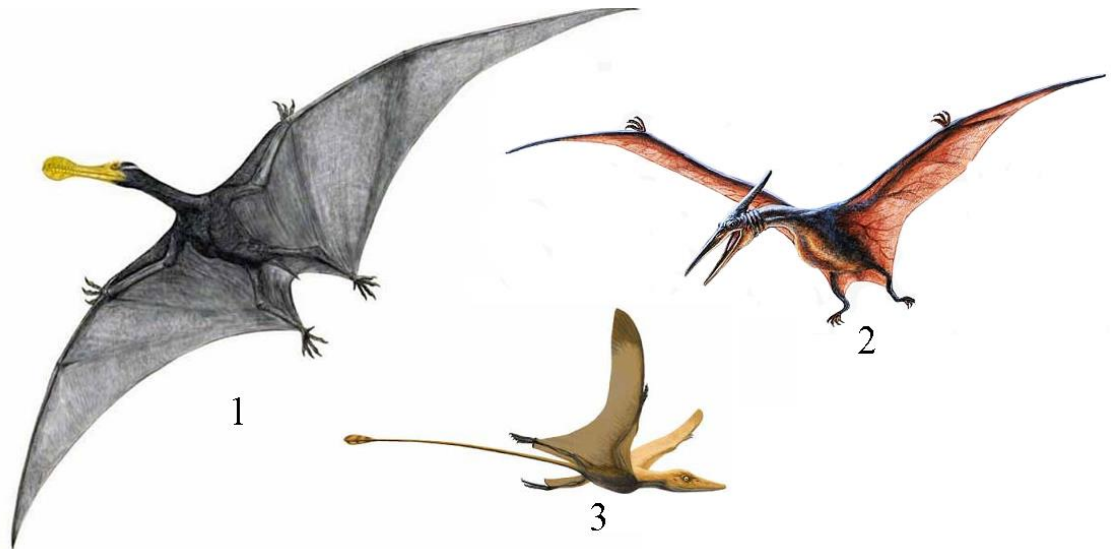


Рис. 41. Вимерлі літаючі плазуни – птерозаври: 1 – орнітохейрус, 2 – птеранодон, 3 – преондактиль.

На видовжених щелепах у примітивних птерозаврів були зуби, більш високоорганізовані представники цієї групи їх втратили і мали роговий дзьоб. Головний мозок теж мав ряд ознак, подібних до головного мозку птахів: великі півкулі переднього мозку, великий мозочок, редуковані нюхові доли. Тіло птерозаврів було покрите тонкими волосоподібними придатками, які збереглися на відбитках в тонкозернистих породах.

Більш примітивними літаючими ящерами були юрські рамфоринхи, які мали довгий хвіст і добре розвинуті зуби. У пізньоюрський час з'явилися птеродактилі, у яких хвіст був редукований. Птеродактилі жили великими зграями по берегах лагун пізньоюрських морів. Щоб злетіти, вони мусили зістрибувати з дерев або скель. Полювали вдень, живилися головним чином рибою, іноді морськими ліліями, молюсками, комахами. Рамфоринхи могли злітати із землі, вони жили по берегах річок, озер і морів, живилися комахами і рибою.

Птерозаври були різними за розмірами тіла, крил, характером польоту і способу живлення. Серед них були види розміром із горобця, і літаючі гіганти з розмахом крил 7-8 м. Такі крила були у пізньокрейдового птеранодона, маса тіла якого досягала 18-25 кг. Череп цього літаючого гіганта мав потиличний гребінь, який стирчав далеко назад, при цьому загальна довжина черепа від кінця гребеня до переднього кінця беззубих щелеп досягала 2 м.

Птерозаври жили тільки у мезозойську еру, вимерли вкінці крейди, не залишивши нащадків.

Від давньої групи архозаврів – псевдозухій, або текодонтів взяли свій початок і птахи (Aves), але птахи і птерозаври – це дві самостійні гілки еволюції.

Плазуни, від яких походять птахи були дрібними, за зовнішнім виглядом нагадували ящірок і вели наземний спосіб життя. Використовували біпедальне (двоноге) переміщення. В окремих видів задні кінцівки були трохи довшими за передні і під час швидкого бігу тварини, очевидно спиралися на землю тільки задніми кінцівками. Під час лазіння по деревах і стрибках із гілки на гілку важливими були пристосування, які дозволяли їм планерувати в повітрі, подовжуючи стрибок. У птахів таким пристосуванням стало виникнення пір'я, що являло собою ускладнену модифікацію рогових лусок, характерних для всіх плазунів. Вважають, що пір'я сформувалося у результаті розростання рогових лусок, розміщених по боках тіла і хвоста, по задньому краю кінцівок. Швидше за все, пір'я спочатку розвивалося як пристосування до теплоізоляції (цю функцію воно зберігає і в сучасних птахів). Удосконалення цієї первинної функції, що супроводжувалося розростанням пір'я і ускладненням його структури, створило передумови для використання його у формуванні несучої поверхні крил, спочатку для планерування, а потім і для активного польоту з помахами крил.

Палеонтологи вважають, що птахи відокремилися від рептилій вкінці тріасу – на початку юри (190-70 млн. р. тому).

Викопних залишків найдавніших птахів цього періоду поки що не знайдено. Скелет давньої пернатої тварини знайшли у 1861 р. у сланцевих піщаниках – відкладах мілководної затоки юрського моря на території Баварії (у Золенгофені). Цю тварину назвали археоптериксом – стародавнім пернатим, яке мало пір'я і крила (рис. 42). В організації археоптерикса поєднуються з одного боку риси птахів, з іншого – плазунів.

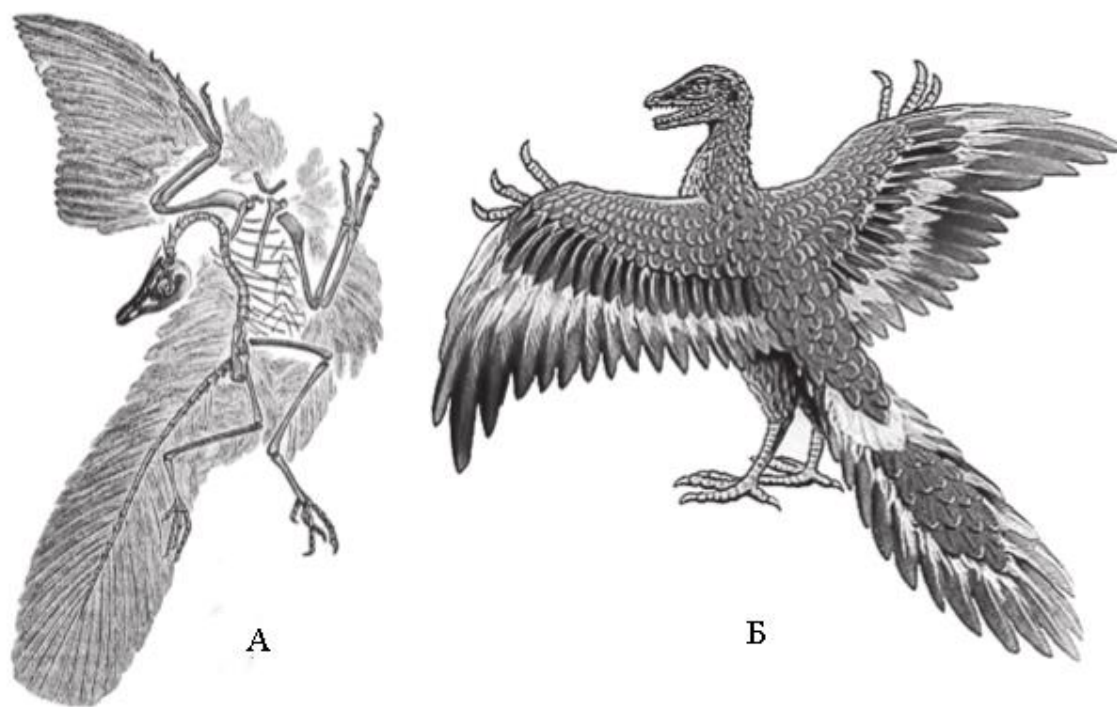


Рис. 42. Археоптерикс: А – відбиток, Б – реконструкція.

По відбитках на сланці можна чітко сказати, що тіло першоптаха було покрите справжнім пір'ям. Великі махові пера формували несучу поверхню крила. Ключиці були зрощені у «вилочку», як у сучасних птахів; лопатка шаблеподібна. Мозкова коробка була більшою порівняно з такою типових плазунів і головний мозок за рядом ознак нагадував пташиний. Задня кінцівка пташиного типу, але з примітивними ознаками. Складні крижі були розвинуті слабо.

Разом з тим археоптерикс мав і рептильні ознаки будови: наявність зубів на щелепах, грудина як у плазунів – без кіля, довгий хвіст – у хвостовому відділі хребта налічувалося до 20 хребців. До хребців прикріплювалися парні рульові пера. За цією ознакою археоптерикса

відносять до підкласу ящерохвостих птахів. Хребці амфіцельні; передня кінцівка закінчувалася трьома довгими вільними пальцями з кігтями.

Незважаючи на таку спорідненість із плазунами, археоптерикс, без сумніву, був птахом. Правда досконалого польоту у цих тварин ще не було. Вони мали здатність перелітати з гілки на гілку на невеликі відстані, при переміщенні на деревах використовували добре розвинуті пальці крил. Їхні сучасники – птерозаври – мали значно досконаліший політ.

Сучасні і всі інші відомі викопні птахи належать до підкласу справжніх, або віялохвостих птахів. У них хвостовий відділ різко вкорочується і останні хребці зливаються у пігостиль, до якого приєднуються рульові пера (віялом).

Із крейдових відкладів відомі «зубаті» птахи, які належать до рядів гесперорнісів та іхтіорнісів. Вони мали ще ряд примітивних рис організації. Головний мозок був відносно невеликий, на щелепах сиділи дрібні гострі зуби, у деяких видів хребці залишалися амфіцельними, а редукція хвостового відділу ще не досягла рівня, характерного для вищих птахів.

Гесперорніси були першими серед птахів водоплавними формами, які втратили здатність до польоту, оскільки крила були сильно редуковані. Це великі птахи, до 1 м завдовжки. Вони пірнали, плавали за допомогою задніх кінцівок. Загалом за зовнішнім виглядом нагадували сучасних гагароподібних.

Іхтіорніси – птахи розміром із голуба. Скелет крила у них – типово пташиний, на грудині добре виражений кіль. Іхтіорніси добре літали. Від сучасних птахів відрізнялися наявністю зубів і маленьким об'ємом мозкової коробки.

З удосконаленням польоту, розвитком гомойотермії й ускладненням головного мозку птахи поступово ставали серйозними конкурентами літаючим ящерам. У другій половині крейдового періоду відбувалася інтенсивна адаптивна радіація віялохвостих птахів, у результаті якої виникли

більшість сучасних рядів. Це було пов'язано з бурхливою еволюцією покритонасінних і комах.

Розвиток здатності до польоту у хребетних тварин завершився формуванням крил у летючих мишей (рис. 43). Їхнє крило – це тонка шкірна мембрана натягнута між передньою кінцівкою, тілом і задньою кінцівкою, пальці кисті витягнуті в'ялом у напрямку до вершини крила. Використовується це крило для активного польоту, а не для планерування. Задні кінцівки розвинуті так, що летюча миша може підвішуватися на карнизі головою вниз. Ці тварини мають також специфічні риси будови таза, які дозволяють невеликому тілу обтічної форми, зручної для польоту, уміщати органи для народження повністю сформованих малят. Виявлені залишки не дають відповіді на питання про предків летючих мишей. Відома на сьогодні викопна летюча миша, виявлена у гірській породі еоцену.

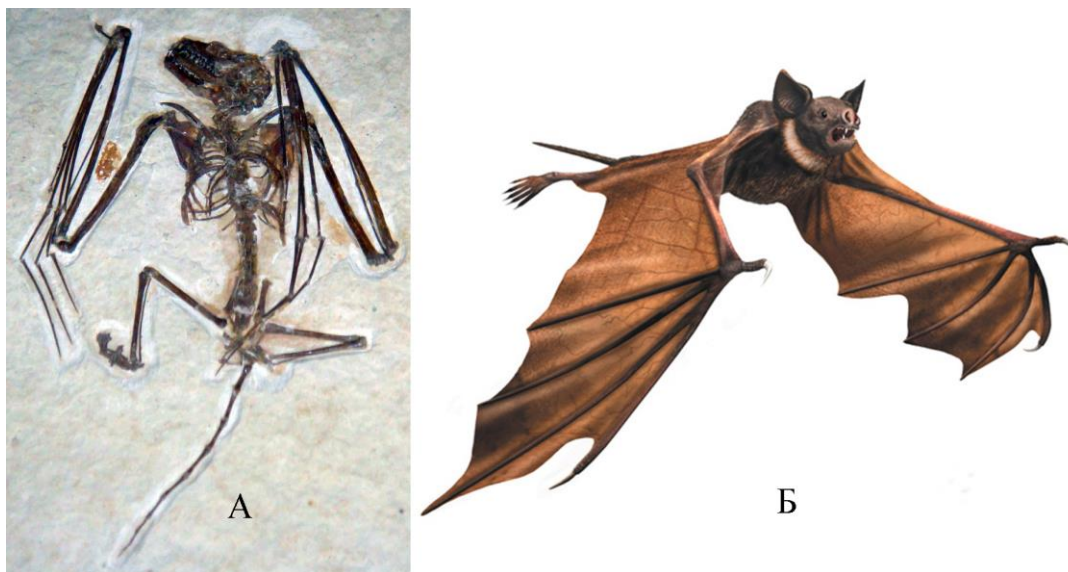


Рис. 43. Ікароніктеріс: А – викопні залишки, Б – реконструкція.

Таким чином, політ як ефективна форма переміщення відомий у різних груп тварин. Протягом багатьох мільйонів років єдиними літаючими істотами були комахи. У мезозої з'явилися різноманітні птерозаври і птахи. З початку кайнозою відомі також літаючі ссавці – рукокрилі.

Питання для самоконтролю:

1. Виявлені вищі комахи палеозою (Pterygota). Будова крила комах.
2. Птерозаври – літаючі ящери у біоценозах мезозою.
3. Походження та еволюція птахів.
4. Археоптерикс як перехідна форма між плазунами і птахами.
5. Розвиток здатності до польоту у ссавців.
6. Екологічні групи деревних і літаючих рецентних риб, амфібій, плазунів.

Практична робота № 12

Тема: Походження та еволюція ссавців

Мета: Ознайомитися з викопними формами синапсидних рептилій – віддалених предків ссавців та розглянути основні напрямки філогенетичних змін ссавців мезозою-кайнозою.

Обладнання: таблиці, схеми, методичні рекомендації.

Завдання:

1. Розглянути на схемах загальний вигляд та скелет звіроподібних рептилій пізнього палеозою. Зарисувати череп ціногнатуса.
2. Розглянути і зарисувати зовнішній вигляд черепа і зубів тригорбкуватих юрських ссавців птілодуса (*Ptilodus*) та амфітеріума (*Amphitherium*).
3. Розглянути і зарисувати схему філогенетичних зв'язків мезозойських ссавців.

Теоретичні відомості

Ссавці походять від виявлених ще у верхньому карбоні тероморфних (звіроподібних) рептилій, які мали ряд примітивних ознак: амфіцельні хребці, рухливі шийні і поперекові ребра, малі розміри головного мозку. У той же час їхні зуби сиділи в альвеолах і почали диференціюватися на різці, ікла і жувальні. У багатьох звіроподібних рептилій було вторинне кісткове піднебіння; у них утворювалося подвійне зчленування нижньої щелепи з

черепом: через зчленівну і квадратну та через зубну і лускату кістки. У зв'язку з цим зубна кістка в нижній щелепі збільшувалася, а квадратна і зчленівна, навпаки, зменшувалися і при цьому остання не приростала. Мешкали ці тварини у вологих біотопах і зберігали багато рис організації амфібій. Цим можна пояснити наявність у ссавців шкіри з численними залозами.

Тривалий час протягом пермського і більшої частини тріасового періодів тероморфні рептилії, утворивши ряд груп рослиноїдних, хижих і всеїдних видів, процвітали у біоценозах суші і вимерли лише в юрському періоді, не витримавши конкуренції з появою прогресивних на той час архозаврів. Дрібні тероморфи, мабуть, були витіснені конкурентами і ворогами у менш сприятливі біотопи (болота, чагарники тощо). Життя в таких умовах вимагало розвитку органів чуттів і ускладнення поведінки, посилення спілкування особин. У цих групах дрібних і менш спеціалізованих звірозубих (теріодонтних) рептилій почалася нова лінія розвитку. Важливо зауважити, що в різних групах тероморфних рептилій незалежно одна від одної (конвергентно) розвивалися ознаки і структури, які пізніше стали характерними для класу ссавців: утворення в носовій порожнині верхньої нюхової раковини, яка забезпечувала нагрівання і зволоження вдихуваного повітря; поява тригорбкових зубів, збільшення великих півкуль переднього мозку, утворення м'яких губ, яке відкривало можливість смоктання молока дитинчатами; виникнення додаткового зчленування нижньої щелепи з черепом, що супроводжувалося редукцією квадратної і зчленівної кісток і т. д. Однак припущення Г. Сімпсона (1945, 1969) про поліфілетичне (від різних груп тероморфних рептилій) походження окремих підкласів ссавців не виправдалося. Можна вважати доведеним, що обидва підкласи ссавців виникли у тріасовому періоді від однієї вихідної групи звіроподібних рептилій із примітивними тригорбковими зубами – хижих цинодонтів (рис. 44, 45).

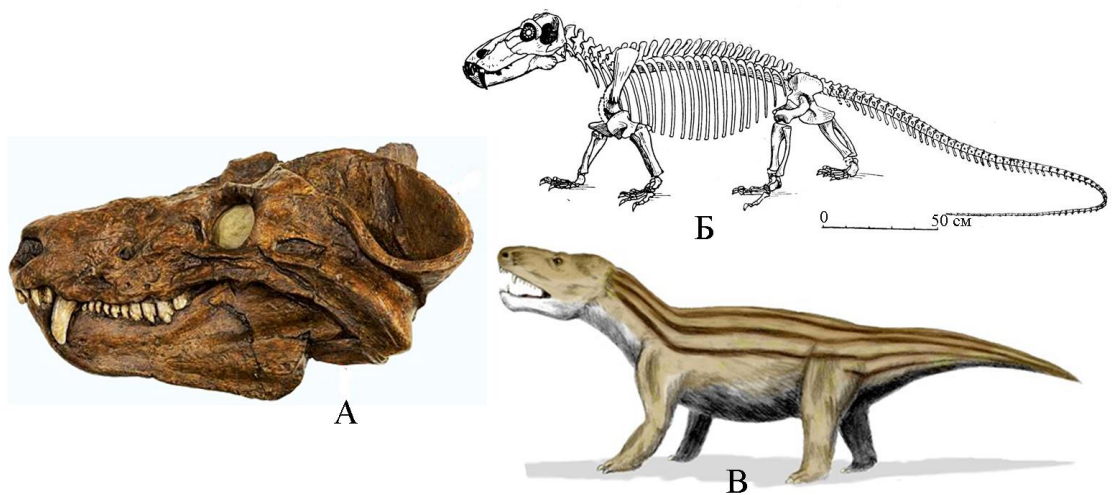


Рис. 44. Ціногнатус: А – скам'янілий череп, Б – скелет, В – реконструкція тіла.

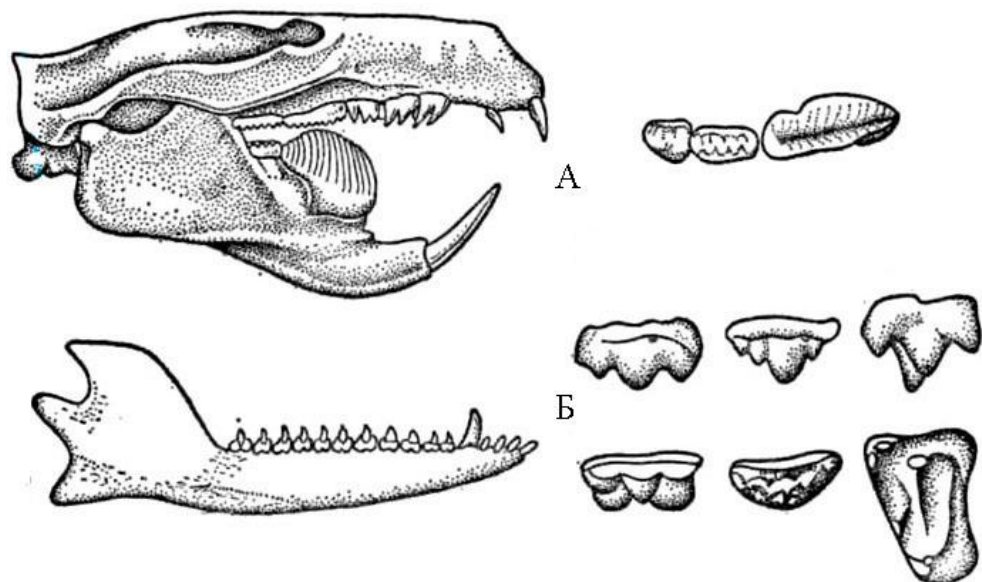


Рис. 45. Череп і зуби юрських ссавців: А – череп і зуби *Ptilodus*, Б – нижня щелепа і зуби *Amphitherium* (тригорбкові).

До цього часу вони вже мали вторинне піднебіння, укріплений щелепний апарат, диференційовану зубну систему і статуру, яка нагадувала ссавців (зокрема, постановку парних кінцівок під тулубом). Мабуть, вони мали діафрагму, що розділяла порожнину тіла, та інші ознаки ссавців. Відомий найдавніший ссавець – ерітротерій – був невеликим, меншим, ніж сучасні щурі. Залишаються незрозумілими шлях і час подальшого становлення і еволюції двох підкласів ссавців.

Верхньотріасові ссавці вже діляться на дві гілки (підкласи), в кожній з яких виникло подвійне зчленування щелеп і неоднаково йшло формування зубної системи і становлення «оклюзії» – тісного змикання зубів верхньої щелепи з нижньою, що збільшує можливість механічної обробки їжі. Перша гілка – підклас першозвірі (*Prototheria*) відома з відкладів тріасового періоду залишками дрібних звірів з тривершинними корінними зубами – *Triconodontia* (рис. 46).

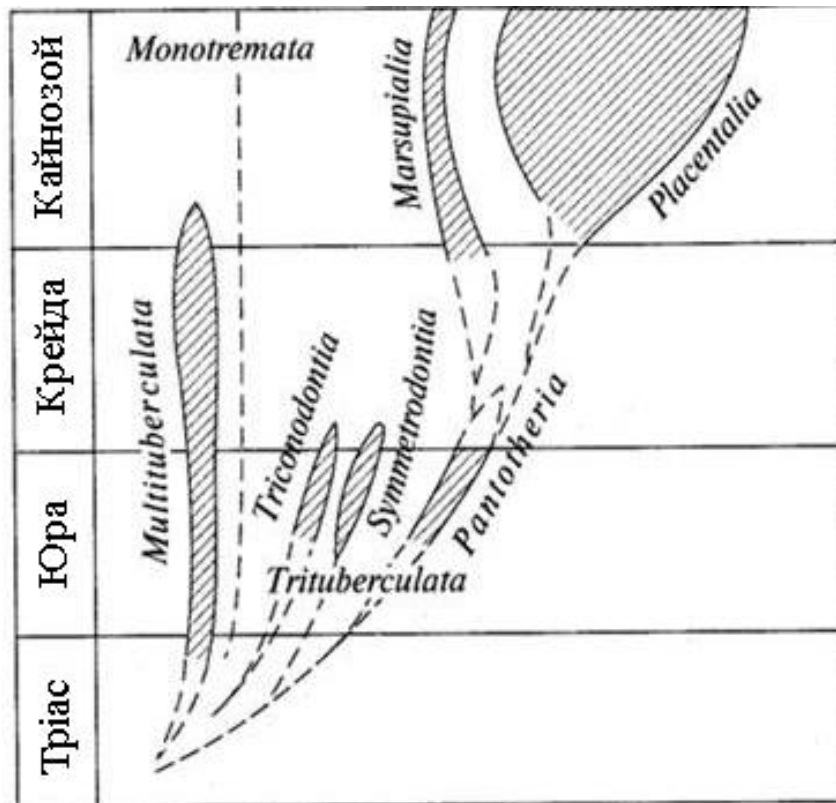


Рис. 46. Філогенетичне дерево ссавців

Від них відділилися багатогорбкові (*Multituberculata*) (вимерли в кінці крейдяного періоду) і однопрохідні (*Monotremata*), представлені у сучасній теріофауні качкодзьобом і єхиднами. Друга гілка – справжні звірі (*Theria*) – дала початок переважній більшості сучасних ссавців (інфракласи сумчасті *Metatheria* і плацентарні *Eutheria*).

Для становлення нового класу – Ссавці (*Mammalia*) потрібно було багато часу. Повільно йшов і розвиток головного мозку. У тероморфних рептилій найбільш розвиненим відділом головного мозку був мозочок. За

цією ознакою цинодонтів (як і всіх звіроподібних рептилій) слід називати «метенцефалічними тваринами». На шляху еволюції до ссавців відбувалося послідовне збільшення переднього мозку. Цим ссавці різко відрізняються від тероморфних рептилій і отримали назву теленцефалічної групи.

Протягом двох третин своєї геологічної історії сумчасті залишалися дрібними істотами, зовні нагадували щурів (рис. 47) і не відігравали помітної ролі в природі. Їх швидкий прогрес у кайнозої, очевидно, був пов'язаний не тільки з послідовним накопиченням багатьох пристосувань, що призвели до



Рис. 47. Меланодон (реконструкція)

становлення теплокровності і підвищення енергетичного рівня (енергії життєдіяльності за А. М. Северцовим), живородіння і вигодовування дитинчат молоком, але особливо – з розвитком органів чуттів, центральної нервової (кори великих півкуль) і гормональної системи. У сукупності це призвело не тільки до вдосконалення організму як цілісної системи, а й забезпечило ускладнення поведінки. Наслідком був розвиток зв'язків індивідів та утворення складних динамічних угруповань. Подібна «соціалізація» відносин у популяціях ссавців (як і у птахів) створила нові можливості у боротьбі за існування і положення в біоценозах.

Альпійський цикл горотворення у кінці мезозойської і на початку кайнозойської ери змінив Землю: піднялися високі хребти, клімат став континентальніший, зросли його сезонні контрасти, на значній частині

поверхні Землі похолодало. У цих умовах складалася сучасна флора з пануванням покритонасінних, особливо дводольних рослин, а флора саговників і голонасінних біднішала. Все це поставило великих і малоплодючих рослиноїдних і хижих рептилій у скрутне становище, тоді як більш дрібні теплокровні птахи та ссавці легше пристосовувалися до змін. Ці нові групи перейшли на живлення дрібними тваринами і висококалорійними плодами, насінням і вегетативними частинами покритонасінних рослин, вони інтенсивно розмножувалися, успішно конкуруючи з рептиліями. Результатом було вимирання рептилій. Це завершило мезозойську еру, а широка адаптивна радіація ссавців і птахів відкрила кайнозойську еру.

У юрському періоді сформувалося 6 рядів ссавців, а в палеоцені (60 млн. років тому) існувало вже не менше 16 рядів, 9 з яких – Monotremata, Marsupialia, Insectivora, Dermoptera, Primates, Edentata, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora – збереглися до теперішнього часу. Перші сумчасті знайдені у верхньокрейдяних відкладах Північної Америки і нижньотретинних шарах Америки і Євразії; окремі види живуть в Америці і зараз. Збереження різноманітних сумчастих в Австралії пояснюється тим, що вона відокремилася від інших материків ще до розселення плацентарних. Плацентарні ссавці, які виникли, мабуть, не пізніше сумчастих, спочатку розвивалися повільно. Але їх основна перевага – народження більш сформованих дитинчат привела до зменшення смертності малят і дозволила майже повсюдно витіснити сумчастих. У сучасній теріофауні плацентарні переважають і представлені великою різноманітністю життєвих форм, які розповсюджені практично у всіх біотопах Землі. Різноманітні адаптації ссавців сприяли освоєнню не лише суші, але й прісних та морських водойм, ґрунту, повітря. Вони також забезпечили надзвичайно широкий спектр живлення звірів, що збільшило їх значення у біосфері.

Питання для самоконтролю:

1. Тероморфні (звіроподібні) рептилії пізнього палеозою – раннього мезозою як перехідні форми від плазунів до ссавців.
2. Основні напрямки еволюційних змін у процесі становлення класу ссавців.
3. Примітивні ссавці – хижі циноданти.
4. Еволюція ссавців у мезозої. Тригорбкуваті (Trituberculata, або Tricodontia) і багатогорбкуваті (Multituberculata) ссавці.

Практична робота № 13

Тема: Викапні ссавці кайнозою

Мета: Ознайомитися з викапними формами плацентарних ссавців кайнозойської ери, розглянути основні напрямки філогенетичних змін ссавців і предкові групи сучасних рядів.

Обладнання: таблиці, схеми, методичні рекомендації.

Завдання:

1. Розглянути схему філогенетичного дерева плацентарних ссавців. Знайти предкові групи сучасних рядів. Зарисувати схему філогенетичного дерева плацентарних.
2. Знайти на схемі предкову групу копитних ссавців. Розглянути і зарисувати філогенетичний ряд коня.
3. Ознайомитися із загальним виглядом представників льодовикової фауни. У зошиті описати особливості будови та поширення основних представників.

Теоретичні відомості

На початку кайнозойської ери, у палеоценовій епосі палеогену фауна ссавців залишалася майже такою, як у пізній крейді. Основна адаптивна радіація плацентарних і сумчастих відбувалася в палеоцені та еоцені, коли склалися всі основні ряди кайнозойських ссавців (рис. 48).

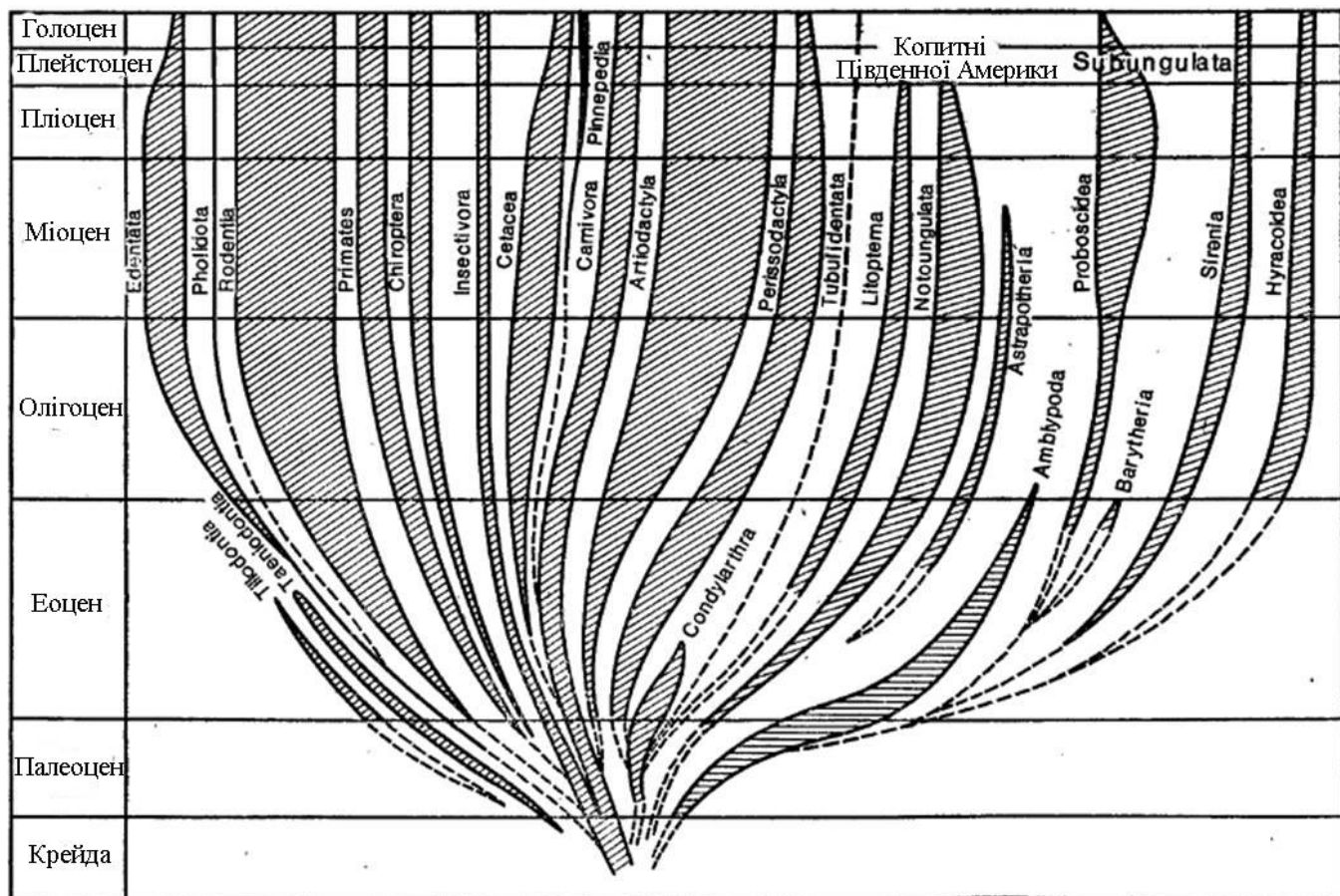


Рис. 48. Філогенетичне дерево плацентарних ссавців (за Ромером).

До середини палеоцену (60 млн. років тому) різноманітність ссавців значно виросла, існувало вже не менше 16 рядів, 9 з яких – Monotremata, Marsupialia, Insectivora, Dermoptera, Primates, Edentata, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora – збереглися до теперішнього часу. Перші сумчасті знайдені у верхньокрейдяних відкладах Північної Америки і нижньотретинних шарах Америки і Євразії; окремі види живуть в Америці і зараз. Збереження різноманітних сумчастих в Австралії пояснюється тим, що вона відокремилася від інших материків ще до розселення плацентарних. Плацентарні ссавці, які виникли, мабуть, не пізніше сумчастих, спочатку розвивалися повільно. Але їх основна перевага – народження більш сформованих дитинчат привела до зменшення смертності малят і дозволила майже повсюдно витіснити сумчастих.

Від примітивних комахоїдних плацентарних виникли всеїдні, які використовували і тваринну, і рослинну їжу, а потім і справжні рослиноїдні

форми. Початок цього напрямку пристосувальної еволюції був представлений архаїчними копитними – кондилартрами. Ці невеликі тварини нагадували хижаків і зберігали гострі ікла, але їхні корінні зуби мали широкі коронки для перетирання рослинної їжі. Ключиці були редуковані, а кінцеві фаланги кисті і стопи у деяких форм (*Phaenacodus*) були захищені копитцями. В палеоцені-еоцені від якихось кондилартр взяли початок більш прогресивні групи рослиноїдних ссавців – непарнокопитні і парнокопитні. Непарнокопитні в еоцені вже були представлені різноманітними формами. Центром еволюції цього ряду була, напевно, Північна Америка. Тут відомі найбільш ранні і примітивні представники різних родин, вимерлі форми (титанотерії, халикотерії та ін.), а також ті, що дожили до нині (коні, тапіри, носороги).

Примітивні еоценові непарнокопитні були невеликими тваринами, у яких вже почалися зміни кінцівок, пов'язані із пристосуванням до швидкого бігу (видовження середніх пальців у кисті і стопі та вкорочення бокових). В еоценових форм було по 4 пальці на передніх і по 3 пальці на задніх кінцівках. Еволюційна тенденція до розвитку тонких видовжених кінцівок, як пристосування до бігу, найбільше виражена у філогенезі коней (*Equidae*). В основі філогенетичного стовбура коней знаходиться ранньоеоценовий еогіпус (*Eohippus*) (рис. 49). Ця тварина розмірами і пропорціями тіла нагадувала собаку (довжина тіла до 50 см). Припускають, що еогіпуси жили у лісових заростях і живилися соковитою рослинністю. У філогенезі коней відбувалося поступове збільшення розмірів, що супроводжувалося видовженням морди. Ці зміни проявилися вже у пізньоеоценових (*Orohippus*, *Epihippus*) і олігоценових (*Mesohippus*, *Miohippus*) коней.

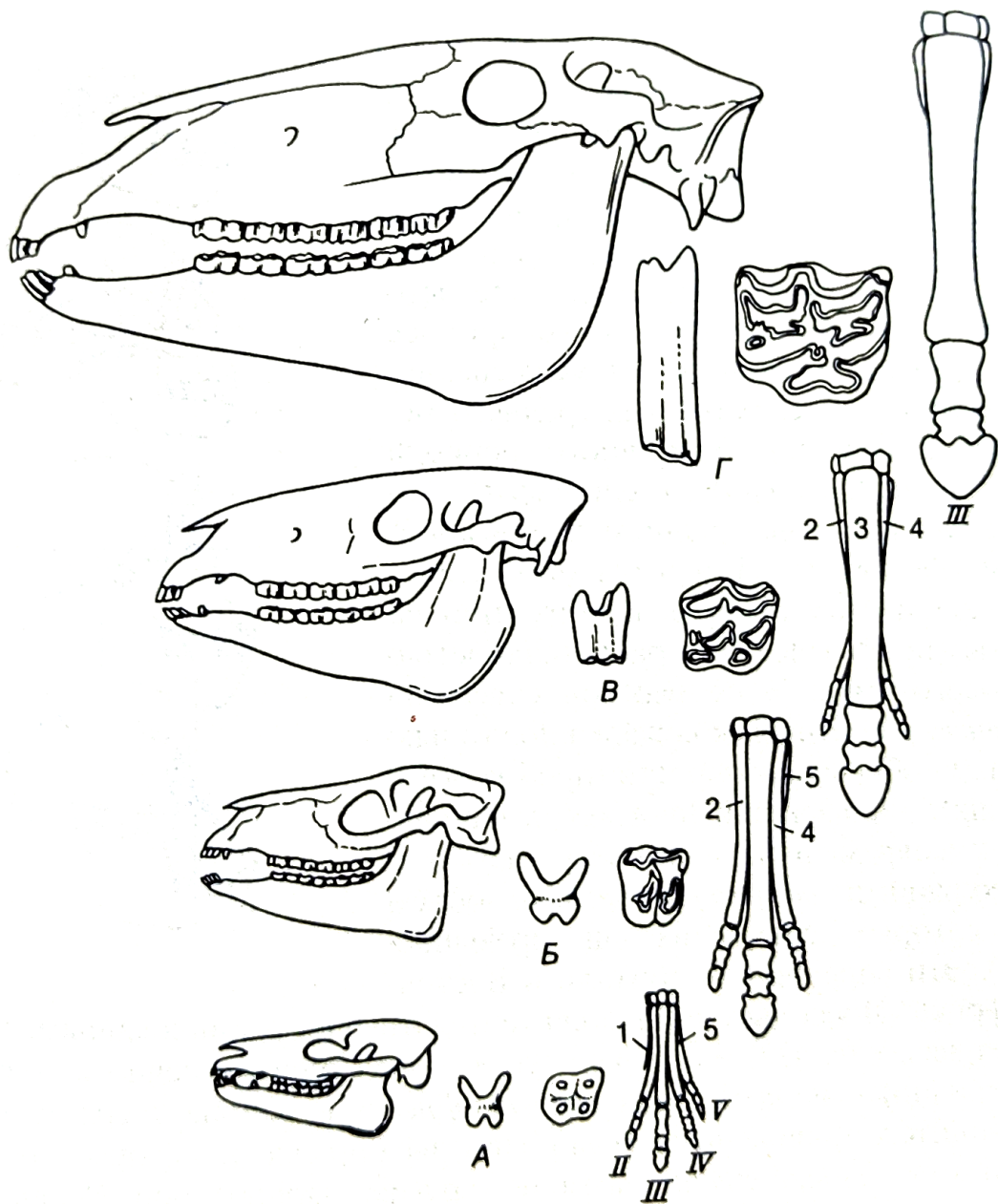


Рис. 49. Етапи філогенезу коня (за Osborn. Matthew та ін.). Зліва – череп: збільшення загальних розмірів, видовження вісцеральної частини і одночасно зубного ряду. Посередині кутній перший зуб:– збільшення висоти коронки паралельно із розширенням і ускладненням жувальної поверхні. Зліва – фрагмент скелету кінцівки: перехід від п'ятипалої до однопалої. А – *Eohippus* (*Hyracotherium*, еоцен), Б – *Mesohippus* (олігоцен), В – *Merychippus* (міоцен), Г – *Equus* (пліоцен – сьогодні).

досягали розмірів більше одного метра і мали по три пальці на всіх ногах. Далі еволюція коней була пов'язана з пристосуванням до життя на відкритих просторах, що особливо проявилось у неогені. У неогені в результаті підвищення материків відбулися зміни клімату (більш посушливий) і

сформувалися відкриті ландшафти (савани, степи, лісостеп). Непарнокопитні неогену – коні і носороги – успішно конкурували із парнокопитними. Для міоцену характерні трипалі коні (*Parahippus*, *Meryhippus*, *Hipparion*), у яких бічні пальці були вкорочені. Центром їхньої еволюції залишалася Північна Америка, звідки вони проникли в Євразію і Південну Америку. Для великих просторів цих материків, зайнятих степовими і лісостеповими ландшафтами, у пізньому міоцені і пліоцені була характерна фауна, яка отримала назву «гіпаріонова» (за назвою трипалого коня – гіпаріона). З пліоцену відомі форми, у яких будова кінцівок і зубного ряду наближалася до сучасних коней, які відомі в геологічній історії, починаючи з плейстоцену антропогенового періоду.

Протягом неогену активно розвиваються сучасні родини і роди хижих, копитних, хоботних. У міоцені з'явилися ведмеді, гієни, куниці, собаки, борсуки, носороги, бики, вівці та ін. У пліоцені – ласки, росوماхи, слони, бегемоти, олені, гіпаріони (трипалі коні), справжні коні. Швидко прогресували парнокопитні – олені, жирафи, порожнисторогі. Успіх цих форм був пов'язаний у першу чергу зі спеціалізацією зубів до обробки грубих рослинних кормів (злаків), а також із пристосуванням до швидкого бігу по відносно щільному ґрунту трав'янистих рівнин.

Максимального розквіту в неогені досягають хоботні. Центральний еволюційний стовбур хоботних був представлений африканськими мастодонтами роду *Palaeomastodon* (родина *Gomphoteriidae*), які відомі з верхнього еоцену палеогенового періоду. Мастодонти і їхня бічна гілка – дінотерії (дейнотерії) мали відігнуту вниз передню частину нижньої щелепи, а бивні, які були на ній направлялися вниз і назад. Від мастодонтів у пізньому міоцені походять преставники родини слонових (*Elephantidae*), які дожили до наших днів.

У міоцені вже були всі сучасні родини хижих ссавців, представлені переважно примітивними формами. Цікавими були викопні котячі (*Felidae*). Особливо серед них виділяється група «шаблезубих» (правильніше

«кінджалозубих» – *Machairodontinae*), відомі із кінця олігоцену до плейстоцену. Їх часто називають шаблезубими тиграми, хоча вони однаково близькі як до тигрів, так і до леопардів та домашніх котів, які належать до іншої родини – *Felinae*. Махайродові, або шаблезубі коти мали великі ікла сплющені з боків, які досягали 15 см довжини. Череп мав відносно довгу морду.

У неогені продовжували свій розвиток примати. Перші представники ряду Примати відомі з початку палеоцену. Тоді вже існували лемури – найбільш примітивні групи серед сучасних приматів, яких називають напівмавпами. У кінці еоцену з'явилися справжні мавпи – антропоїди, найдавніші їхні залишки відомі з нижнього олігоцену Єгипту. На початку олігоцену найбільш примітивними були парапитеки (*Paraphithecus*) – можливі предки більш високорозвинутих антропоїдів. У неогені примати жили не тільки у лісових масивах, але й на узліссі древніх лісів і лісостепів. Уже з раннього міоцену, тобто близько 22 млн. р., зі Східної Африки відомі представники людиноподібних мавп (*Hominioidea*). Найдавніший добре відомий представник людиноподібних – *Proconsul africanus*. Протягом міоцену в Африці відбувалася обширна радіація людиноподібних мавп, близьких до проконсула. Вкінці раннього міоцену (17 млн. р.) встановився зв'язок між Африкою і Азією через Аравійський півострів і примітивні людиноподібні проникають в Азію і Європу.

. На початку антропогенового періоду, у плейстоцені, відбувалося похолодання клімату, яке супроводжувалося поступовим відступанням теплолюбної флори і фауни у Євразії і Північній Америці на південь. Спостерігалось широке розповсюдження листопадних і хвойних лісів, які загалом нагадували сучасні ліси помірного поясу. Поступово формується фауна ссавців сучасного вигляду. Але зберігалися ще давні форми і групи тварин (мегатерії, мастодонти, динотерії, шаблезуби...). З'явилися і деякі своєрідні види, які не пережили плейстоценову епоху. Це гігантські бобри – трогонтерії довжиною 2 м, носороги – еласмотерії з великим здуттям лобної

частини черепа, олені з великими рогами – мегалоцероси, які досягали 2 м висоти і мали великі гілясті роги з розмахом 4 м. Укінці плейстоцену похолодання завершилось великим зледенінням. Наступ льодовиків чергувався з міжльодовиковими епохами і відповідно зміщувалися кліматичні зони та флора і фауна. У Європі, Азії і Північній Америці сформувався своєрідний прильодовиковий пояс з особливими фізико-географічними умовами. Тут сформувався біоценоз – тундростеп, у якому була достатня рослинна біомаса, що сприяла формуванню фауни, яку називають мамонтовою (мамонти, шерстисті носороги, вівцебики, короткорогі бізони, північні олені, печерні леви, печерні ведмеді та ін.).

У сучасній теріофауні переважають плацентарні ссавці.

Клас ссавці поділяється на два підкласи і включає 19 сучасних рядів і 12-14 вимерлих. До них належать 257 родин (139 вимерлих) і близько 3000 родів (приблизно $\frac{3}{4}$ вимерли); описано близько 6000 видів, з них 3700-4000 рецентні. У сучасній теріофауні кількість видів приблизно в 2 рази менша, ніж птахів (понад 9000 видів). У той же час очевидна більш значна роль ссавців (крім людини) у житті біосфери. Це пояснюється тим, що екологічні ніші у ссавців загалом ширші, ніж у птахів. Відповідно їх біомаса (сумарна маса всіх особин у даному біоценозі) зазвичай вища, ніж птахів.

Система класу Ссавці та огляд сучасних груп

Клас Ссавці, або Звірі – Mammalia, або Theria

Підклас Першозвірі – Prototheria

Інфраклас Атерії – Atheria

Ряд Однопрохідні – Monotremata

† Інфраклас Алотерії – Allotheria

(3–4 вимерлих ряди: Triconodontia, Multituberculata, Pantotheria)

Підклас Звірі – Theria

Інфраклас Нижчі звірі, або Сумчасті – Metatheria

Ряд Сумчасті – Marsupialia

Інфраклас Вищі звірі, або Плацентарні – Eutheria, або Placentalia

Ряд Комахоїдні – Insectivora
Ряд Шерстокрилі – Dermoptera
Ряд Рукокрилі – Chiroptera
Ряд Примати – Primates
Ряд Неповнозубі – Edentata
Ряд Ящери – Pholidota
Ряд Зайцеподібні – Lagomorpha
Ряд Гризуни – Rodentia
Ряд Китоподібні – Cetacea
Ряд Хижі – Carnivora
Ряд Ластоногі – Pinnipedia
Ряд Трубкакозубі – Tubulidentata
Ряд Дамани – Hyracoidea
Ряд Хоботні – Proboscidea
Ряд Сиренові – Sirenia
Ряд Непарнокопитні – Perissodactyla
Ряд Парнокопитні – Artiodactyla

(6–10 вимерлих рядів: Tillodontia, Dinocerata, Condylarthra і ін.)

Питання для самоконтролю:

1. Адаптивна радіація ссавців у палеогені.
2. Еволюція непарнокопитних.
3. Викопні парнокопитні, хижі, слонові.
4. Характерні риси теріофауни неогену.
5. Льодовикова фауна.
6. Еволюція приматів. Гомініди

Рекомендована література

1. Білецька М. Г., Теплюк В. С. Історичний розвиток біологічних систем : Методичні рекомендації до практичних занять. Луцьк: ФОП Байбула К. В., 2018. 94 с.
2. Бровдій В. М. Еволюційне вчення : Підручник. К.: ВЦ «Академія», 2013. 336 с.
3. Горобець Л. В. Характеристика основних етапів історії біосфери : Методичні рекомендації до спецкурсу «Історичний розвиток тваринного світу». К., 2011. 68 с.
4. Жученко Г. О. Історична геологія та палеонтологія : Конспект лекцій; 2-ге видання зі змінами і доповненнями. Івано-Франківськ: ІФНТУНГ, 2010. 136 с.
5. Кузьменко Л. П., Власенко Р. П. Еволюційна історія хордових : Посібник для самостійної роботи студентів. Ніжин: НДУ ім. М. Гоголя, 2017. 115 с.
6. Крочак М. Д., Менасова А. Історична геологія з основами палеонтології. Практикум : Навчальний посібник. К.: ВПЦ «Київський університет», 2011. 224 с.
7. Мороз О. С. Історія біосфери Землі. В 2-х книгах. К. : Відродження, 1998. Книга 1, 288 с.; Книга 2, 314 с.