Східноєвропейський 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 для студентів заочної форми навчання

Луцьк – 2020

УДК 57.07(091)(072)
Б 61

Рекомендовано до друку методичною комісією факультету біології та лісового господарства Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки (протокол №1 від 9 вересня 2020 р.)

Рецензенти: **Волгін С. О.** доктор біологічних наук, професор кафедри ботаніки і методики викладання природничих наук;
Степанюк С. В. кандидат біологічних наук, доцент кафедри гістології і медичної біології медичного інституту Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки.

Б 61 **Історичний розвиток біологічних систем** : методичні рекомендації до практичних робіт для студентів заочної форми навчання / М. Г. Білецька, В. С. Теплюк. – Луцьк, 2020. – 43 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 окремих геологічних ер і періодів.

Рекомендовано студентам заочної форми навчання факультету біології і лісового господарства освітнього рівня магістр.

© Східноєвропейський національний університет імені Лесі Українки, 2020
© М. Г. Білецька, В. С. Теплюк, 2020

Зміст

Вступ ……		4
Практична робота № 1.	Геохронологія Землі. Викопні безхребетні морських екосистем…….	5
Практична робота № 2.	Еволюція наземних рослин. ……...	20
Практична робота № 3.	Походження та еволюція тетрапод. ……..	27

Вступ

Навчальний курс «Історичний розвиток біологічних систем» базується на знаннях, отриманих студентами під час вивчення зоології, ботаніки, біології індивідуального розвитку, популяційної біології, теорії еволюції. Вивчення цього курсу є необхідним для формування у студентів цілісного уявлення про еволюцію живого від молекулярно-генетичного до біосферного рівня.

У ході виконання практичних робіт студенти 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 студентами 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 студенти 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. Викопні безхребетні морських екосистем

Мета: Ознайомитися з основними геохронологічними поняттями (еон, ера, період, епоха) та викопними безхребетними морських екосистем фанерозою.

Обладнання: геохронологічна таблиця, фосилії губок, коралових поліпів, трилобітів, викопних молюсків, схеми, методичні рекомендації.

Завдання:

1. Ознайомитися із періодизацією геологічного літочислення Землі. У зошиті зарисувати геохронологічну таблицю, вказати геологічні ери, періоди, епохи і їх тривалість (табл. 1).
2. Розглянути різні залишки викопних організмів та визначити, до якої із груп фосилій вони належать. Заповнити таблицю:

Тип фосилій	Приклади
Субфосилії	
Еуфосилії	
Іхнофосилії	
Копрофосилії	
Хемофосилії	

3. Ознайомитися із різноманітністтям викопних найпростіших (форамініфер та відбитків радіолярій). Зарисувати загальний вигляд фузуліни, глобігеріни, нумулітеса (рис.1).
4. Розглянути фосилії та схеми із зображенням викопних губок, археоціат, коралових поліпів. Зарисувати вигляд археоціата, ругоз, табулят (рис.2).
5. Розглянути відбитки трилобітів. Зарисувати схему будови панцира трилобіта (рис. 3.2) .
6. Розглянути уламки черепашняків із відбитками черепашок двостулкових і черевоногих молюсків, залишки викопних головоногих

молюсків – амоноідей і белемнітів. Зарисувати загальний вигляд амоноідеї і рострумів різних видів белемнітів (рис.4).

7. Розглянути фосилії викопних морських їжаків. Ознайомитися із різноманіттям стебельцевих голкошкірих раннього палеозою.

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 залишків 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 організми 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.

Абсолютна геохронологія встановлює вік гірських порід, виражений в астрономічних одиницях (роках) (табл.1).

Таблиця 1

Геохронологічна шкала Землі, у млн. років

Еон	Геологічна ера	Геологічний період	Геологічна епоха
Фанерозой	Кайнозойська KZ (65)	Четвертинний, або Антропогеновий 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)
			Палеоцен (9-10)
	Мезозойська MZ (185)	Крейдовий K (80)	
		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)
			Рифей R (800-1100)
		Ранній протерозой (900-1100)	
	Архейська AR (1400)		

Визначають цей вік методами ядерної геохронології, тобто за розпадом радіоактивних елементів у пробах гірських порід. Цей процес відбувається із 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.

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 організмам. 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.

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 Агрікола 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).

Угруповання морської фауни безхребетних у палеозої складалися 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 ордовика 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. 1).

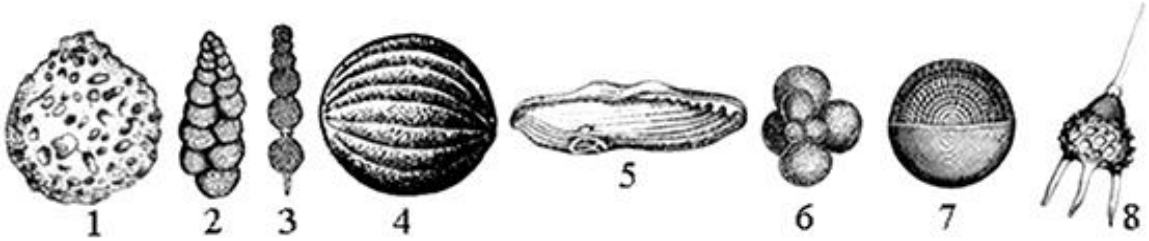

Рис. 1. Викопні найпростіші: 1–7 –форамініфери (1 – *Saccamina*, 2 – *Textularia*, 3 – *Nodosaria*, 4 – *Schwagerina*, 5 – *Fusulina*, 6 – *Globigerina*, 7 – *Nummulites*), 8 – радіолярії.

Форамініфери (Foraminifera) належать до класу саркодових. 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, спірально-конічні, спірально-плоскі, клубкоподібні. Найпростіші за будовою однокамерні черепашки правильної і неправильної форми. Найбільше розповсюджені багатокамерні черепашки. Їх камери відокремлені одна від одної септами і з’єднані великими отворами – апертурами. Найпростіший скелет мають форамініфери з ряду астроризід, куди належить *Saccamina*. Черепашка може мати різну форму, стінка аглютинована піщана, часом вапнякова. Текстуляріїди мають багатокамерну черепашку, найчастіше з вапняковою стінкою. Відомі з ордовика. *Fusulina* і *Schwagerina*

належать до фузулінід із багатокамерними спірально-плоскими, шаро-, веретено-, або дископодібними черепашками. Нумулітіди 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, 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 склянігубки (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.

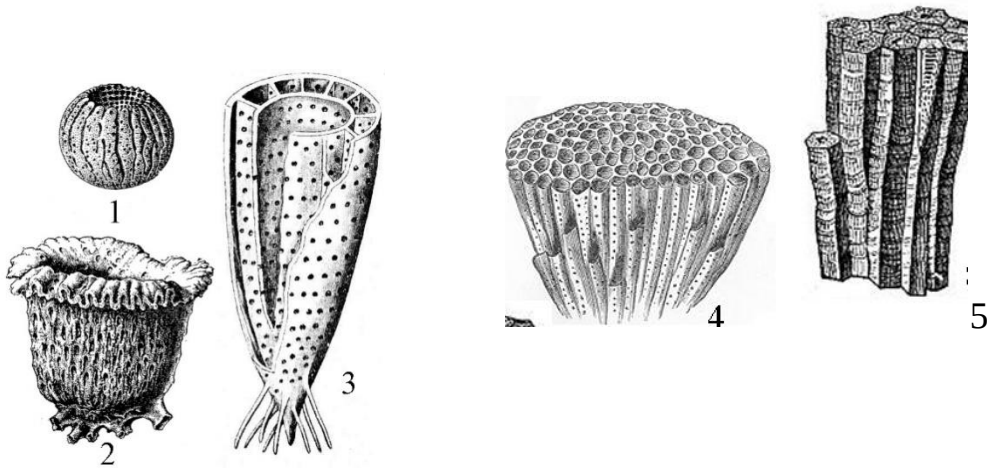

Рис. 2. Викопні нижчі багатоклітинні: 1–2 –губки (1 – *Astylospongia*, 2 – *Ventriculites*), 3 –археоціати, 4 – фрагмент колонії табулят; 5 – ругози.

Археоціати (Archaeocyatha) – вимерла група морських донних прикріплених поодиноких і колоніальних організмів з кубкоподібним пористим карбонатним скелетом (рис. 2). 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) – багатоклітинні двошарові радіальносиметричні водні, переважно морські, тварини. У викопному стані вони відомі з венду (відбитки). Скелетоутворюючі форми з’явилися у кембрії.

Викопні гідроїдні (Hydrozoa) поліпи належать до строматопорат і хететид. 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 зооїдних трубочоки. Масивні поліпняки мали форму пластин, напівсфер. Відомі з ордовика до еоцену, особливо чисельні у карбоні.

Відбитки протомедуз відомі з венду до ранього 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 альционарії, які мають внутрішній вапняковий або роговий скелет. У колоніальних коралів поліпняк (скелет колонії) складається з окремих коралітів (скелетів поліпів). У міру росту поліп переміщається вверх і надбудовує скелет. Залежно від особливостей будови м'якого тіла, будови скелету і його складності серед коралових поліпів виділяють: табуляти, геліотоідеї, тетракорали (ругози), шестипроменеві корали, октокорали, або восьмипроменеві (альционарії). Табуляти – це вимерла група коралових поліпів. Їх колоніальні форми, які були породоутворюючими організмами палеозою (кембрій – перм), особливо характерні для силуру і девону, коли брали участь у рифоутворенні. Геліотоідеї – теж вимерлі колоніальні форми, відомі у викопному стані з середнього ордовика до середнього девону. Ругози – 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.

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.

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

Трилобіти(Trilobita) – вимерлі палеозойські морські членистоногі (рис. 3). 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 іхнього 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 полімерів: *Paradoxides* (середній кембрій), *Asaphus* (ранній і середній ордовик), *Megistaspis* (ордовик), *Phacops* (силур – девон), *Ittaenus, Trinucteus* (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 вимерли.

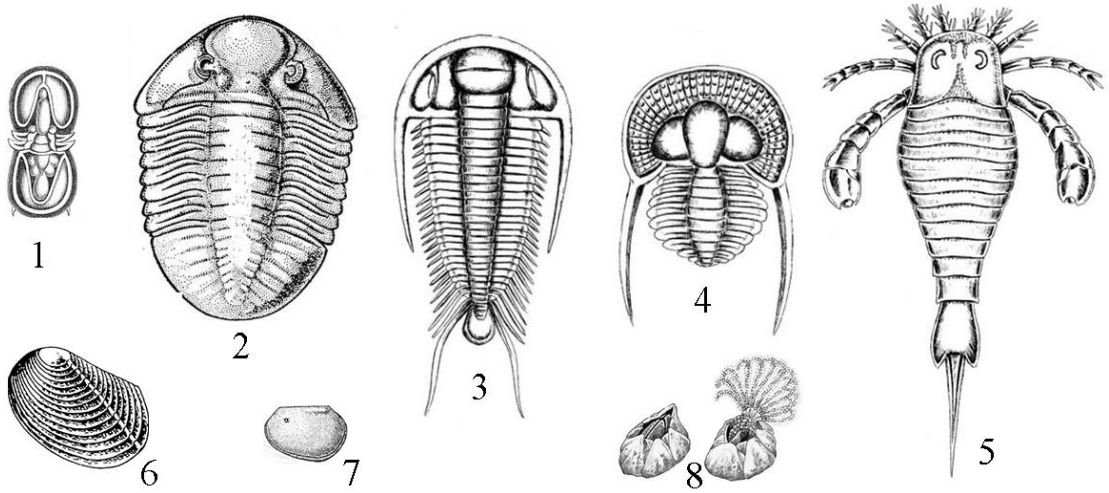

Рис. 3. Викопні членистоногі: 1–4 –трилобіти(1 – *Agnostus,* 2 – *Asaphus,* 3 – *Paradoxides,* 4 – *Trinukleus*), 5 – хеліцерові(*Eurypterus*), 6–8 – ракоподібні (6 – черепашка філоподи, 7 – черепашка остракоди *Moellerita,* 8 – *Balanus*).

Ракоподібні (Crustacea) відомі з початку кембрію (рис. 3.6-8). 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.3.5). 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 – евріптерус 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. 4). Найдавнішими черевоногими (Gastropoda) є передньозяброві, які мали плоскоспіральні 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. Наутілоідеї 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 вони були до 1 м. Плавали черепашкою вперед, а під час спокою перебували у завислому стані завдяки повітряним камерам і ловецьким щупальцям, які тварина розпускала подібно до парашута. Черепашка корабликів була спірально 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 – *Nautiluspompilius*. У девоні з'явилися інші групи головоногих – амоніти (Ammonoidea) із спірально 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 видовжену конічну черепашку лише прикриту мантійною 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.

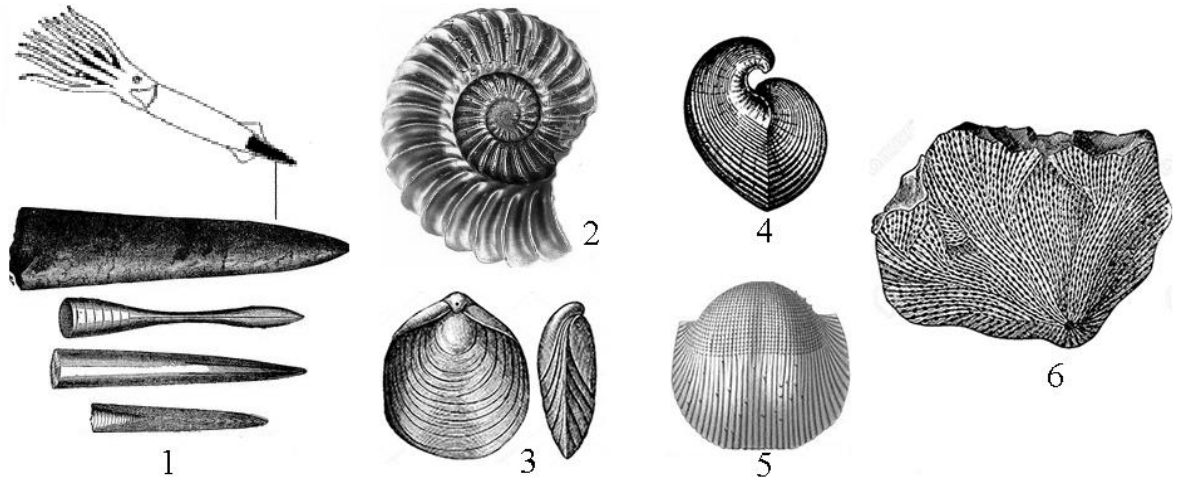

Рис. 4. Викопні молюски та щупальцеві: 1–2 –головоногі молюски(1 – роструми різних видів белемнітів, 2 – черепашка амоніта*Acanthocerus*), 3–5 – черепашки плечоногих(3 – *Terebratula,* 4 – *Conchidium*, 5 – *Dictyoclostus*), 6 – колонія моховаток *Fenestela*.

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

Моховатки (Bryozoa) уперше з'явилися в ордовику. 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 мішечка.

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. 5). До них належать викопні класи: карпоідеї (Carpoidea) – відомі із кембрію до нижнього девону, шаровики (Cystoidea) – характерні для силуру, едріоастероідеї (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 (Ophiocistia – викопна група).

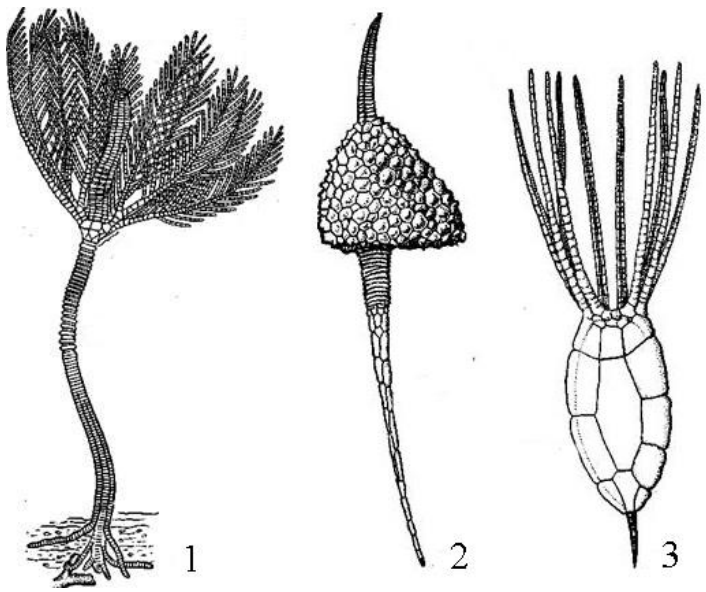

Рис. 5. Викопні стебельцеві голкошкірі: 1 – морська лілія *Bothryocrinus*, 2 – *Heckericystis*, 3 –*Rhipidocystis*.

Практична робота № 2

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 багатоклітинні водорості.

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 кутину, воскоподібної речовини, яка захищала рослини від надмірного випаровування води з їх 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 флоеми) «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 спостерігалося 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. 6). Вони ще не мали справжніх коренів (прикріплювалися ризоїдами), у них були пагони з дихотомічним галуженням 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.6). 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.

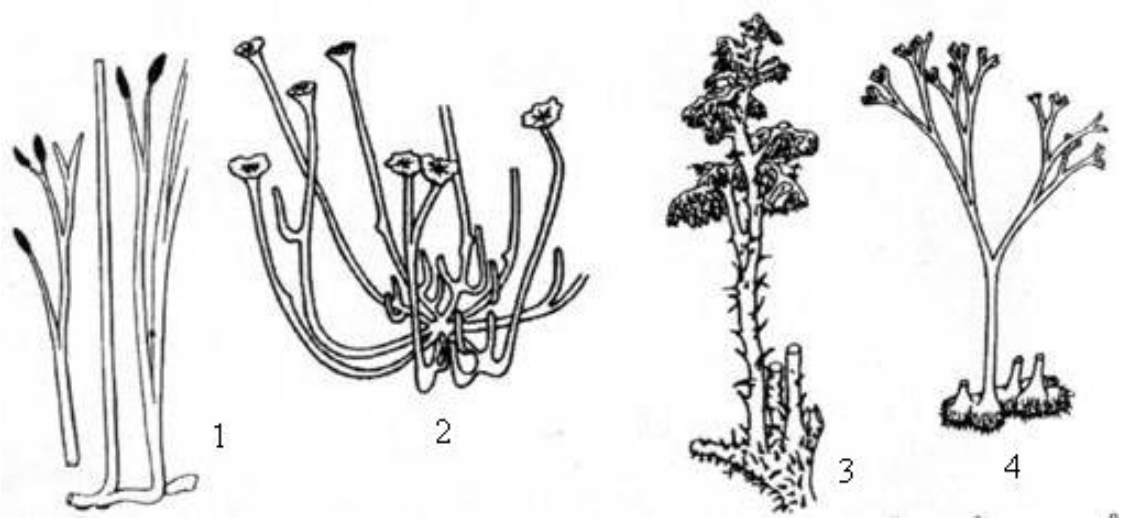

Рис. 6. Перші (силур-девон) вищі наземні рослини відділу Риніофіти, або Ринієві (Rhyniophyta): 1 – загальний вигляд спорофіту *Rhynia* (ранній девон), 2 – загальний вигляд гаметофіту *Sciadophyton* (ранній девон), 3 – *Psilophyton*, 4 – *Horneophyton*.

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 1-2 клітин (пилок 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, багатою 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. 7). 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.

Серед гігантів палеозойського лісу височіли і хвощеподібні пірамідальні каламіти з членистими стеблами і кільцеподібно розміщеними дрібними жорсткими листками (рис. 7). Каламіти були деревоподібними рослинами до 30 м заввишки. Вони утворювали болотяні ліси. Деякі види проникли далеко на материк. Їх стародавні форми мали ще дихотомічні листки. Пізніше переважали форми з простими листками і річними кільцями. Це були водяні рослини, що мали довге, членисте, злегка ребристе стебло, до вузлів якого прикріплювалися листки. Бруньковидні утвори містили спори. Клинолисті з’явилися у середньому девоні і вимерли у пермському періоді.

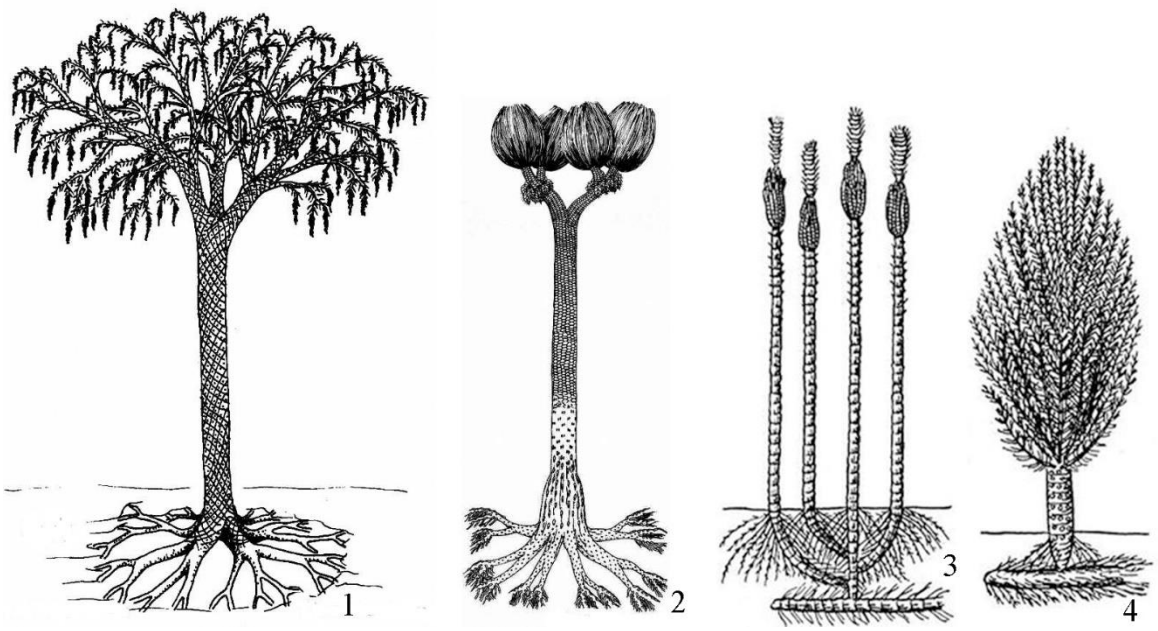

Рис. 7. Викопні спорові палеозойської флори: плауноподібні (1 – лепідодендрон, 2 – сигілярія) і хвощеподібні (каламіти: 3 – дерева без гілок *Stylocalamites*, 4 – дерева з гілками на кожному вузлі *Eucalamites*).

Серед 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. 8).

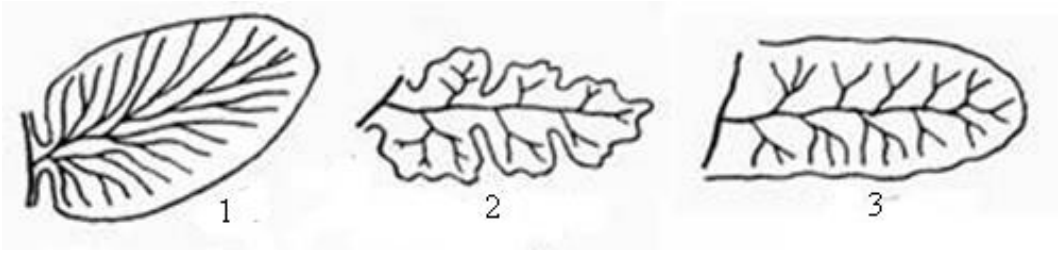

Рис. 8. Листки викопних папоротеподібних: 1 – *Neuropteris*, 2 – *Pecopteris*, 3 – *Sphenopteris*.

Голонасінні карбонових лісів були представлені різними птерідоспермами (насінні папороті), а також новою групою – кордаїтами. Кордаїти були

високими деревами, їх циліндричні безлисті стовбури до 40 м заввишки розгалужувалися на гілки, які мали на кінцях широкі лінійні або ланцетоподібні листки із сітчастим жилкуванням (рис. 9). Чоловічі спорангії мали вигляд бруньок. Ці рослини були перехідними формами до хвойних.

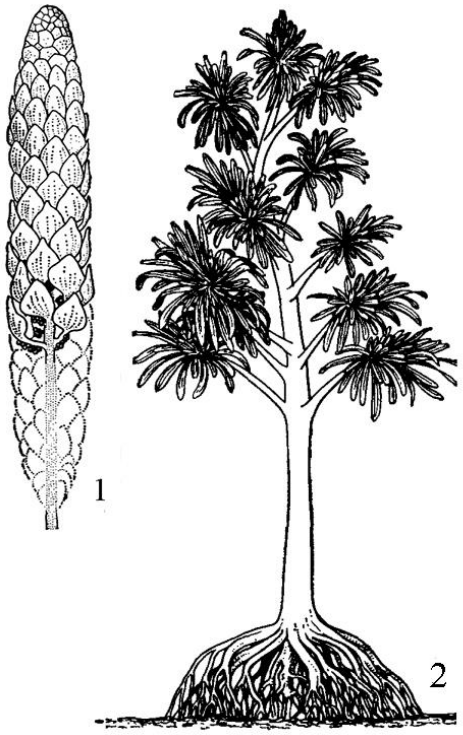

Рис. 9. Викопні голонасінні палеозою – кордаїти: 1 – реконструкція стробіли *Cladostrobus*, 2 – кордаїт, що зростав у заростях типу сучасних мангрових.

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 посилилися 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 птеридосперм, 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 порівняно рідко. 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 вольтція, 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 виділилося два рослинних пояси: північний, де переважали гінкго 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. 10). 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.

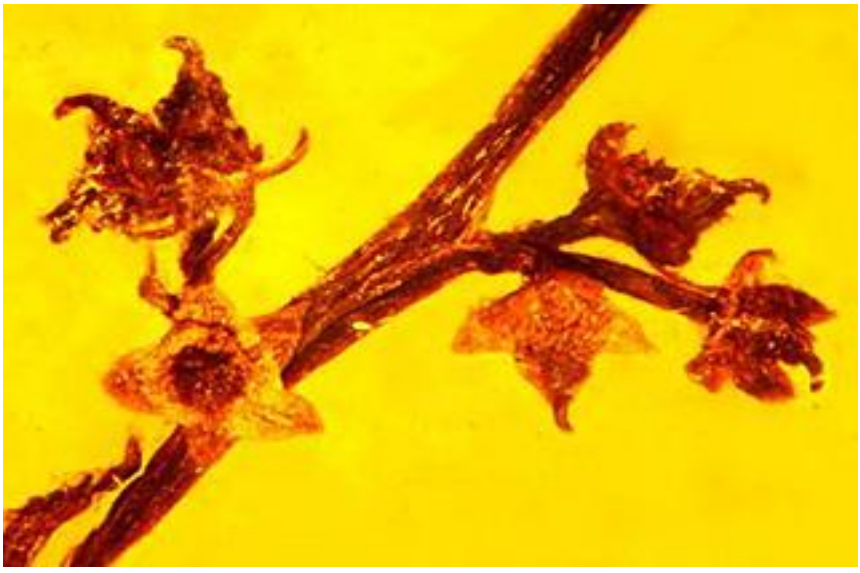

Рис. 10. Залишки мезозойської квітки знайдені в бурштині

Практична робота № 3

Тема: Походження та еволюція тетрапод

Мета: Ознайомитися з предковою групою перших тетрапод, різноманіттям викопних древніх форм земноводних, плазунів, птахів, ссавців.

Обладнання: таблиці, схеми, методичні рекомендації.

Завдання:

1. Ознайомитися з будовою передньої кінцівки викопної 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 скелет кінцівки іхтіостега.
3. Розглянути і зарисувати схему філогенетичного дерева плазунів. Знайти предкову групу викопних плазунів та різні філогенетичні гілки як результат її адаптивної радіації.
4. Розглянути на схемі відбиток стародавнього пернатого – археоптерикса та його реконструкцію. У зошиті вказати у будові археоптерикса ознаки рептилій та птахів.
5. Розглянути на схемах загальний вигляд та скелет звіроподібних рептилій пізнього палеозою. Зарисувати череп циногнатуса.

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

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 ріпідістій.

Вихід хребетних із води супроводжувався появою ряду пристосувань: до дихання атмосферним повітрям, тобто заміна зябрового дихання легеневим, 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. 11, 12) та подібне розташування покривних кісток черепа.

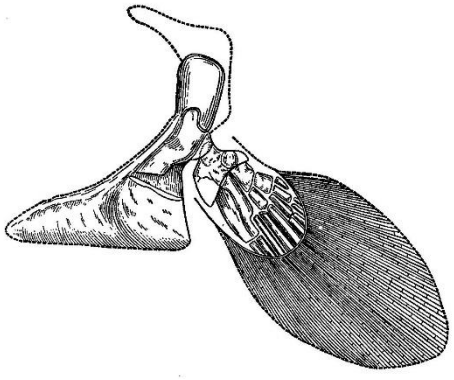

Рис. 11. Плечовий пояс і унісеріальний плавець викопної кистеперої риби *Sauripterus*

У верхньодевонських відкладах у Гренландії знайдені залишки найдавніших земноводних – іхтіостегід (рис. 12). 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

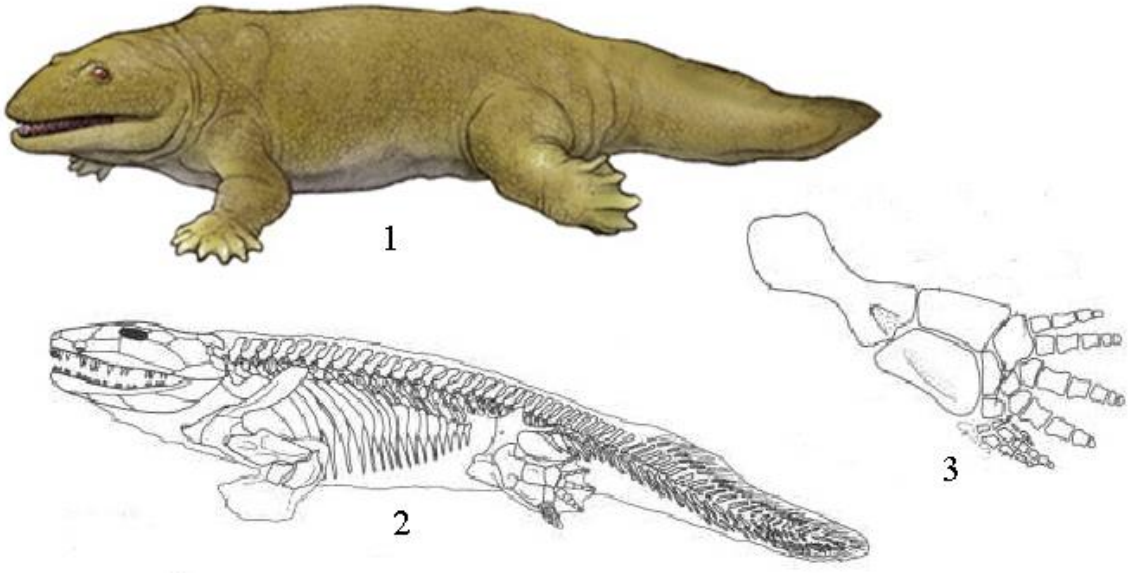

Рис. 12. Іхтіостега (*Ichthyostega*): 1 – зовнішній вигляд (реконструкція), 2 – реконструкція скелету, 3 – скелет передньої кінцівки.

ділянки. 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. 13). 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.

Рис. 13. Викопні палеозойські стегоцефали (реконструкція): 1 – *Pederpes finneyae*, 2 – *Cacops aspidephorus*.

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.

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 крупних 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.

Коли саме сформувалися такі особливості розмноження, характерні для амніот, точно не відомо. Вважають, що це, напевно, відбулося в карбоні при становленні котилозаврів, які є найдавнішими і найпримітивнішими плазунами (рис. 14). 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.

Адаптивна радіація цієї групи відбувалася активно вкінці карбону і в пермському періоді. Це пояснюється ще і тим, що вкінці карбону – 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 парейязаври, 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. 15). По боках черепа виступали назад і в сторони товсті горбисті, часом навіть рогаті кісткові пластини – «щоки» (щокаті ящери). Парейязаври 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».

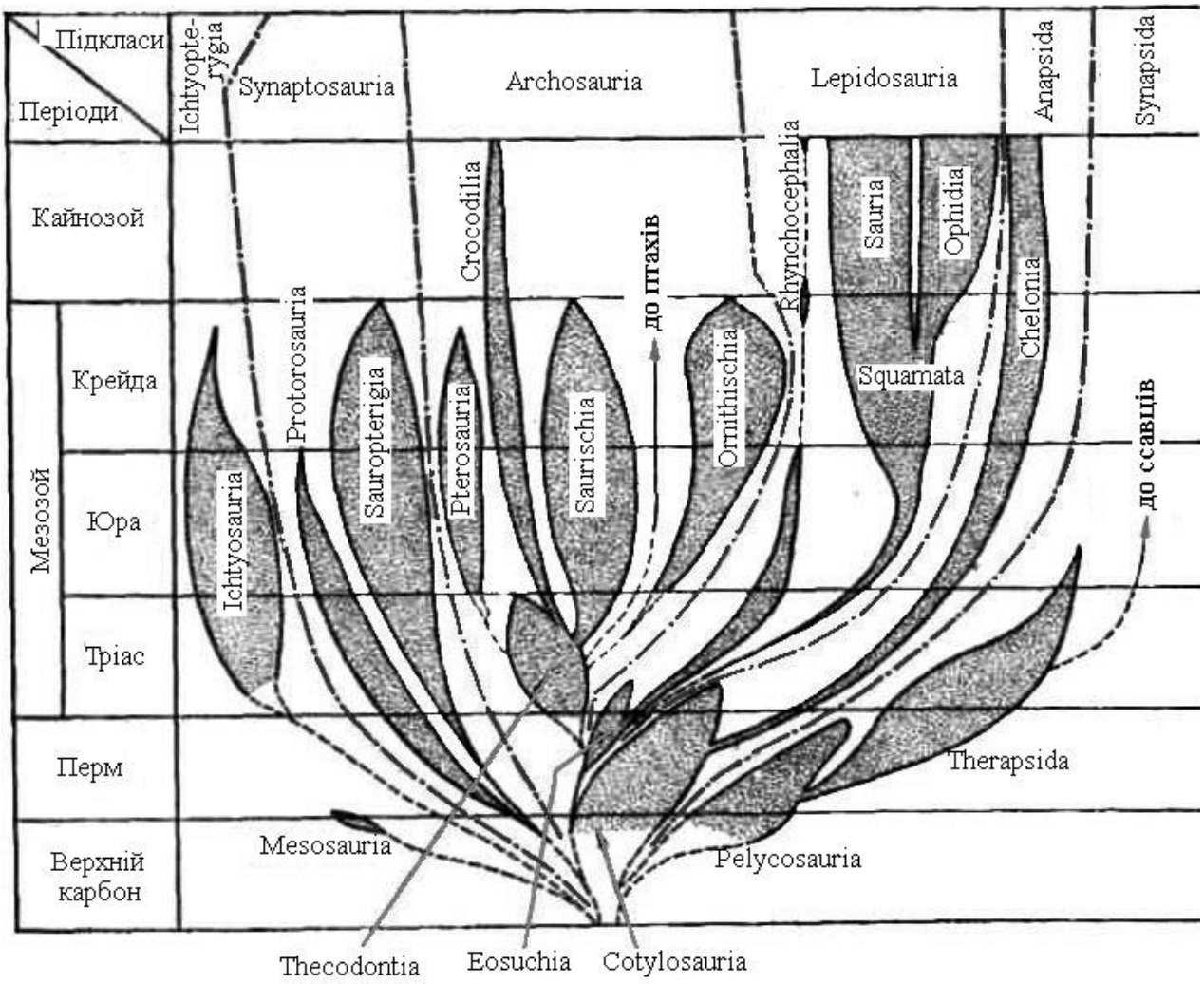

Рис. 14. Схема філогенетичного дерева плазунів (за Ромером зі змінами)

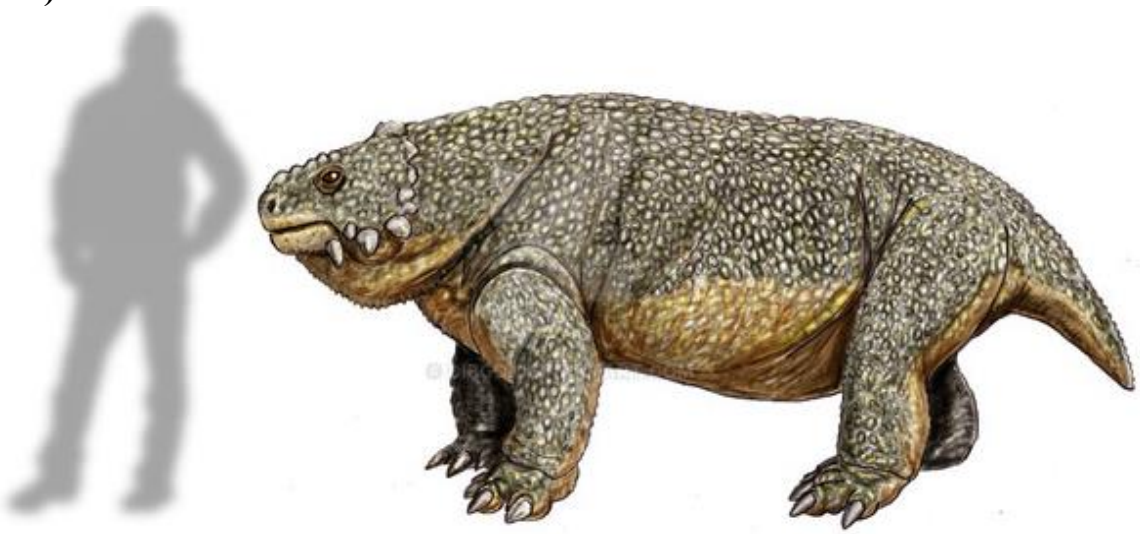

Рис. 15. Парейязавр – найбільший з котилозаврів.

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

Котилозаврів і черепах об'єднують в групу Anapsida (анапсиди). Мезозойські черепахи були сухопутними і риючими, 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 скроневій ділянці панцира – бічна і верхня скроневі 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 скроневі 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 скроневій 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. 16). 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 пізньоюрський 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 головоногих молюсків і навіть на дрібніших плезіозаврів та інших морських рептилій.

Рис. 16. Плезіозавр

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 досконалими плавцями серед морських рептилій були іхтіозаври (підклас Ichthyopterygia) (рис. 17).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. 17. 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 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 темно-коричневе забарвлення. Дослідження фосилізованих залишків вмісту шлунка деяких іхтіозаврів дозволяють стверджувати, що вони живилися головоногими молюсками 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.

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**.** 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 напівводяного способу життя і вкінці тріасу від них виникли крокодили (Croccodilia). 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. 18). 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.

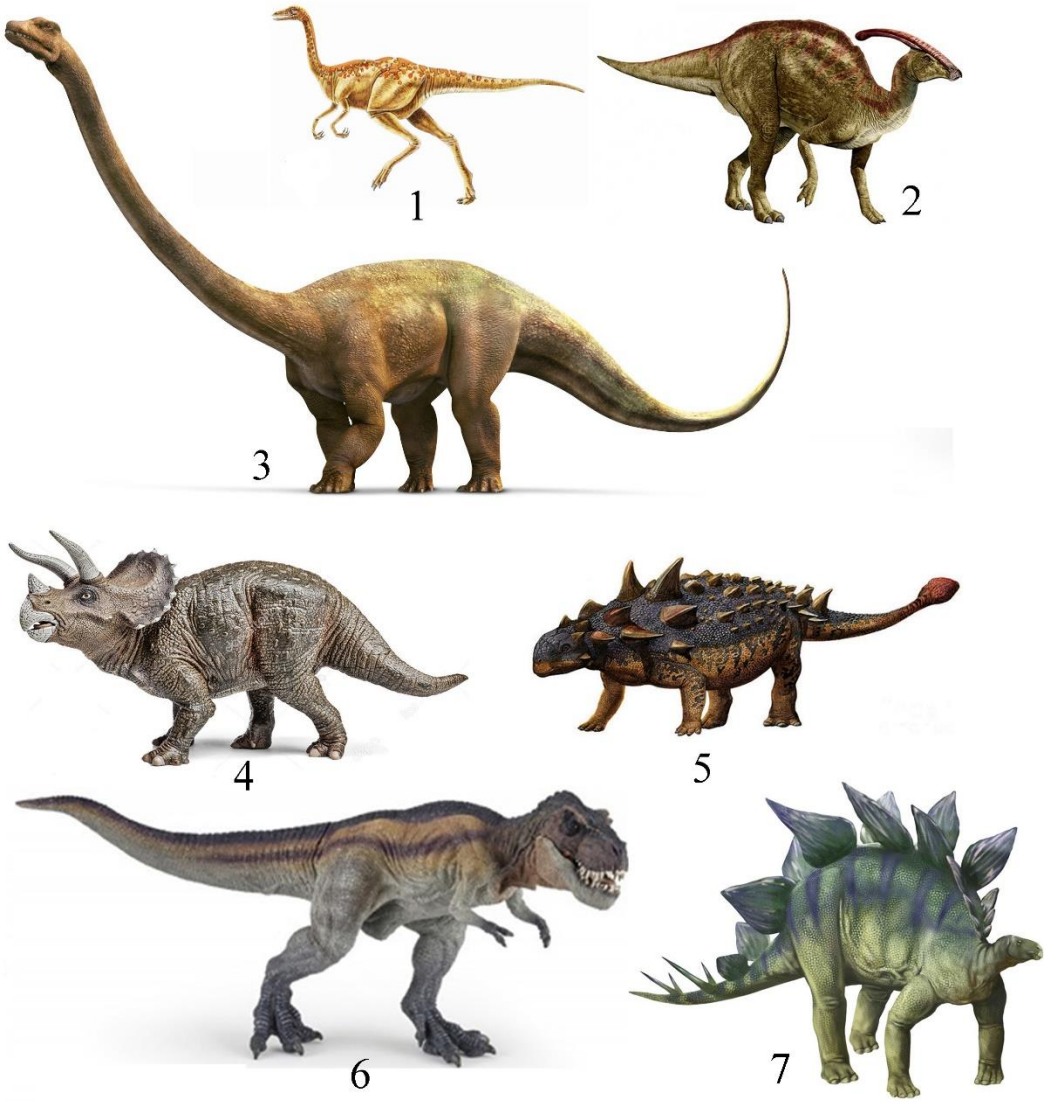

Рис. 18. Різноманіття динозаврів: 1 – струтіомім, 2 – паразауролоф, 3 – диплодок, 4 – трицератопс, 5 – сколозавр, 6 – тиранозавр, 7 – стегозавр.

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. 19). В організації археоптерикса поєднуються з одного боку риси птахів, з іншого – плазунів.

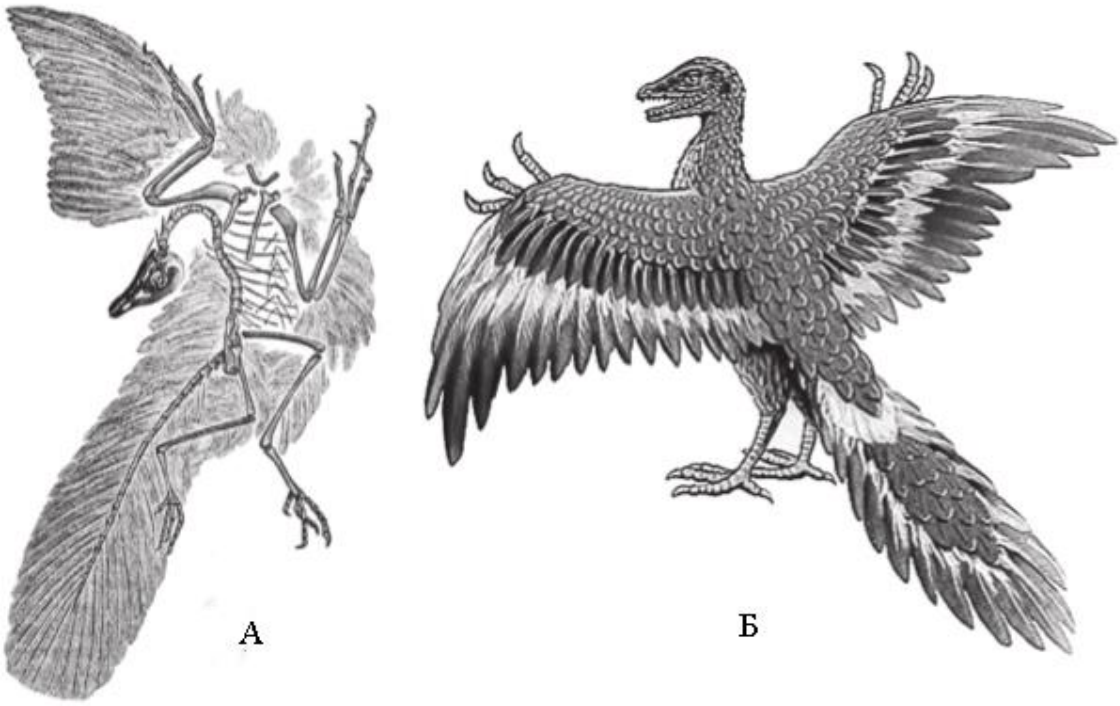

Рис. 19. Археоптерикс: А – відбиток, Б – реконструкція.

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.

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. Із тріасових відкладів відома група звіроподібних рептилій із примітивними тригорбковими зубами – хижі цинодонти (рис. 20).

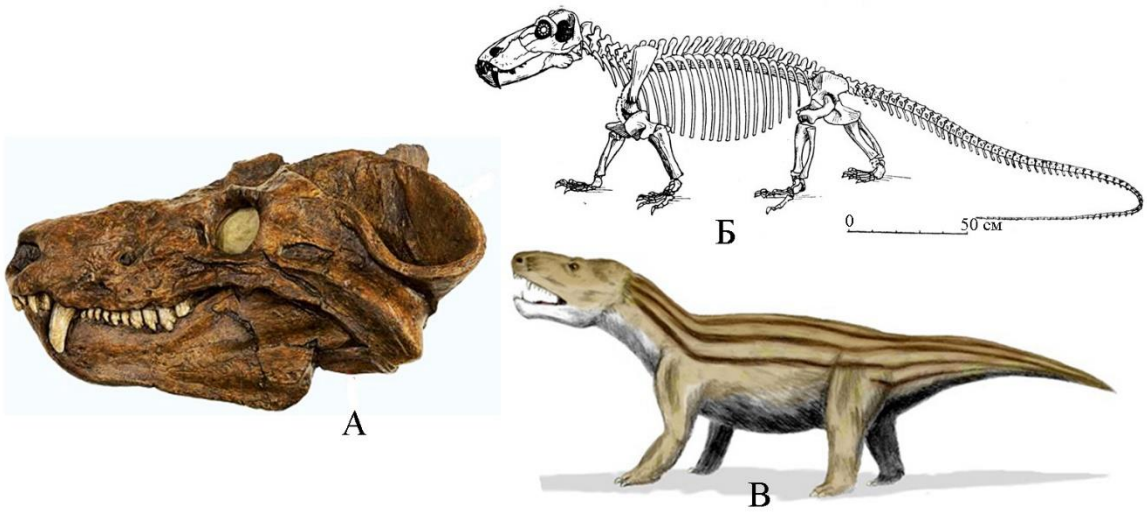

Рис. 20. Ціногнатус: А – скам'янілий череп, Б – скелет, В – реконструкція тіла.

Рекомендована література

1. Білецька М. Г. Історичний розвиток біологічних систем : Методичні рекомендації до практичних занять / М. Г. Білецька, В. С. Теплюк. – Луцьк : ФОП Байбула К. В., 2018. – 94 с.
2. Горобець Л. В. Характеристика основних етапів історії біосфери : Методичні рекомендації до спецкурсу «Історичний розвиток тваринного світу» / Л. В. Горобець. – Київ, 2011. – 68 с.
3. Иорданский Н. Н. Развитие жизни на Земле/ Н. Н. Иорданский – М. :Просвещение,1981. –191 с.
4. Жученко, Г. О. Історична геологія та палеонтологія : конспект лекцій / Г. О. Жученко. - 2-ге вид. зі змінами і доп. – Івано-Франківськ : ІФНТУНГ, 2010. – 136 с.
5. Зоологія хордових:підручник: [для студ.вищ.навч.закл.] / [Й.В. Царик, І.С.Хамар,І. В. Дикий та ін.] ; за ред. проф. Й. В. Царика. – Львів : ЛНУім. Івана Франка, 2013. – 356 с. – Серія «Біологічні Студії».
6. Крочак М. Д. Історична геологія з основами палеонтології. Практикум : навч. посібник / М. Д. Крочак, А. Ш. Мєнасова. – Київ : ВПЦ “Київський університет”, 2011. – 224 с.
7. Кузьменко Л. П.Еволюційна історія хордових : посібник для самостійної роботи студентів / Л. П. Кузьменко, Р. П. Власенко. – Ніжин : НДУ ім. М. Гоголя, 2017. – 115 с.
8. Мороз О. С. Історія біосфери Землі. В 2-х книгах / О. С. Мороз. – К. : Відродження, 1998. – Книга 1 – 288 с.; Книга 2 – 314 с.
9. Мартынов В. В. Основы палеонтологии : Конспект лекций для студентов биологических факультетов / В. В. Мартынов. – Донецк : ДонНУ, 2006. – 164 с.