
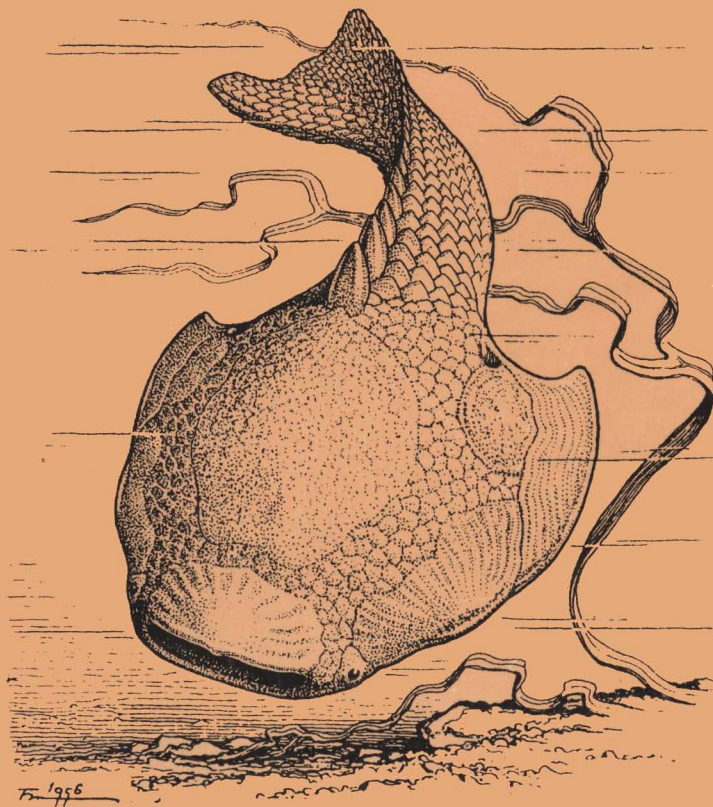


А. О. ИВАНОВ, Г. О. ЧЕРЕПАНОВ  e-copу by AP1

ИСКОПАЕМЫЕ НИЗШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ



ИЗДАТЕЛЬСТВО САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

А.О.Иванов, Г.О.Черепанов

ИСКОПАЕМЫЕ НИЗШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ

Учебное пособие

2-е издание, исправленное



ИЗДАТЕЛЬСТВО С.-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007

<http://jurassic.ru/>

УДК 568+569

ББК 28.1

И20

Рецензенты: д-р биол. наук *А.О.Аверьянов* (Зоологический ин-т РАН),
канд. геол.-минер. наук *Ю. В. Савицкий* (СПбГУ)

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Санкт-Петербургского государственного университета*

Иванов А. О., Черепанов Г. О.

И20 **Ископаемые низшие позвоночные: Учеб. пособие.** — 2-е изд., испр. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2007. — 228 с.

ISBN 978-5-288-04342-0

В учебном пособии приведены современные данные об ископаемых низших позвоночных (бесчелюстных, рыбах и земноводных), их строении и эволюции. Крупные таксономические группы рассмотрены в большинстве случаев до отрядного уровня. Для каждого таксона даны основные сведения о морфологии, составе, времени существования и географическом распространении. Пособие снабжено словарем терминов, геохронологической таблицей, схемой классификации низших позвоночных. Морфологический материал подробно проиллюстрирован.

Книга предназначена для студентов биологических и геологических специальностей, а также для всех интересующихся палеонтологией; может быть использована в качестве справочника по палеонтологии позвоночных.

ББК 28.1

На обложке — реконструкция псаммолеписа
Рисунок А. П. Быстрова

© А. О. Иванов,
Г. О. Черепанов, 2007
© Издательство
С.-Петербургского
университета, 2007

ISBN 978-5-288-04342-0

<http://jurassic.ru/>

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
История развития Земли и органического мира в фанерозое	7
Хордовые	19
Подтип Tunicata (Urochordata). Оболочники	21
Подтип Acraniata. Бесчерепные	25
Подтип Conodontochordata. Коноднтохордаты	—
Подтип Vertebrata. Позвоночные	29
Скелет позвоночных	35
Скелетные ткани	—
План строения скелета	44
Низшие позвоночные и их классификация	49
Класс Agnatha. Бесчелюстные	54
Подкласс Heterostraci. Разнощитковые	59
Подкласс Osteostraci. Костнощитковые	69
Подкласс Galeaspida. Галеаспиды	75
Подкласс Pituriaspida. Питуриаспиды	79
Подкласс Anaspida. Бесщитковые	81
Подкласс Petromyzontida. Миноги	82
Подкласс Thelodonti. Телодонты	84
Надкласс Pisces. Рыбы	88
Класс Acanthodii. Акантоды	92
Класс Placodermi. Пластинкокожие рыбы	98
Класс Chondrichthyes. Хрящевые рыбы	119
Подкласс Elasmobranchii. Пластинчатожаберные	123
Подкласс Subterbranchialia. Субтербранхиалии	137
Класс Osteichthyes. Костные рыбы	144
Подкласс Actinopterygii. Лучеперые рыбы	146
Подкласс Sarcopterygii. Лопастеперые рыбы	162
Надкласс Tetrapoda. Четвероногие	183

Класс Amphibia. Земноводные	187
Подкласс Batrachomorpha (Apsidospondyli). Дугопозвонковые	192
Подкласс Lepospondyli (Urodelidia). Тонкопозвонковые	200
Подкласс Batrachosauria (Reptiliomorpha). Батрахозавры	205
Словарь основных терминов	211
Указатель латинских названий таксонов (до уровня надсемейств)	216
Указатель русских названий таксонов (до уровня надсемейств) ...	219
Условные обозначения	222
Рекомендуемая литература	226

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемая книга фактически является первым томом двухтомного издания по ископаемым позвоночным. В ней приведены данные об ископаемых низших позвоночных (бесчелюстных, рыбах и земноводных), их строении, разнообразии и эволюции. Второй том — Черепанов Г. О. и Иванов А. О. “Ископаемые высшие позвоночные”, опубликованный в 2007 г. (2-е издание), посвящен рептилиям, птицам, тероморфам и млекопитающим. Эти два тома объединены общим планом построения и стилем изложения. Однако отличительной чертой издания является относительная самостоятельность книг.

Первая глава учебного пособия дает представление об истории развития Земли и жизни на ней, начиная с кембрийского периода — времени появления достоверных позвоночных. В этой главе приводятся данные по палеогеографии и сведения об основных этапах развития органического мира. Далее помещены общая характеристика хордовых животных и описание их низших подтипов с учетом как современных, так и ископаемых представителей. Однако основное внимание в пособии уделено подтипу позвоночных. Для животных этой группы приводится вводная часть, где даны общая характеристика позвоночных, описание типов скелетных тканей, строение скелета и его элементов, а также изложена классификация низших позвоночных.

Основная часть содержит описания таксономических групп позвоночных, в большинстве случаев до отрядного уровня. Рассмотрены все наиболее важные и представительные ископаемые отряды. При описании таксона приведены основные сведения в следующих рубриках: общая характеристика группы, состав, возраст, распространение, особенности строения, разнообразие, замечания. В общей характеристике группы представлены внешний вид, образ жизни, размеры. В рубрике “Состав” даны сведения о

таксономической структуре и объеме группы. Геологический возраст указан с детальностью до эпохи, для карбона и перми приведены эпохи старого варианта геохронологической шкалы. Данные о географическом распространении приведены только для наземных позвоночных.

Книга богато иллюстрирована и снабжена филогенетическими схемами. Большинство рисунков изменено относительно оригиналов, о существенных изменениях указано в подписях. На иллюстрациях обозначены элементы скелета в виде сокращений латинских названий (даны курсивом), их расшифровка приведена в таблице условных обозначений. Небольшое число сокращений, в частности географических названий на палеогеографических картах и некоторых морфологических (не скелетных) терминов, дано кириллицей и расшифровано в подписях к рисункам. В книге имеется краткий словарь морфологических и общебиологических терминов, указатель латинских и русских названий таксонов.

Авторы сердечно благодарны доктору биологических наук А.О.Аверьянову и кандидату геолого-минералогических наук Ю.В.Савицкому за полезные советы и ценные замечания.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЗЕМЛИ И ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА В ФАНЕРОЗОЕ

Фанерозой — последний эон в истории Земли. В отличие от более ранних архейского и протерозойского эонов (времени зарождения жизни и развития ее бесскелетных форм), общая длительность которых составляет приблизительно 3,5 млрд лет, продолжительность фанерозоя невелика — 545 млн лет. Фанерозой подразделяется на три эры: палеозойскую, мезозойскую и кайнозойскую (табл. 1). Начало фанерозоя характеризуется формированием скелетной биоты (“кембрийская скелетная революция”), представленной почти всеми типами животных и низших растений. Именно благодаря развитию минерального скелета редкие до этого находки ископаемых организмов становятся массовыми. В течение фанерозоя происходили масштабные геотектонические процессы (рис. 1, 2): образовывались и распадались континенты, появлялись и исчезали океаны, возникали и разрушались горные системы, значительно колебался уровень Мирового океана. Все это, посредством абиотических факторов, оказало серьезное влияние на эволюцию животного и растительного мира.

Ниже приводится краткое описание основных палеогеографических и экологических изменений в истории Земли, на фоне которых происходила эволюция позвоночных животных.

Таблица 1. Геохронологическая шкала фанерозоя

Эра	Период		Эпоха		Время, млн лет
Кайнозой (Kz)	Четвертичный	Q	Голоцен (2)		1,8 24 65
			Плейстоцен (1)		
	Неоген	N	Плиоцен (2)		
			Миоцен (1)		
	Палеоген	P	Олигоцен (3)		
			Эоцен (2)		
Палеоцен (1)					
Мезозой (Mz)	Мел	K	Поздняя (2)		141 205 251
			Ранняя (1)		
	Юра	J	Поздняя (3)		
			Средняя (2)		
			Ранняя (1)		
	Триас	T	Поздняя (3)		
			Средняя (2)		
			Ранняя (1)		
	Палеозой (Pz)	Пермь	P*	Поздняя (2)	
Ранняя (1)				Гваделупская	
Карбон		C*	Поздняя (3)	Предуральская	298
			Средняя (2)		
			Ранняя (1)		
Девон		D	Поздняя (3)	Пенсильванская	354
			Средняя (2)		
			Ранняя (1)		
Силур		S	Пржидольская (4)	Миссисипская	408
			Лудловская (3)		
			Венлокская (2)		
			Лландоверийская (1)		
Ордовик	O	Поздняя (3)	434		
		Средняя (2)			
		Ранняя (1)			
Кембрий	Є	Поздняя (3)	490		
		Средняя (2)			
		Ранняя (1)			
					545

* Для карбона и перми приведены два варианта деления на эпохи: слева — используемый в данном издании, справа — предложенный Международным геологическим конгрессом в 2000 г.

Палеозойская эра

Палеозойская эра — самая длительная эра фанерозоя. Ее продолжительность около 295 млн лет (545–251 млн лет назад). Палеозой подразделяется на шесть периодов: кембрийский, ордовикский, силурийский, девонский, каменноугольный и пермский.

Кембрийский период (кембрий). Продолжительность около 55 млн лет (545–490 млн лет назад). В начале периода суша была представлена несколькими материками, расположенными в основном в Южном полушарии: Гондваной (включающей Южно-Американскую, Африканскую, Антарктическую, Австралийскую платформы, а также Индостан и Китай), Лаврентией (Северо-Американская платформа), Балтикой (Европейский щит), Сибирью и Казахстаном. Их омывал единый океан Панталасса. Лаврентия и Балтика были разделены океаном Япетус. Кембрийский период характеризуется массовым появлением животных, обладающих твердым органическим скелетом или минеральным скелетом, построенным разнообразными материалами: фосфатами, карбонатами или кремнеземом. В течение этого периода появились основные типы животных, в том числе хордовые. Сформировавшаяся в кембрии морская биота отличалась большим разнообразием. Основу экосистем составляли цианобионты и красные водоросли, формировавшие известковые постройки — биогермы. Кроме водорослей и бактерий интенсивными рифостроителями являлись также археоциаты и губки. Важнейшим элементом экосистем (до 60% видов палеофауны) были трилобиты — древние членистоногие, преимущественно детритофаги. Донное сообщество (бентос) составляли также кишечнорастворимые, черви, мелкие ракообразные, разнообразные моллюски, беззамковые и замковые брахиоподы и примитивные иглокожие. В толще воды обитали фораминиферы, радиолярии, первые граптолиты и хордовые. На суше в кембрийское время обитали только бактерии, грибы и, возможно, лишайники. Эти организмы являлись первыми почвообразователями. Благодаря их деятельности в конце кембрия были созданы условия для появления наземных животных. Ими стали черви (олигохеты) и многоножки.

Ордовикский период (ордовик). Продолжительность около 56 млн лет (490–434 млн лет назад). В ордовике существовали в основном те же материки, что и в кембрийское время. Лаврентия и Балтика сблизилась, от Гондваны отделились Южный и Северный Китай. Для этого периода характерно повышение уровня Мирового океана, что привело к обширной трансгрес-

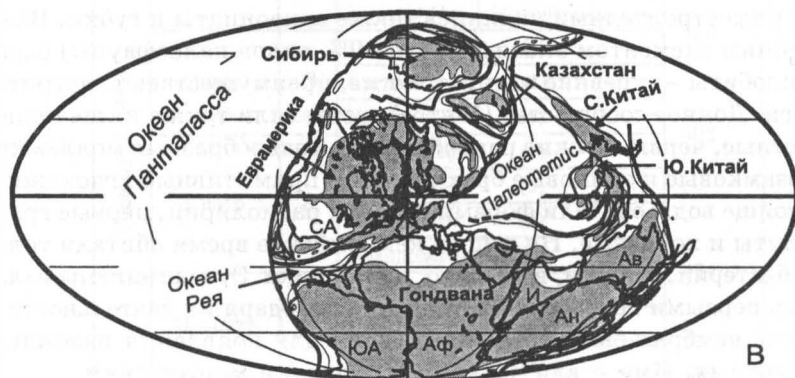
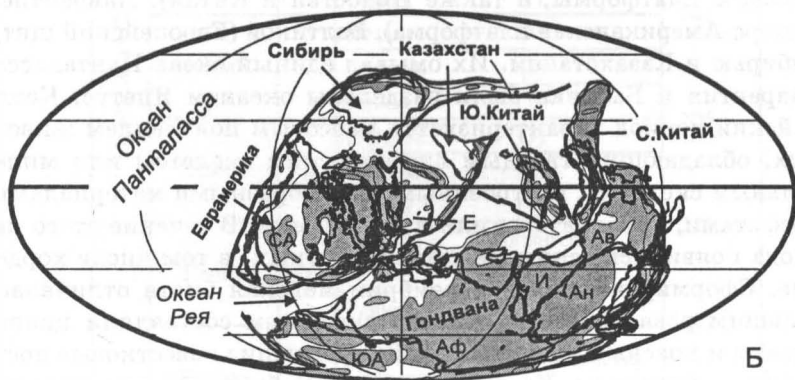


Рис. 1. Палеогеографические карты палеозоя (Golonka et al., 1994, с изменениями).

А — поздний кембрий (514 млн лет назад). Б — ранний девон (390 млн лет назад). В — ранний карбон (342 млн лет назад). Сокращения: Ав — Австралия, Ан — Антарктида, Аф — Африка, Е — Европа, И — Индия, СА — Северная Америка, ЮА — Южная Америка.

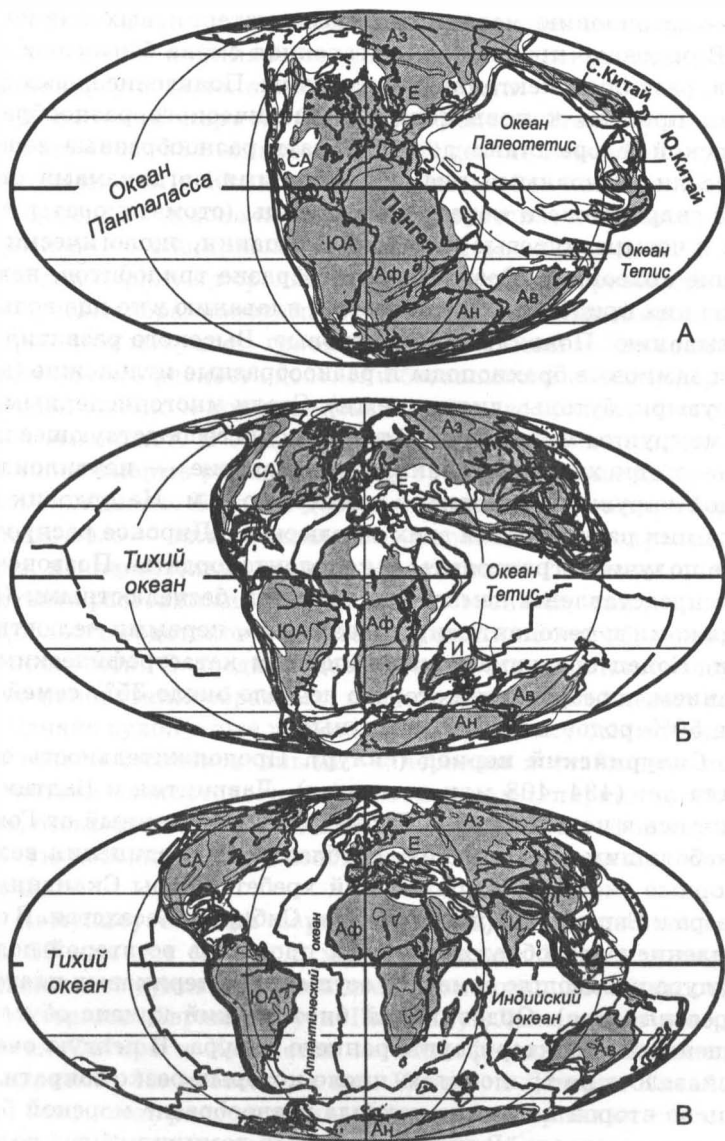


Рис. 2. Палеогеографические карты мезозоя и кайнозоя (Golonka et al., 1994, с изменениями).

А — ранний триас (237 млн лет назад). Б — поздний мел (94 млн лет назад). В — неоген, миоцен (14 млн лет назад). Сокращения: Аз — Азия, остальные сокращения см. рис. 1.

сии — затоплению морскими водами материковых низменностей. В ордовике произошла постепенная смена бентосных сообществ, развились nektonные экосистемы. Появление новых форм жизни привело к повышению биологического разнообразия. В морской флоре стали доминировать разнообразные зеленые водоросли. Основными рифообразующими организмами становятся гидроидные и коралловые полипы (стоматопораты, табуляты и четырехлучевые кораллы) и мшанки, экологически сменившие археоциат. Возросло разнообразие трилобитов, некоторые из них приобрели способность к плаванию в толще воды и к свертыванию. Появились хелицеровые. Высокого развития достигли замковые брахиоподы и разнообразные иглокожие (морские пузыри, бутоны, лилии и ежи). Стали многочисленными основные группы моллюсков. В толще воды господствующее положение среди хищников заняли головоногие — наутилоидеи с прямой наружной раковиной длиной до 3 м. На ордовик пришелся пик разнообразия этих моллюсков. Широкое распространение получили граптолиты и конодонт хордаты. Позвоночные были представлены немногочисленными бесчелюстными (гетеростраками и телодонтами) и, возможно, первыми челюстноротыми. Конец ордовика отмечен первым катастрофическим вымиранием, в результате которого исчезло около 35% семейств и более 50% родов морских животных.

Силурийский период (силур). Продолжительность около 26 млн лет (434–408 млн лет назад). Лаврентия и Балтика соединились в новый блок — Еврамерику, отделенный от Гондваны небольшим океаном Рея. В области их соединения возникли горные системы: Аппалачский хребет и горы Скандинавии. С севера к Еврамерике приблизились Сибирь и Казахстан. В связи с усилением горообразовательных процессов во второй половине силура произошло заметное осушение материковых платформ (регрессия моря). Ордовикский биотический кризис обусловил обедненный характер фауны раннего силура. В первую очередь это сказалось на трилобитах, число которых резко сократилось. Лишь во второй половине периода разнообразие морской биоты несколько возросло. В группе кораллов доминирующее положение заняли табуляты. Увеличилось разнообразие прямораковинных головоногих моллюсков, замковых брахиопод и иглокожих. Среди членистоногих широко распространены трилобиты и гигантские хищники — ракоскорпионы. Позвоночные представлены большинством групп бесчелюстных и основными классами рыб: акантодами, плакодермами и костными рыбами. Конец периода характеризовался распространением сосудистых расте-

ний — риниофитов и плауновидных, образовавших заросли на мелководье и в приливно-отливной зоне морских побережий. Наземная фауна пополнилась скорпионами.

Девонский период (девон). Продолжительность около 54 млн лет (408–354 млн лет назад). В девоне Еврамерика постепенно смещается в Южное полушарие и сближается с Гондваной. С середины девона началась трансгрессия, которая привела к образованию обширных эпиконтинентальных морей. В морских водах наряду с кораллами, среди которых преобладали четырехлучевые, брахиоподами и морскими лилиями широкое распространение получили головоногие моллюски — аммоноидеи. Максимального расцвета достигли бесчелюстные, плакодермы и акантоды, однако к концу девона первые две группы почти полностью вымирают. В большом разнообразии представлены костные лопастеперые рыбы, к началу среднего девона распространились хрящевые. В конце девона появились первые четвероногие животные — ихтиостегалии и антракозавры, сохранившие, однако, исключительно водный образ жизни. Освоение суши сосудистыми растениями привело к существенному снижению эрозии в области водотоков и к интенсификации почвообразовательных процессов. В среднем девоне на суше появились первые леса из папоротникообразных, плауновидных и хвощевых растений. Однако сухопутные животные по-прежнему были представлены только беспозвоночными — червями и ставшими многочисленными членистоногими (многоножками, пауками, скорпионами, бескрылыми насекомыми). Постепенно они сформировали широкую кормовую базу, необходимую для выхода на сушу позвоночных.

Каменноугольный период (карбон). Продолжительность около 56 млн лет (354–298 млн лет назад). В начале карбона большая часть суши собрана в два близко расположенных крупных материка: Еврамерику и Гондвану. Лежащие в северных широтах Сибирь и Казахстан имеют тенденцию сближения с Еврамерикой. На востоке от них Южно- и Северно-Китайский блоки замыкают расположенный между материками океан Палеотетис. В Еврамерике (кроме ее северной оконечности) установился жаркий и влажный климат, Гондвана в области Южного полюса испытала оледенение. В тропиках широкое распространение получили заболоченные леса, образованные гигантскими хвощами (каламитами), древовидными плаунами (лепидодендронами) и папоротниками. Их остатки сформировали торфяники, превратившиеся затем в залежи каменного угля. В середине периода в умеренных климатических зонах началось распрост-

ранение хвойных растений (кордаитовых и глоссоптериевых). К концу карбона произошла дифференциация до этого единообразной наземной растительности на обособленные фитогеографические области: Еврамерийскую, Катазиатскую, Ангарскую и Гондванскую. В морской фауне беспозвоночных значительную роль играют фораминиферы, четырехлучевые кораллы, брахиоподы, гониатиты и иглокожие. Пресные воды освоили двустворчатые моллюски и остракоды. Среди морских позвоночных ведущее положение заняли хрящевые и костные рыбы (палеониски). Пресные водоемы заселены постоянноводными и амфиботическими земноводными. В середине карбона последние дали начало истинно наземным позвоночным (амниотам), ранние представители которых были мелкими насекомоядными животными. Уже в это время амниоты подразделены на завропсидную и теропсидную группы.

Пермский период (пермь). Продолжительность около 47 млн лет (298–251 млн лет назад). Гондвана соединилась с Еврамерикой, образовав суперконтинент Пангею. В районе их соприкосновения возникли новые горные хребты (горы Атласа, Центрально-Американские Кордильеры). Раскрылся океан Тетис. Моря отступили, климат стал континентальным и сухим (аридным). Во внутренних районах Пангеи образовались пустыни. В области Южного полюса вновь возникло обширное континентальное оледенение. К концу перми на суше почти исчезли древовидные папоротники, хвощи и плауны. Широкое распространение получили сухолюбивые голосеменные растения — кордаиты, хвойные, цикадовые, гинкговые. В фауне сохранялось относительное обилие лабиринтодонтов, но при этом резко возросло разнообразие амниот. Среди них появились крупные растительноядные и хищные формы (парейазавры, пеликозавры, терапсиды). Конец перми ознаменовался крупнейшим вымиранием древних организмов. Исчезли табуляты, четырехлучевые кораллы, большинство палеозойских брахиопод, некоторые группы иглокожих и головоногих моллюсков, трилобиты, многие палеозойские группы рыб (в первую очередь хрящевых, акантод и лопастеперых), некоторые линии земноводных и амниот, ряд споровых растений. Только морская фауна потеряла 40–50% семейств и около 70% родов.

Мезозойская эра

Продолжительность мезозойской эры около 186 млн лет (251–65 млн лет назад). Мезозой подразделяется на три периода: триасовый, юрский и меловой.

Триасовый период (триас). Продолжительность около 46 млн лет (251–205 млн лет назад). Суша представляла собой огромный континент Пангею, протянувшийся от Южного до Северного полюса. В целом триасовый период характеризовался морской регрессией. Только в позднем триасе началась трансгрессия. Климат, засушливый в раннем триасе, к концу периода стал влажным (гумидным). Постепенно исчезла резко выраженная в перми широтная климатическая зональность. Вновь большое распространение получили папоротники и хвощи, хотя преобладающим элементом фитоценозов оставались голосеменные. К концу триаса флора Земли претерпела значительную перестройку, вместо прежних фито-гео-графических областей возникли новые (Австралийская, Евро-Синийская и Сибирско-Канадская). В триасе произошло значительное обновление морской и наземной фаун. Высокого развития достигли шестилучевые кораллы, цератиты и аммониты, новые группы фораминифер, двустворчатых моллюсков и иглокожих. Появились внутрираковинные головоногие моллюски. Полностью исчезли конодонтохордаты. Среди рыб еще более уменьшилось число хрящевых. Примитивных палеонисков постепенно сменили новые костные рыбы (неоптеригии), имеющие развитый плавательный пузырь; в середине триаса появились первые костистые. Таким образом, в триасе сформировалась разнообразная нектонная ихтиофауна. Она стала обильной пищевой базой для перешедших к водному образу жизни хищных пресмыкающихся (ихтиозавров и синаптозавров). К середине триаса на суше исчезли крупные хищные и растительноядные тероморфы, преобладающими животными в крупноразмерном классе стали завропсиды, представленные архозаврами-текодонтами. В конце триаса появились первые динозавры и млекопитающие. В целом биота триаса имела переходный характер, она сочетала в себе вымирающие палеозойские реликты и народившиеся мезозойские группы организмов.

Юрский период (юра). Продолжительность около 64 млн лет (205–141 млн лет назад). В начале юры произошел разкол Пангеи на южный и северный блоки, раскрылась Центральная Атлантика. Северный и Южный Китай соединились с азиатской частью северного блока, закрыв океан Палеотетис. К концу юры южный блок распался на три: Африко-Южноамериканский, Австрало-Антарктический и Индийский. Раннеюрская и среднеюрская эпохи были временем наивысшей увлажненности (гумидизации) климата в мезозое, в поздней юре климат стал более

аридным. Юрская флора характеризуется развитием папоротников и голосеменных. Расцвета достигли цикадовые, беннеттитовые, гинкговые и хвойные. В морях большого разнообразия достигли аммониты и белемниты, двустворчатые и брюхоногие моллюски, губки, морские ежи. Ихтиофауна в основном представлена хрящевыми неоселяхиями и разнообразными хрящекостными и цельнокостными рыбами. К концу периода почти полностью вымерли лабиринтодонты, им на смену пришли современные группы земноводных (хвостатые и бесхвостые). В морских и наземных экосистемах доминировали гигантские пресмыкающиеся — ихтиозавры и плезиозавры, ящеротазовые и птицетазовые динозавры. Широкое распространение получили летающие ящеры — птерозавры. Разнообразнее стали млекопитающие, представленные мелкими насекомоядными и растительноядными формами. В поздней юре появились первые птицы.

Меловой период (мел). Продолжительность около 76 млн лет (141–65 млн лет назад). В раннем мелу обособились Северная Америка и Евразия (без Индостана), появилась океаническая впадина Северной Атлантики. Южная Америка отошла от Африки, раскрыв Южную Атлантику. Африка и Индия приблизились к Евразии, что привело к расширению Индийского океана. Для раннего мела отмечена слабая регрессия, после которой наступила длительная позднемеловая трансгрессия. Повсеместно, за исключением узких приполярных областей, установился теплый и влажный климат. В середине мелового периода произошла смена растительных сообществ: ранее преобладавшие папоротникообразные и голосеменные заместились покрытосеменными (цветковыми) растениями. С распространением цветковых резко возросли обилие и разнообразие насекомых, появились их общественные формы. В море широкого распространения достигли фораминиферы, моллюски, в том числе прикрепленные двустворчатые (рудисты), костистые рыбы, плезиозавры и морские ящерицы — мозазавры. На суше преобладали растительноядные и хищные динозавры. В воздушной среде увеличилось разнообразие зубастых птиц при постепенном уменьшении числа птерозавров. Появились продвинутые беззубые птицы и первые плацентарные млекопитающие. Конец мелового периода ознаменован глобальным вымиранием животных и некоторых групп высших растений: исчезают аммониты, белемниты, рудисты, динозавры, летающие и морские ящеры, древние группы птиц, из растений — беннеттитовые. На рубеже мела и палеогена биота потеряла около 16% семейств и 50% родов животных.

Кайнозойская эра

Продолжительность кайнозойской эры около 65 млн лет. Кайнозой подразделяется на три периода: палеогеновый, неогеновый и четвертичный.

Палеогеновый период (палеоген). Продолжительность около 41 млн лет (65–23,8 млн лет назад). В раннем палеогене произошло расхождение Австралии и Антарктиды. Индийский массив соединился с Евразией, вызвав образование горных систем Памира и Гималаев. Сближение Африканского блока с Европой сузило акваторию океана Тетис до размеров Средиземного моря. В результате фаз Альпийского горообразования сформировались осевые хребты Атласа, Пиренеев, Альп, Карпат, Крыма, Кавказа. В раннем и среднем палеогене климат оставался теплым и влажным, только к концу этого периода произошли общее понижение температуры и заметная аридизация. В растительном мире господствуют покрытосеменные. В первой половине палеогена большая часть суши покрыта вечнозелеными лесами, во второй половине в средних широтах они постепенно сменились листопадными. В аридных зонах Земли широкое распространение получили степи. Палеоген открыл новый этап развития животного мира. Среди рыб господствующее положение заняли костистые. Хрящевые рыбы, хотя и остались заметным элементом морских экосистем, не многочисленны. На суше доминируют птицы и млекопитающие. Разнообразие рептилий ограничено чешуйчатыми, крокодилами и черепахами. К середине периода возникли основные отряды млекопитающих, к этому времени появились их гигантские формы. Нарастающая изоляция материков привела к обособлению новых биогеографических провинций. Южная Америка и Австралия представляли собой центры развития сумчатых. На остальных материках широкое распространение получили более продвинутые млекопитающие — плацентарные.

Неогеновый период (неоген). Продолжительность около 22 млн лет (23,8–1,78 млн лет назад). В неогеновый период сформировался современный географический облик Земли. Происходило постепенное похолодание. В начале неогена наступило оледенение Антарктиды, к концу периода льды образовались в горных районах всех материков. Постепенно возникла современная широтная климатическая зональность с относительно узкой зоной теплого климата (тропического и субтропического) и широкими умеренными и холодными областями. Характер растительности стал близок к нынешнему. К концу неогена в при-

полярных областях континентов распространились хвойные леса, появились тундры. Изоляция Австралии способствовала сохранению ее реликтовой фауны сумчатых и однопроходных. Вторжение в Южную Америку североамериканских форм млекопитающих привело к вымиранию многих обитавших здесь эндемичных видов (в первую очередь сумчатых и копытных). Берингов мост между Евразией и Северной Америкой способствовал формированию единой голарктической фауны и флоры.

Четвертичный период (антропоген). Продолжительность около 2 млн лет. Четвертичный период отличается многократными сменами похолоданий (ледниковых эпох) и потеплений (межледниковий). Во время похолоданий в высоких широтах возникали обширные континентальные оледенения, при этом значительно (на 100–150 м) понижался уровень океана. Резко сужались зоны тропического и субтропического поясов. На перигляциальных (окружающих ледник) территориях устанавливался холодный и сухой климатический режим. Здесь складывалась специфическая экосистема — тундростепь, отличающаяся высокой продуктивностью трав и обилием пастбищных копытных и хищников (мамонтовая фауна). Во время межледниковий континентальные ледяные щиты стаивали, уровень морских вод повышался. Эти климатические изменения приводили к интенсивному перераспределению животных и растений, в результате чего было достигнуто современное состояние биосферы. Одно из важнейших событий антропогена — появление человека.

ХОРДОВЫЕ

Тип хордовые (Chordata) относится к группе вторичноротых животных, в которую наряду с ними входят иглокожие (Echinodermata), хетогнаты (Chaetognatha), кальцехордовые (Calcichordata), полухордовые (Hemichordata) и погонофоры (Pogonophora). В отличие от первичноротых у вторичноротых животных ротовым отверстием является не бластопор (первичный рот), а прорыв кишечной полости на противоположном от бластопора конце тела зародыша. Развитие хордовых происходит с формированием трех зародышевых листков: наружного — эктодермы, внутреннего — энтодермы, и срединного — мезодермы. Клетки эктодермы образуют кожный эпителий (эпидермис), кожные железы, нервную систему и органы чувств. Из энтодермы развивается кишечный эпителий, пищеварительные железы и железы внутренней секреции. В образовании органов дыхания может принимать участие как эктодерма, так и энтодерма. Внутренний слой кожи (кориум, или дерма), мускулатура, скелет, кровеносная, выделительная и половая системы являются в основном производными мезодермы.

Хордовые животные характеризуются двусторонней (билатеральной) симметрией и развитием вторичной полости тела — целома. В целомической полости лежат кишка и ее производные, сердце, почки, половые железы (гонады). Боковая мезодерма хордовых разбита на сегменты (сомиты), дающие начало двигательной (соматической) мускулатуре — миомерам, разделенным соединительнотканными перегородками — миосептами. Тело хордовых дифференцировано минимум на два отдела: туловищный (с целомом) и хвостовой (без целомической полости). Опору тела составляет внутренний осевой скелет — хорда. Она представляет собой сплошной упругий стержень, состоящий из клеток мезодермального происхождения. У низших хордовых и низших позвоночных хорда сохраняется в течение всей жизни. У высших позвоночных она имеется только на эмбриональных стадиях развития, а во взрослом состоянии полностью замещается позвончиком. Центральная нервная система представлена лежащей над хордой нервной трубкой. Она обычно дифференцирована на головной и спинной мозг. Нервная трубка образуется в виде продольного впячивания эктодермы на спинной (дорсальной)

стороне тела зародыша. Под осевым скелетом располагается сквозной пищеварительный тракт, открывающийся спереди ротовым, а сзади анальным отверстием. Уникальной чертой хордовых является наличие в передней части пищеварительного тракта (глотке) боковых отверстий — жаберных щелей, открывающихся наружу или в особую околожаберную (атриальную) полость. У наземных позвоночных жаберные щели имеются только у эмбрионов. Для большинства хордовых (за исключением оболочников) характерна замкнутая кровеносная система. Центральным органом кровообращения является сердце (отсутствует только у бесчерепных). Оно лежит под пищеварительной трубкой на брюшной (вентральной) стороне тела. Кровь по брюшным сосудам течет в переднем, а по спинным — в заднем направлении.

Хордовые имеют несколько существенных отличий от большинства вторичноротых. Это прежде всего трубчатое строение и дорсальное расположение центральной нервной системы, наличие жаберных отверстий в передней части пищеварительной трубки, вентральное положение сердца, обратное по сравнению с беспозвоночными направление тока крови.

Общая классификация хордовых выглядит следующим образом:

Тип Chordata. Хордовые

Подтип Tunicata (Urochordata). Оболочники (Личиночнохордовые)

Подтип Acraniata. Бесчерепные

Подтип Conodontochordata. Конодонтдохордаты

Подтип Vertebrata. Позвоночные

Первые три подтипа образуют группу низших хордовых, которая противопоставляется высшим хордовым — позвоночным. Некоторые авторы объединяют Acraniata, Conodontochordata и Vertebrata в раздел Euchordata. Подтипы Tunicata и Acraniata не имеют твердых скелетных образований, вследствие чего их ископаемые остатки крайне редки, встречаются в виде отпечатков и их интерпретация неоднозначна. Поэтому приводимый ниже обзор этих подтипов основан главным образом на современных представителях. Подтип Conodontochordata, напротив, представлен только ископаемыми формами. Подтип Vertebrata включает подавляющее большинство ископаемых и современных представителей хордовых. Вероятные филогенетические связи между подтипами хордовых и классами низших позвоночных отображены в табл. 2.

Таблица 2. Филогения хордовых

Геологический возраст											Таксон						
PR	Pz														Mz	Kz	
	Є			O			S					D					C
1	2	3	1	2	3	1	2	3	4	1	2	3	1	2	3	1	2
-----											Tunicata	} Vertebrata					
-----											Acraniata						
-----											Conodontochordata						
-----											Myxinoidea						
-----											Agnatha						
-----											Placodermi						
-----											Chondrichthyes						
-----											Acanthodii						
-----											Osteichthyes						
-----											Tetrapoda						

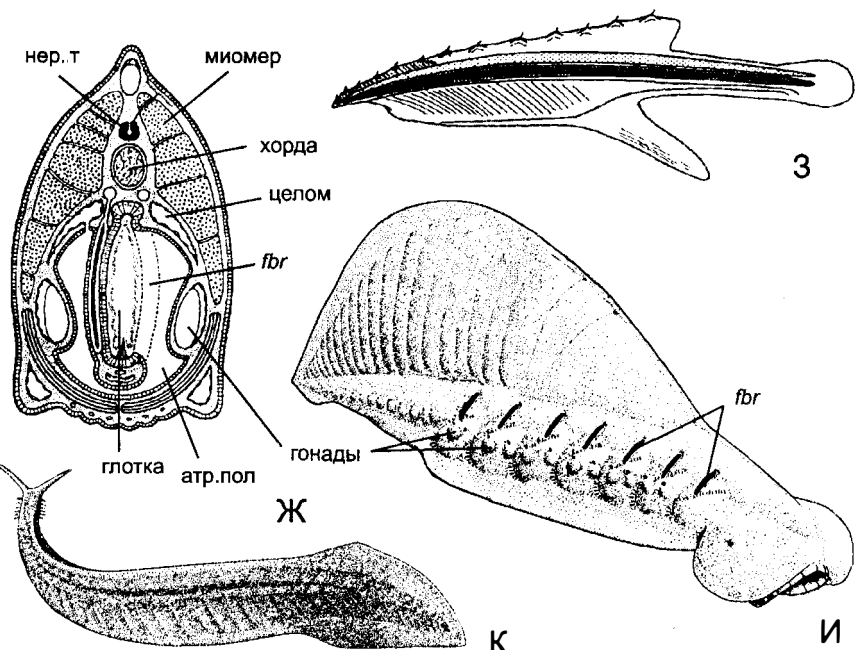
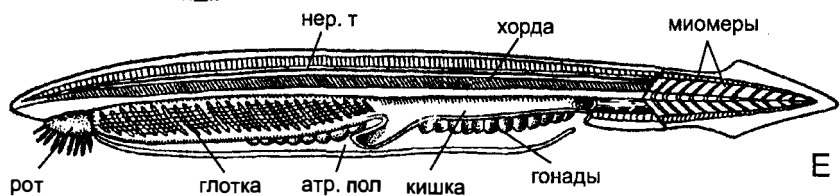
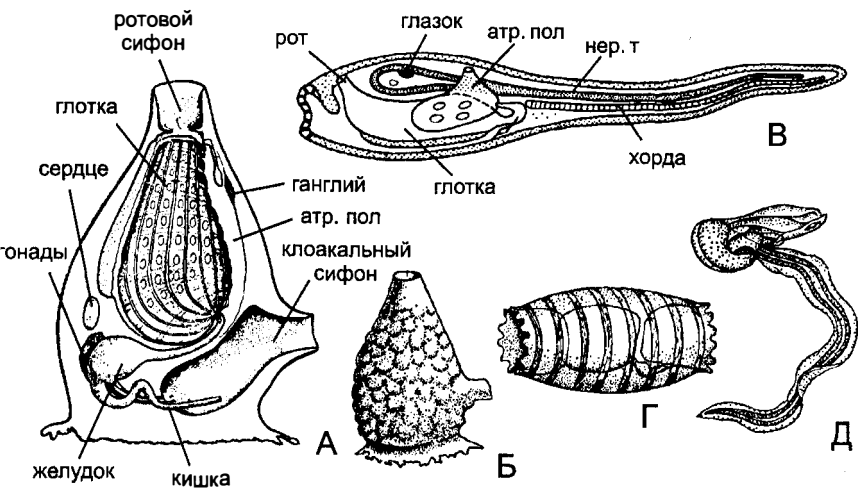
ПОДТИП TUNICATA (UROCHORDATA). ОБОЛОЧНИКИ

Общая характеристика. Оболочники — уклоняющаяся группа хордовых животных, эволюция которых шла в основном по пути морфологической регрессии. Исключительно морские животные, одиночные или колониальные, прикрепленные или свободноплавающие. Большинство видов имеет подвижную личинку, в ходе индивидуального развития претерпевающую превращение (метаморфоз). Питаются пассивно, профильтровывая воду через глоточную полость. Оболочники — это обоеполые животные (гермафродиты). Многие виды способны к бесполому размножению почкованием. Для некоторых групп характерно чередование полового и бесполого поколений. Длина тела одиночных особей от 2–3 мм до 50 см, длина колоний до 14 м.

Состав. Три класса — *Ascidia* (Асцидии), *Salpae* (Сальпы) и *Appendicularia* (Аппендикулярии); несколько ископаемых и около 200 современных родов.

Возраст. Венд (?). Ранний кембрий — современность.

Особенности строения (рис. 3, А–Д). Типичные черты хордовых (нервная трубка, хорда, сегментированная соматическая мускулатура) имеются только в личиночном состоянии. Взрослые (постметаморфозные) особи в связи с переходом к малоподвижному образу жизни эти признаки теряют. Их тело приобре-



тает вид бочонка или мешка с двумя отверстиями — ротовым и клоакальным сифонами. Снаружи животные покрыты оболочкой (туникой), близкой по составу к растительной клетчатке. Под туникой лежит кожно-мускульный мешок (мантия), состоящий из однослойного эпидермиса и двух-трех слоев продольных и поперечных мышц, залегающих в соединительной ткани кориума. Большую часть тела занимает глотка, осуществляющая постоянную фильтрацию воды. Прободающие ее жаберные отверстия открываются в атриальную полость, связанную проходом (атриопором) с клоакальным сифоном, куда открываются протоки гоннад и где находится анальное отверстие. Кровеносная система лакунарного типа. Сердце имеет вид трубки, от одного конца которой отходит сосуд, разветвляющийся в глотке, от другого — сосуд, направляющийся к внутренним органам. Сокращение сердца происходит попеременно в двух направлениях: оно гонит кровь то к глотке, где она насыщается кислородом, то к окружающим внутренним органам лакунам, где она отдает кислород. Центральная нервная система представлена спинным ганглием. Органами выделения служат расположенные в мантийной стенке почечные пузырьки, накапливающие продукты обмена.

Разнообразие. Асцидии — многочисленная группа одиночных и колониальных оболочников. Одиночные формы имеют вид двугорлой банки с близко расположенными ротовым и клоакальным сифонами и прочно прикрепленным к субстрату основанием (подшвой). Колониальные формы могут быть связаны друг с другом только подошвами или объединяться общей туникой, а иногда даже общей клоакальной полостью. Некоторые колониальные асцидии перешли к плавающему образу жизни, используя в качестве двигателя синхронное выбрасывание воды из клоакальных сифонов в общую полость колонии и через ее отверстие наружу.

Рис. 3. Примитивные хордовые: оболочники (А-Д) и бесчерепные (Е-К).

А-В — одиночная асцидия (совр.): А — внутреннее строение взрослой особи, Б — внешний вид, В — внутреннее строение личинки. Г — сальпа-бочоночник (совр.), внешний вид. Д — аппендикулярия (совр.), внешний вид. Е, Ж — строение ланцетника *Branchiostoma* (совр.): Е — продольное сечение, Ж — поперечное сечение. З — *Palaeobranchiostoma* (р. пермь), реконструкция. И — *Yunnanozoon* (р. кембрий), реконструкция. К — *Pikaia* (ср. кембрий), реконструкция. Сокращения: атр. пол — атриальная полость, нер. т — нервная трубка (А-Г — Ромер, Парсонс, 1992, с изменениями; Д — Гиляров, 1989; Е — Наумов, 1973; Ж — Briggs, Kear, 1995; З — Oelofsen, Looock, 1981; И — Dzik, 1995, с изменениями; К — Briggs et al., 1994).

Сальпы — пелагические оболочники, способные к реактивному движению. Тело внешне напоминает бочонок: ротовой и клоакальный сифоны расположены на противоположных его концах, мускульные ленты мантии охватывают тело животного наподобие обручей. В результате последовательных сокращений мускулатуры вода прогоняется из полости глотки в расположенную позади нее атриальную полость, затем в клоакальный сифон и наружу. Благодаря этому животное толчками продвигается вперед. Для сальп характерно чередование бесполого и полового поколений, обычно связанное с формированием больших состоящих из разных по морфологии особей (полиморфных) колоний. У подвижной бесполой особи формируется специальный вырост — почкородный столон, по бокам которого развиваются почки, постепенно превращающиеся в цепочку многочисленных дочерних особей. По мере созревания половые особи покидают колонию и переходят к размножению.

Аппендикулярии — мелкие одиночные плавающие оболочники; вероятно, пedomорфные формы. Ротового и клоакального сифонов нет. Атриальная полость отсутствует. Жаберные отверстия открываются наружу, их число ограничено одной парой. Ротовое отверстие окружено ловчей сетью из слизистых нитей. Сохраняется длинный подвижный хвост, внутри которого расположены хорда, дорсальный нервный ствол и сегментированные мышцы. Настоящей туники нет. Слизистые выделения клеток мантии формируют прозрачный обтекаемый по форме домик с двумя отверстиями: передним и задним. В результате работы хвоста между этими отверстиями создается ток воды, который используется для добывания пищи и передвижения животного. Аппендикулярии представлены только половыми особями, жизненный цикл которых заканчивается размножением.

Замечания. Наиболее ранние отпечатки (*Yarnemia*), возможно принадлежащие оболочникам, описаны из докембрийских отложений Восточной Европы. К несомненным оболочникам относят фоссилии из раннего кембрия Китая (*Cheungkongella*), позднего кембрия Северной Америки (*Palaeobotryllus*) и перми Италии (*Permosoma*), а к аппендикуляриям — из раннего кембрия Китая. Начиная с юры оболочники известны в основном по минерализованным спикулам, которые входили в состав туники ряда асцидий. Однако некоторые палеонтологи считают, что эти спикулы принадлежали губкам.

ПОДТИП ASCRANIATA. БЕСЧЕРЕПНЫЕ

Общая характеристика. Бесчерепные — примитивная группа морских свободноплавающих хордовых. Ведут малоподвижный придонный образ жизни, добывая пищу при помощи фильтрации воды через глотку. Раздельнополые животные. Развитие проходит со стадией личинки. Длина тела около 5 см.

Состав. Один класс — Cephalochordata (Головохордовые); три-пять ископаемых и четыре современных рода.

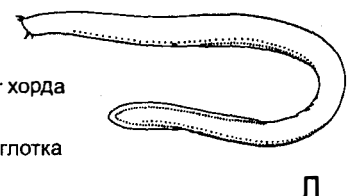
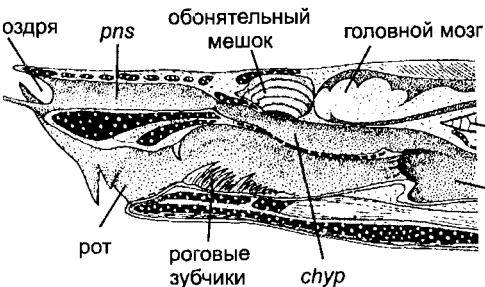
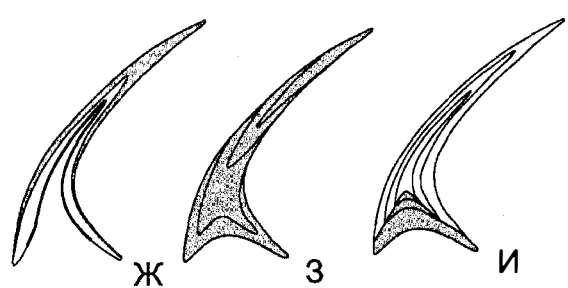
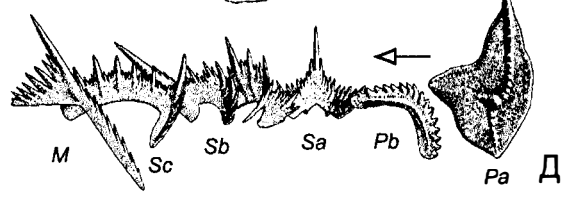
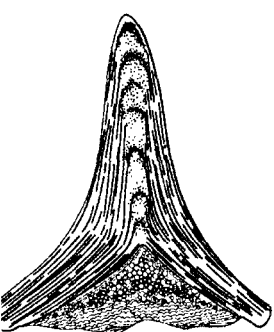
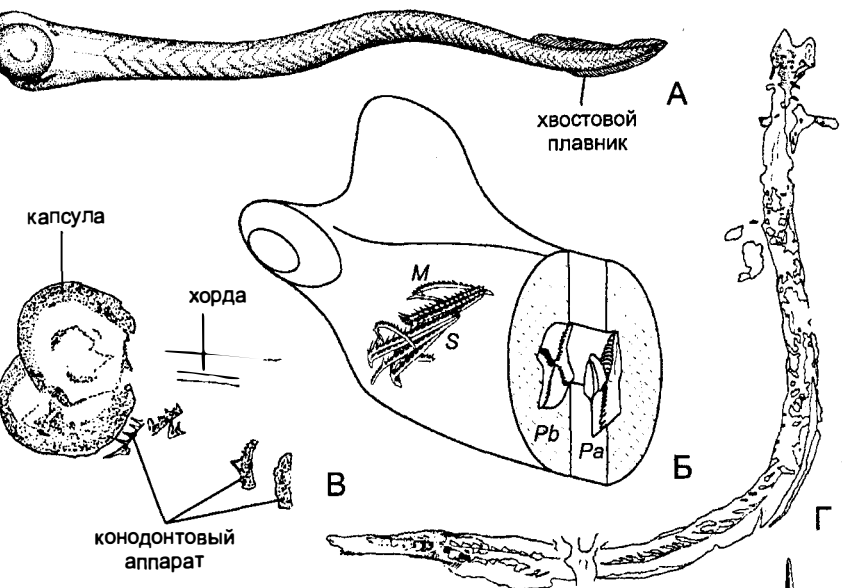
Возраст. Ранний кембрий — современность.

Особенности строения (рис. 3, Е–К). Тело ланцетовидной формы. Головной отдел не обособлен. Вдоль спины и на хвосте имеется кожная плавниковая складка. На переднем конце расположена предротовая воронка, окаймленная щупальцами. Глотка обширная, ее пронизывают около 100 жаберных щелей, открывающихся в атриальную полость. Хорда тянется от переднего до заднего конца тела. Нервная трубка не дифференцирована на отделы, спереди она не доходит до конца хорды. Органы чувств не развиты. Кровеносная система замкнутая. Сердца нет, движение крови по сосудам осуществляется посредством сокращений брюшной аорты. Мускулатура сегментирована. Органы выделения представлены множественными выделительными канальцами — нефридиями. Гонады многочисленные.

Замечания. Древнейшие представители бесчерепных описаны из раннего кембрия Китая (*Cathaymyrus*) и среднего кембрия Северной Америки (*Pikaia*). Другие фоссилии из ранней перми Южной Африки (*Palaeobranchiostoma*), бесспорно относящиеся к подтипу, ближе всего по морфологическим чертам к современным головохордовым. Возможно, что к этому классу относятся также *Yunnanozoon* и *Haikouella*, известные по многочисленным остаткам из раннекембрийских отложений Китая. Однако в отличие от других головохордовых эти формы характеризуются малым количеством жаберных щелей, отсутствием атриальной полости и наличием головного мозгового пузыря. Некоторые исследователи считают, что *Yunnanozoon* и *Haikouella* представляли собой переходные формы между головохордовыми и позвоночными.

ПОДТИП CONODONTOCHORDATA. КОНОДОНТОХОРДАТЫ

Общая характеристика. Конодонтохордаты — вымершая группа многочисленных свободноплавающих морских хордовых. В ископаемом виде их остатки представлены в основном разно-



образными по форме зубоподобными (конодонтowymi) элементами, значительно реже комплексами этих элементов. Находки отпечатков целых экземпляров коноднтохордат единичны. Особенности образа жизни неизвестны. Длина тела коноднтохордат до 9 см.

Состав. Один класс — *Conodonta* (Конодонты); около 200 ископаемых родов. Классификация коноднтов искусственная. Большинство таксонов установлено на основе морфологии изолированных элементов, реже аппаратов.

Возраст. Средний кембрий — поздний триас.

Особенности строения (рис. 4). Тело билатерально симметричное, длинное, червеподобное, с обособленной головой и хорошо развитым хвостовым плавником. Последний имеет радиальные поддержки. На отпечатках присутствуют хорда и V-образные миомеры, а также, возможно, тяж спинного мозга. Крупные парные структуры, обнаруженные в передней части головы, обычно интерпретируют как глазные капсулы. Некоторые авторы указывают на наличие глазной мускулатуры. В задней части головы расположены зубоподобные элементы, собранные в аппарат. Большинство элементов располагалось в аппарате симметричными парами относительно оси тела. Аппараты могли состоять из однотипных (конических) или различных по форме элементов. В зависимости от их положения в аппарате различают передние *S*-элементы и переднебоковые *M*-элементы, как правило, конической или пилообразной формы, и задние платформенные *P*-элементы. Иногда на *P*-элементах обнаруживаются следы истирания, и ряд авторов предполагают наличие окклюзии в этих элементах, как это наблюдается в зубных системах некоторых высших позвоночных (млекопитающих). Характер функционирования аппарата в точности не ясен. Предполагают, что он мог служить для фильтрации, а в некоторых случаях для измельче-

Рис. 4. Коноднтохордаты (А–И) и миксины (К,Л).

А, В, Г — *Clydognathus* (р. карбон): А — реконструкция внешнего вида, В — отпечаток головного отдела, Г — отпечаток целого экземпляра. Б — реконструкция расположения элементов в коноднтовом аппарате. Д — *Manticolepis* (п. девон), мультиэлементный аппарат. Е — сечение эвконоднтового элемента. Ж–И — типы коноднтовых элементов: Ж — протоконоднтовый, З — параконоднтовый, И — эвконоднтовый. К, Л — *Mixine* (совр.): К — парасагитальный срез передней части тела, Л — внешний вид миксины. Обозначения: *M* — передние боковые элементы; *Pa*, *Pb* — задние платформенные элементы; *S*, *Sa*, *Sb*, *Sc* — передние элементы (А, В — Aldridge et al., 1993; Б — Aldridge, Purnell, 1996 и Donoghue, Purnell, 1999, с изменениями; Г — Briggs et al., 1983; Д — Dzik, 1991; Е — Schultze, 1996; Ж–И — Donoghue et al., 2000; К — Janvier, 1974; Л — Вилер, 1983).

ния пищи. Конодонтовые элементы сложены фосфатом кальция с участием органического вещества, часть которого иногда интерпретируют как коллаген. Для внутреннего строения характерно присутствие ламеллярных структур, а иногда и вещества, которое отождествляют с костной тканью (так называемое белое вещество). Базальная часть элемента может иметь как ламеллярную, так и сферическую структуру, последнюю сопоставляют с обызвествленным хрящом позвоночных. Некоторые авторы находят в составе элементов аналогии эмалеподобной и дентиновой ткани, но это пока достоверно не подтверждено. Упомянутые виды тканей имеют, вероятно, независимое происхождение у конодонтохордат и позвоночных.

По гистологическому строению и характеру роста конодонтовые элементы классифицируют на три типа: прото-, пара- и эвконодонты. У протоконодонтов (наиболее древней группы) толстый ламеллярный фосфатно-органический слой окружен как снаружи, так и изнутри органическим веществом. Ориентация пластин в минерализованном слое показывает, что его рост сначала шел равномерно в направлении от центра, затем интенсивнее к базальной части элемента. У параконодонтов рост ламеллярного слоя был неравномерным и наблюдался в двух направлениях: наружу и внутрь; при этом вокруг вершины элемента прирост отсутствовал, в то время как в базальной части ламеллярные слои росли быстро. В нижней части параконодонтового элемента могут присутствовать поры. Элементы эвконодонтов имели четко обособленную крону и базальное тело, последнее характеризовалось сферической или слаболамеллярной структурой, иногда с нерегулярными каналами. Оно росло снизу вверх, и его гомологизируют с вершиной параконодонтов. Крона сформирована сильно минерализованным "белым веществом" в центральной части и ламеллярной гиалиновой частью вокруг него. Крона эвконодонтов появилась в эволюции позже, чем базальное тело, и не имеет аналогов у прото- и параконодонтов. Считают, что описанные три типа конодонтовых элементов принадлежат одной эволюционной линии, но это скорее теоретическое предположение.

Замечания. Немногочисленные известные детали строения и противоречивые морфологические признаки не позволяют однозначно определить родственные связи конодонтохордат. В филогенетических построениях их часто сближают с бесчерепными и миксинами, редко с позвоночными. Некоторые авторы включают их в ранге подкласса в класс бесчелюстных (Agnatha). Тем не менее наиболее вероятными предками конодонтохордат были

древние головохордовые. Особо нужно отметить, что протоконодонты имеют много общих черт с хетогнатами — животными дохордового уровня организации.

Вследствие быстрых темпов эволюции аппаратов и широкого распространения в палеозойских морских отложениях конодонты имеют очень важное значение для датировки возраста осадочных пород. Изучение интервалов распространения таксонов привело к созданию зональных шкал для большинства систем палеозоя. Окраску конодонтовых элементов используют для определения палеотемператур.

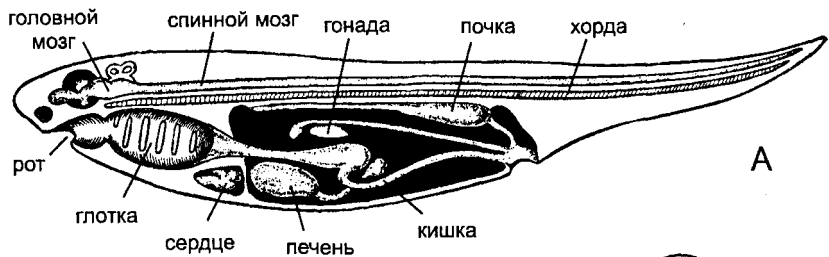
ПОДТИП VERTEBRATA. ПОЗВОНОЧНЫЕ

Общая характеристика. Позвоночные — многочисленная и разнообразная группа высокоорганизованных хордовых. В отличие от остальных представителей типа Chordata позвоночные характеризуются переходом к активному питанию и подвижному образу жизни. Это обусловило высокое развитие нервной системы, органов чувств и органов движения. Первичная среда обитания позвоночных — морские воды, позднее они освоили сушу и воздушную среду. Позвоночные, как правило, раздельнополы. Для примитивных форм характерно наружное оплодотворение, продвинутые формы переходят к внутреннему оплодотворению. Яйцекладущие, яйцеживородящие и живородящие животные. Длина тела от 1,5 см до 35 м.

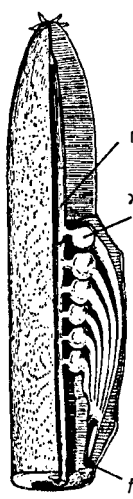
Состав. Класс Agnatha (Бесчелюстные) и эволюционная ветвь Gnathostomata (Челюстноротые). Челюстноротые включают два надкласса: надкласс Pisces (Рыбы) с четырьмя классами — Acanthodii (Акантоды), Placodermi (Пластинокожие рыбы), Chondrichthyes (Хрящевые рыбы) и Osteichthyes (Костные рыбы) и надкласс Tetrapoda (Четвероногие) с шестью классами — Amphibia (Земноводные), Anapsida (Анапсиды), Eureptilia (Настоящие пресмыкающиеся), Aves (Птицы), Theromorpha (Зверообразные) и Mammalia (Млекопитающие). Неопределенное место в системе позвоночных занимает подкласс Muxinoidea (Миксины), рассматриваемый нами как Vertebrata incertae sedis.

Возраст. Ранний кембрий (?). Поздний кембрий — современность.

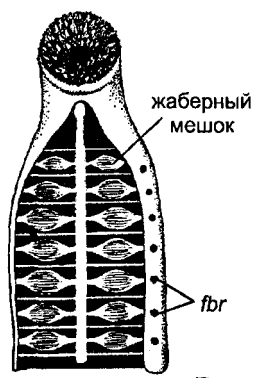
Особенности строения (рис. 5). Тело позвоночных первично разделено на головной, туловищный и хвостовой отделы. Особенности головного отдела связано с развитием органов чувств и дифференциацией центральной нервной системы на головной



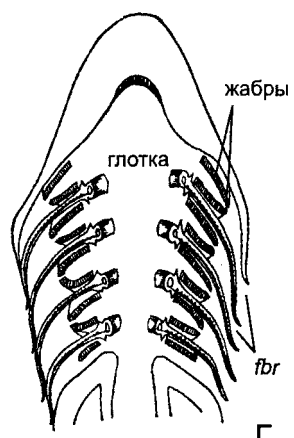
A



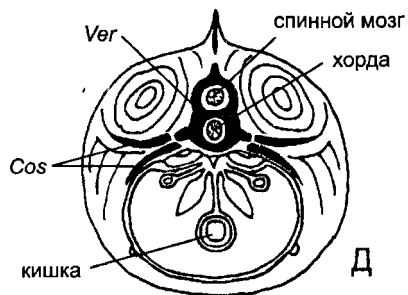
Б



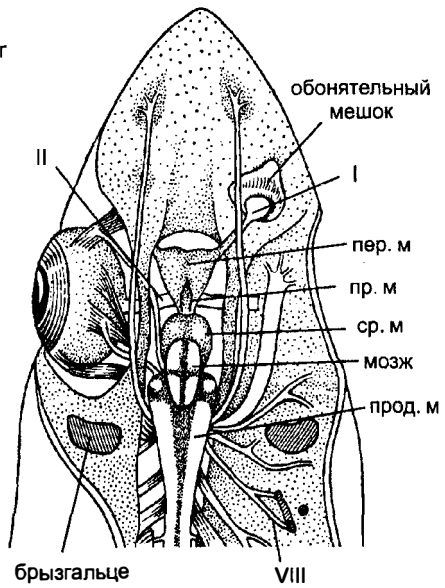
В



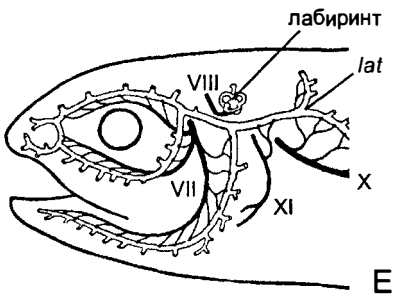
Г



Д



Ж



Е

и спинной мозг. В головном мозге выделяется пять отделов — передний, промежуточный, средний, продолговатый мозг и мозжечок. В головной области сосредоточены основные органы чувств: обонятельные мешки — орган обоняния, глаза — орган зрения, перепончатый лабиринт (внутреннее ухо) — орган равновесия и слуха. У бесчелюстных (миноги) на верхней стороне головы имеются два дополнительных светочувствительных органа, расположенных один за другим, — париетальный (теменной) и пинеальный “глаза”. У челюстноротых теменной глаз может сохраняться, в то время как пинеальный орган превращен в железу внутренней секреции — эпифиз. Специфической чертой первичноводных позвоночных является развитие сейсмодетекторных органов боковой линии. Это погруженные в кожу группы чувствительных клеток (невромасты), которые расположены в каналах, связанных в сеть.

Подвижность позвоночных обусловила интенсивное развитие мускулатуры и скелета. Хорда претерпевает редукцию и у продвинутых форм замещается позвоночником. Наряду с хвостом основными органами локомоции становятся парные плавники (конечности). У водных животных мускулатура сохраняет метамерное строение, что обусловлено участием большей части тела (туловища и хвоста) в двигательном акте. У наземных животных в связи с приоритетным развитием конечностей метамерия нарушается. Кожа позвоночных состоит из многослойного эпидермиса и утолщенного слоя дермы (кориума). У наземных форм эпидермис дает начало роговым производным — роговым чешуям, перьям, волосам, когтям и т. д. В дерме (или на границе эпидермиса и дермы) формируются разнообразные по природе скелетные элементы — чешуи, дермальные кости, зубы. Пищеварительная система дифференцирована: обычно обособляются ротовая полость, глотка, пищевод, желудок и несколько отделов кишечника. В кишечник впадают протоки основных пищеварительных желез — печени и поджелудочной железы.

Рис. 5. Общий план строения низших позвоночных.

А — схема внутреннего строения рыбы. Б–Г — строение жаберного аппарата: Б — миксина, В — минога, Г — рыба. Д — схема поперечного среза костной рыбы. Е, Ж — строение нервной системы и органов чувств рыб: Е — положение органов боковой линии, Ж — строение головного отдела акулы. Сокращения: мозг — мозжечок, пер. м — передний мозг, пр. м — промежуточный мозг, прод. м — продолговатый мозг, ср. м — средний мозг, I–XI — номера головных нервов (А–В, Д — Наумов, 1973; Г — Наумов, Карташев, 1979, с изменениями; Е — Быстров, 1957; Ж — Карташев и др., 1981, с изменениями).

У примитивных форм площадь всасывания в кишке увеличивается за счет развития внутренней спиральной складки (спирального клапана), у продвинутых — за счет удлинения кишечника и образования дополнительных выростов (слепые кишки, пилорические придатки). Глотка первичноводных позвоночных пронизана жаберными щелями (от 20 до 5 пар), обычно открывающимися наружу; основными органами дыхания служат энтодермальные жаберные мешки (у бесчелюстных) или эктодермальные жабры (у челюстноротых). У наземных форм с глоткой связаны легкие — органы воздушного дыхания. Кровеносная система замкнутая, у всех позвоночных имеется сердце, расположенное в особой перикардиальной полости. У примитивных позвоночных сердце состоит из четырех последовательно расположенных отделов — венозного синуса, предсердия, желудочка и артериального конуса, толкающих венозную кровь к жабрам. У наземных позвоночных, в связи с развитием легких и второго круга кровообращения, краевые отделы сердца редуцируются, а предсердие и желудочек разделяются на два. Специализированными органами выделения позвоночных являются парные почки: примитивные туловищные (мезонефрические) у анамний и высокоорганизованные тазовые (метанефрические) у амниот. Половые железы обычно тоже парные.

Замечания. Происхождение позвоночных дискуссионно. Наиболее вероятно, что они возникли в позднем протерозое — раннем кембрии от одной из ветвей древних хордовых, близкой к головохордовым (Cephalochordata).

Vertebrata incertae sedis

Подкласс Muxinoidea (Hyperotreti). Миксины

Общая характеристика. Морские животные, ведущие придонный образ жизни (роют норки в ильных осадках). Современные виды питаются донными беспозвоночными, падалью или умирающей рыбой, когоруку выедают изнутри. Размножаются с помощью немногочисленных крупных яиц. Развиваются без личиночной стадии. Длина тела 50–60 см.

Состав. Один отряд — Muxiniformes (Миксинообразные), два ископаемых и пять современных родов.

Возраст. Средний карбон — современность.

Особенности строения (рис. 4, К, Л). Тело удлиненное, угревидное, с небольшим равнолопастным (протоцеркальным) хвостовым плавником, поддерживаемым внутренними лучами. Кожа

железистая (на боковой поверхности расположен ряд отверстий слизистых желез), без скелетных образований. Череп хрящевой, слабо дифференцированный (висцеральных дуг нет, есть только хрящевые кольца вокруг наружных отверстий жаберных мешков). Осевой скелет представлен хордой, окруженной соединительнотканной оболочкой (позвоночных элементов нет). Ротовое отверстие расположено терминально. По сторонам от выдвижного языка лежат роговые пластинки, способные сдвигаться и захватывать пищу, они несут мелкие зубчики. Нервная система и органы чувств развиты слабо. В составе головного мозга отсутствует мозжечок. Орган обоняния (обонятельный мешок) непарный. Ноздря расположена на передней стороне головы. Имеется носовая трубка (преназальный синус), связывающая ноздрию назогипофизарным каналом с глоткой. Глаза маленькие, без линзы, затянuty кожей. Пинеальный комплекс отсутствует. Во внутреннем ухе только один полукружный канал. Боковая линия рудиментарна. Органы дыхания представлены 5–16 парами энтодермальных жаберных мешков. Их выводные протоки либо открываются наружу самостоятельно, либо впадают в общий парный подкожный канал с выводным отверстием в задней части тела. Кровеносная система сосудисто-лакунарного типа; кроме обычного сердца в ее составе имеются также дополнительные (венозные) сердца. Уникальной чертой миксин является кровоснабжение жаберными сосудами целого жаберного мешка, а не его половин (полужабр), как у остальных позвоночных.

Миксины из карбона Северной Америки (*Myxiniakella* и *Gilpichthys*) отличаются от современных форм незначительными деталями строения: коротким телом, передним положением жаберного аппарата и более развитым хвостовым плавником.

Замечания. В зоологической литературе по современным позвоночным и в старых палеонтологических работах миксин обычно объединяют с миногами (*Petromyzontida*) в особый класс *Cyclostomata* (Круглоротые). В этом составе круглоротых рассматривают в качестве современных представителей бесчелюстных позвоночных (класс *Agnatha*). Данные по ископаемым бесчелюстным доказывают отсутствие близких филогенетических связей между миногами и миксинами и, следовательно, искусственность их объединения. Более того, в современных работах довольно часто миксин рассматривают как группу, дивергировавшую от общего ствола хордовых до обособления позвоночных и конодонтхордат. В связи с этим термин *Craniata* (Черепные), долгое время считавшийся синонимом термина *Vertebrata* (По-

звоночные), признается по рангу более высоким. Принимаемый в этом ранге таксон Craniata включает наряду с типичными позвоночными также конодонтов и миксин, выводя последних из подтипа Vertebrata. Однако слабая изученность филогенетических связей между ранними хордовыми обуславливает спорность вышеуказанного положения, что позволяет нам сохранить традиционное место миксин в подтипе позвоночных среди их низших представителей (см. классификацию).

СКЕЛЕТ ПОЗВОНОЧНЫХ

Скелет позвоночных представляет собой жесткий каркас, образованный разнообразными по форме и строению твердыми (обычно минерализованными) элементами. Скелет служит для опоры и защиты мягких органов животного и для поддержания постоянной (правильной) формы тела. Посредством мускулатуры, прикрепленной к элементам скелета, осуществляется подвижность, включающая как движение отдельных частей тела, так и перемещение животного в пространстве. По строению скелета можно судить об основных характеристиках позвоночного животного: о его внешнем облике, образе жизни, строении мускулатуры и некоторых мягких органов, характере локомоции, способе питания и т. д. Изучение скелета имеет важнейшее значение для палеонтологии, так как именно скелетные остатки наиболее полно представлены в ископаемой летописи.

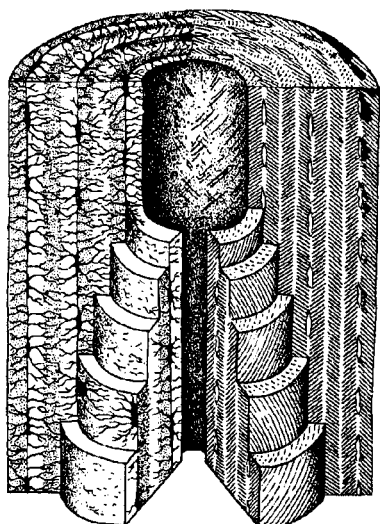
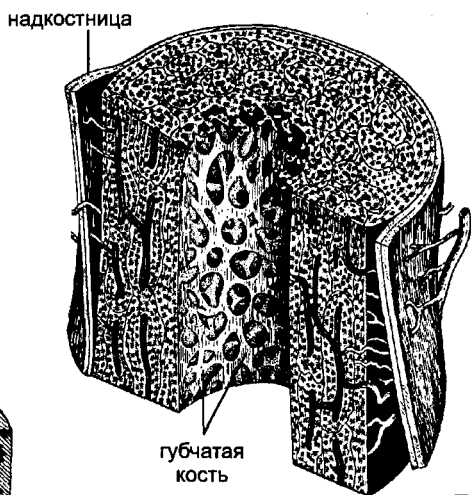
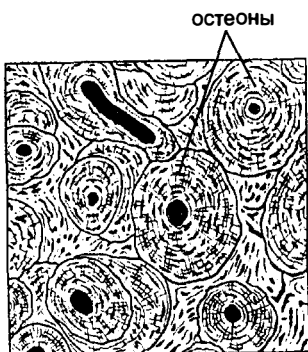
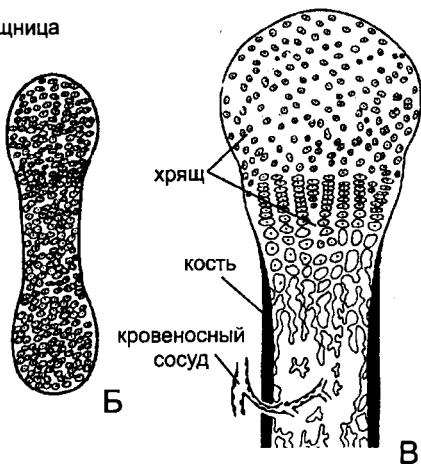
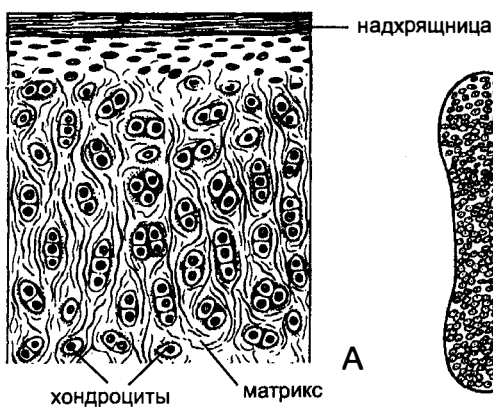
СКЕЛЕТНЫЕ ТКАНИ

Образующие скелет позвоночных структурные элементы сложены опорными тканями различного строения и происхождения. Особенно велико их разнообразие у древних бесчелюстных и рыб. Это обуславливает большую ценность гистологических данных для диагностики ископаемого материала. Палеогистологические исследования имеют важнейшее значение для выяснения процесса становления скелета позвоночных и хода его преобразования в эволюции. Кроме этого, данные о строении скелетных тканей используются для реконструкции филогенетических связей и анализа морфофункциональной организации древних позвоночных.

Для позвоночных характерны четыре основных типа скелетных тканей — хрящевая ткань, костная ткань, дентиновые ткани, эмаль и эмалеподобные ткани (энамелоиды).

Хрящевая ткань

Типичный хрящ (рис. 6, А) — это гибкая и эластичная опорная ткань, плотная по консистенции. Его основное вещество (матрикс) представляет собой аморфный гель, пронизанный сетью



тонких коллагеновых и эластических волокон. В матриксе хряща в особых изолированных полостях (лакунах) лежат округлые хрящевые клетки — хондроциты. Снаружи хрящ одет тонким слоем плотной соединительной ткани — надхрящницей, или перихондром. Клетки надхрящницы могут превращаться в хондроциты, образуя новые слои хрящевой ткани. Так осуществляется рост хрящевого скелетного элемента.

Существует несколько модификаций хрящевой ткани, основные отличия которых обусловлены составом матрикса: гиалиновый, эластический, волокнистый хрящ. В ходе развития хрящевая ткань может обызвествляться (за счет отложения в матриксе солей кальция) или замещаться костным веществом. В отличие от неминерализованного хряща обызвествленный хрящ (так же как и кость) имеет большую прочность. Хрящевая ткань встречается во внутреннем скелете всех позвоночных (см. ниже).

Костная ткань

Кость (рис. 6, Б–Ж; 8, Б–Д) — это твердая упругая опорная ткань с высоким содержанием минеральных веществ. Костный матрикс характеризуется обилием коллагеновых волокон, на которых откладываются фосфаты кальция в виде микрокристаллов гидроксиапатита. Внутри основного вещества заключены костные клетки — остециты, имеющие многочисленные отростки, которые придают клеткам звездчатую форму. Остециты лежат в костных полостях, а их отростки заключены в костные каналы, связывающие соседние полости. Снаружи кость одета соединительнотканной надкостницей (периостом), включающей коллагеновые волокна, проникающие в кость кровеносные сосуды, а также камбиальные клетки — остеобласты. В ходе развития остеобласты превращаются в остециты, формирующие новые слои костной ткани. Для кости характерно наличие еще одного вида клеток — остеокластов. Последние являются специализированными клетками, разрушающими костную ткань. Со-

Рис. 6. Скелетные ткани позвоночных: хрящ и кость.

А — участок среза хрящевой ткани. Б, В — развитие внутреннего окостенения: В — хрящевой зачаток скелетного элемента, В — развитие замещающей костной ткани. Г — участок поперечного сечения кости. Д — схема строения трубчатой кости. Е — схема остеона: в левой половине — костные полости и каналы, в правой — направление волокон в пластинках кости. Ж — поперечный срез части остеона (А, Д–Ж — Иванов, Ковальский, 1976; Г — Örvig, 1950).

вместная деятельность остеобластов и остеокластов обуславливает рост костей и постоянную перестройку их структуры.

Костная ткань подразделяется на два основных типа:

Грубоволокнистая костная ткань — кость, характеризующаяся отсутствием четкой организации фибриллярного матрикса, составляющие его коллагеновые волокна образуют мощные пучки. Встречается у низших позвоночных (рыбы и земноводные) и пресмыкающихся.

Тонковолокнистая костная ткань — кость, отличающаяся тем, что включенные в ее матрикс коллагеновые волокна тонкие и собраны в строго организованные, параллельно ориентированные пучки. Характерна для некоторых земноводных (лабиринтодонтов) и высших позвоночных.

Тонковолокнистая костная ткань представлена пластинчатой и губчатой формами, встречающимися обычно в одном костном элементе.

1. Пластинчатая (компактная) кость состоит из плотно налегающих друг на друга костных пластинок — ламелл. Чаще всего такая ткань образует наружные слои костных элементов. Разновидностью пластинчатой костной ткани является остеонная кость. Остеоны представляют собой концентрические (вложенные друг в друга) цилиндры, образованные костными ламеллами. Остеоны окружают гаверсовы каналы, заключающие в себе внутрикостные сосуды и нервы.

2. Губчатая кость (спонгиоза) состоит из разнонаправленных костных балочек — трабекул, полости между которыми заняты мягкими тканями, формирующими костный мозг. Спонгиоза характерна для внутренних частей костных элементов.

Кроме описанных выше основных существует еще несколько менее распространенных типов костной ткани:

Аспидин — примитивная костная ткань, бесклеточная, с тонкими каналами, где находятся отростки периферически расположенных склеробластов, или содержащая клетки — аспидобласты. Встречается у панцирных бесчелюстных, в чешуе телодонтов и анаспид.

Бесклеточная кость — костная ткань, не содержащая остеоцитов. Характерна для скелета костных рыб, присутствует в чешуях некоторых ранних гнатостом, например акантод.

Изопедин — слоистая костная ткань, сравнительно бедная остеоцитами. Входит в состав чешуй акантод и костных рыб.

Цемент — высокопрочная костная ткань, встречающаяся вокруг корней и иногда в коронке зубов челюстноротых.

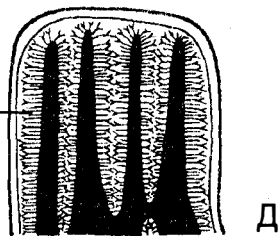
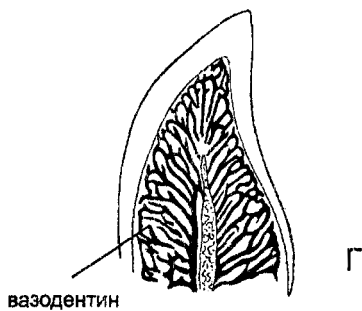
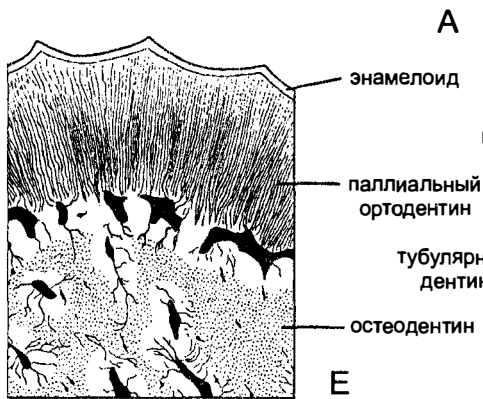
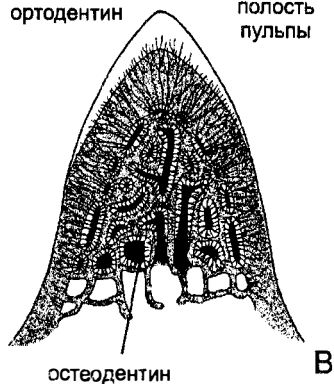
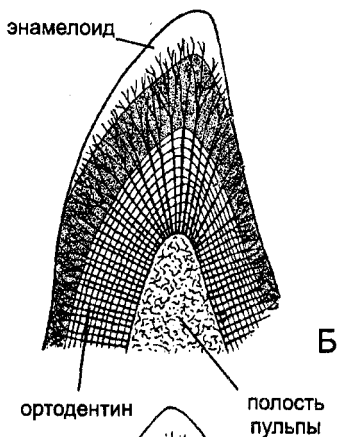
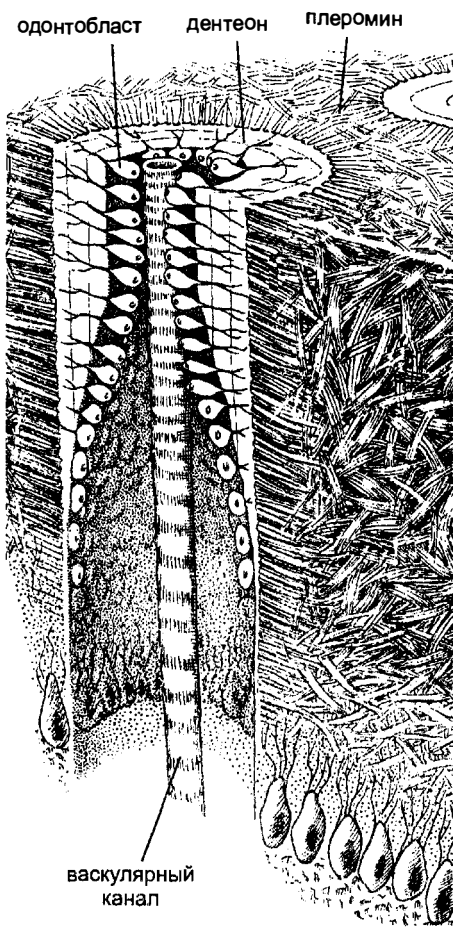
Дентиновые ткани

Дентин (рис. 7; 8, А, Г–Е) — прочная костеподобная ткань, образованная пластинками, состоящими из минерализованных коллагеновых волокон. Дентин формируется на границе эпидермиса и дермы специализированными клетками — одонтобластами. В типичном случае одонтобласты не включаются в твердую ткань, а размещаются на внутренней поверхности дентеона (в пульпарной полости); а в твердую ткань проникают только их цитоплазматические отростки, расположенные в тонких дентиновых канальцах. Характерным признаком дентиновых тканей является слоистость, обусловленная последовательной ритмичной минерализацией, начинающейся с поверхности. Дентин встречается в поверхностном слое экзоскелета древних бесчелюстных и рыб, в зубах челюстноротых. Дентиновые ткани очень разнообразны по строению, особенно у ранних позвоночных. Различают три типа дентина в зависимости от стадий развития: примитивный — мезодентин, более развитый — семидентин и сформированный — мета-дентин (подлинный дентин).

Мезодентин — дентин, содержащий замкнутые в твердой ткани клетки, которые соединены сетью дентиновых канальцев, часто расширяющихся и напоминающих полости остеобластов. Клетки занимают промежуточное положение между остеобластами и одонтобластами, они могут быть заключены в твердое вещество непосредственно или располагаться на стенках васкулярных каналов. Мезодентеоны имеют более простое строение, чем дентеоны остеодентина (см. ниже). В поверхностных слоях мезодентеона иногда различают паллиальный мезодентин, а во внутренних — остео-мезодентин. Встречается в чешуях телодонтов, в панцире костнощитковых, в чешуях акантод, в дермальных пластинках некоторых плакодерм.

Семидентин — дентин, содержащий замкнутые одонтобласты грушевидной формы с одним дентиновым канальцем (униполярные клетки). Клетки могут быть заключены в твердую ткань либо находиться на стенках васкулярных каналов или пульпарной полости. Формирует экзоскелет плакодерм часто совместно с мезодентином. Можно выделить орто-семидентин, образованный вокруг полости пульпы, паллиальный семидентин — наружный слой одонтода и остео-семидентин — внутренний слой.

Метадентин — среди типичных дентиновых тканей выделяют несколько разновидностей, названия которых часто имеют большое количество синонимов.



1. Ортодентин — дентин, характеризующийся наличием в наружном слое прямых радиально расходящихся дентиновых канальцев, как правило не связанных между собой. Встречается в кожном скелете телодонтов, разнощитковых и костных рыб, в зубах рыб и тетрапод. По положению в одонтоде выделяют паллиальный (мантийный) ортодентин — наружный слой с простыми дентиновыми канальцами, контактирующий с эмалелодом, и околопульпарный ортодентин — внутренний слой.

Кроме типичного существует еще два вида ортодентина:

А. Складчатый дентин (плицидентин) — ортодентин, образующий складки в полости пульпы, которые могут ее заполнить, в образовании складок может участвовать и эмалеподобная ткань. Характерен для зубов рипидистий, лабиринтодонтов, некоторых ихтиозавров.

Б. Вазодентин — ортодентин, пронизанный сетью кровеносных сосудов. Обнаружен в зубах некоторых костистых рыб.

2. Остеодентин (трабекулярный дентин) — дентин, построенный трабекулами твердого вещества, расположенными в пульпарной полости вокруг сети васкулярных каналов и образующими концентрические дентеоны, по своему строению напоминающие остеоны костного вещества. Встречается в зубах многих эласмобранхий и некоторых актиноптеригий.

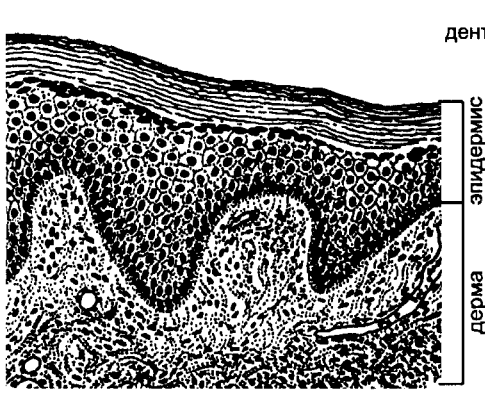
3. Бесканальный дентин — дентин, не имеющий дентиновых канальцев и полостей клеток.

4. Плеромин — гиперминерализованная, бесклеточная и не васкуляризованная ткань, отличающаяся от типичных дентиновых тканей отсутствием слоистости, показывающей его непрерывный рост, а от эмалеподобных тканей наличием очень длинных дентиновых канальцев. Встречается в пластинках экзоскелета разнощитковых, в зубных пластинках некоторых плакодерм, цельноголовых и двоякодышащих рыб.

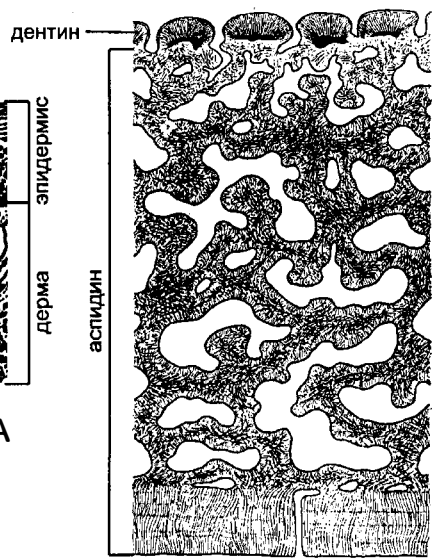
5. Трубочатый дентин (тубулярный дентин) — комплексная ткань, состоящая из дентеонов, образованных вокруг параллельных вертикальных васкулярных каналов. Встречается в зубах и зубных пластинках некоторых эласмобранхий, цельноголовых (брадиодонтов) и птиктодонтидовых плакодерм.

Рис. 7. Скелетные ткани позвоночных: дентин и эмалелод.

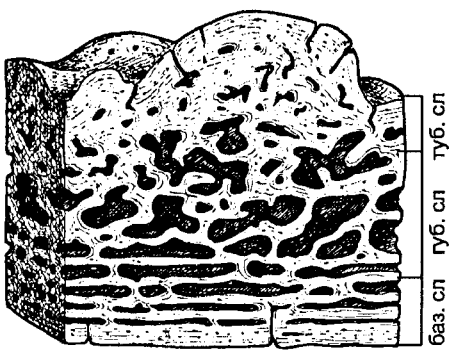
А — схема строения дентеона в зубной пластинке химеры. Б-Д — типы дентиновых тканей: Б — ортодентин, В — остеодентин, Г — вазодентин, Д — тубулярный дентин. Е — поперечное сечение зуба телеостеи *Hypocormus* (п. юра) с паллиальным дентином (А — Ørvig, 1985; Б-Г, Е — Ørvig, 1950; Д — Goto, 1988).



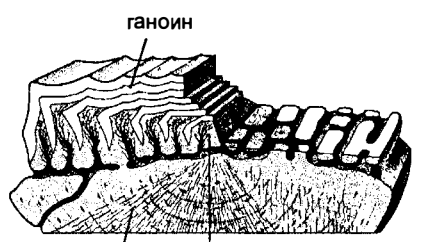
А



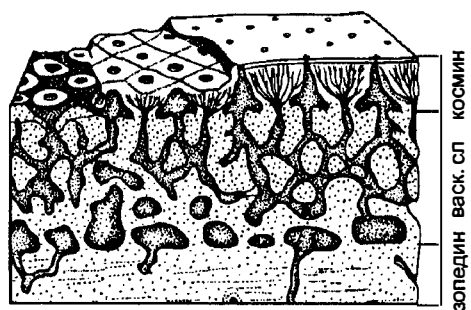
Б



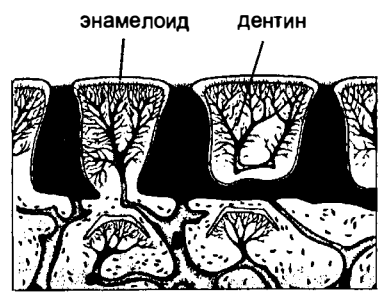
В



Г



Д



Е

6. Космин — комплексная ткань, сложенная из тонких слоев энамелоида и подстилающего дентина, образованная из слившихся ортодентиновых дентиклей, между которыми базально расположены слизистые каналы, открывающиеся на поверхности порами. Распространен в кожном скелете некоторых лопастеперых рыб.

Эмаль и эмалеподобные ткани

Эмаль (рис. 7) — твердая гиперминерализованная бесклеточная скелетная ткань, построенная из длинных и тонких призматических кристаллитов. Они расположены в радиальном направлении, слегка изгибаются и тесно прилегают друг к другу. Поверхность эмали защищена тонкой бесструктурной оболочкой — кутикулой. Эмаль формируется на границе поверхностного эпителия и дермы за счет секреторной деятельности эпидермальных клеток — эмалобластов. Встречается только в зубах высших позвоночных.

Эмалеподобные ткани (энамелоиды) представляют особую группу. Они имеют отчасти мезодермальное происхождение. От типичного дентина эти ткани отличают гиперминерализация, эмалеобразная призматическая структура и большая твердость. Вследствие этого они выполняют функции эмали.

Основными типами эмалеподобных тканей являются:

1. Дуродентин занимает промежуточное положение между дентиновыми и эмалеподобными тканями. В этой ткани в результате интенсивного обызвествления коллаген постепенно исчезает. Дентиновые каналы редки или отсутствуют. Присутствует на поверхности чешуй телодонтов, экзоскелета некоторых костнощитковых и разнощитковых, зубов и чешуй эласмобранхий, акантод и некоторых саркоптеригий.

2. Ганоин — кристаллизованный дентин, полностью лишенный волокон и обычно многослойный, растущий от базальной

Рис. 8. Кожа позвоночных и ее скелетные элементы.

А — срез кожи человека. Б — сечение пластинки панциря псаммостеида (бесчелюстные). В — схема строения дермальной костной пластинки артродиры (пластинокожные рыбы). Г — схема строения ганоидной чешуи палеониска (лучеперые рыбы). Д, Е — космоидная чешуя остеолепиформа (лопастеперые рыбы): Д — схема гистологического строения, Е — сечение космоидного слоя. Сокращения: баз. сл — базальный слой, васк. сл — васкулярный слой, губ. сл — губчатый слой, туб. сл — туберкулированный слой (А — Ромер, Парсонс, 1992; Б — Быстров, 1955; В — Heintz, 1929; Г — Ørvig, 1966; Д, Е — Ørvig, 1958).

пластины и, возможно, сформированный энамелобластами. Встречается в чешуях, кожных костях и зубах актиноптеригий.

3. Акродин — сильно гиперминерализованный энамелоид, покрывающий зубы некоторых актиноптеригий.

ПЛАН СТРОЕНИЯ СКЕЛЕТА

Соответственно способу развития и глубине залегания в теле скелет позвоночных подразделяется на наружный, или экзоскелет, и внутренний, или эндоскелет. Элементы экзоскелета развиваются в коже, преимущественно на границе эпидермиса и дермы. Они сложены разновидностями эмалеподобных, дентиновых и костных тканей. Элементы эндоскелета закладываются под кожными покровами в окружении внутренних органов. Гистологически эти элементы менее разнообразны, чем экзоскелетные, так как могут быть только хрящевыми или костными. При этом кости внутреннего скелета, как правило, являются замещающими (эндохондральными), т. е. сформированными на базе первичных хрящевых зачатков.

У низших (первичноводных) позвоночных отмечается довольно много разновидностей экзоскелетных элементов:

1. Дентикли (одонтоды) — первичные элементы наружного скелета, представляющие собой отдельные, часто конусовидные образования с пульпарной полостью, сложенные дентином и покрытые энамелоидом.

2. Зубы — специализированные дентикли различной формы, расположенные в ротовой полости.

3. Тессеры — небольшие плоские скелетные образования, представляющие собой комплексы одонтод на едином основании, часто сформированные путем присоединения к первичному (центральному) одонтоду более мелких.

4. Чешуи — разнообразные по форме и строению простые или комплексные скелетные элементы, обычно образующие на туловище позвоночных значительные серии или сплошной покров. Основываясь на гистологическом строении и характере роста, различают следующие основные типы чешуй (см. рис. 7, 8):

А. Плакоидные чешуи — чешуи, имеющие крону и основание, между которыми часто развита шейка. Крона обычно сложена дентином с пульпарной полостью, а основание — костеподобным веществом. Плакоидные чешуи различают по происхождению: простые (сформированные на базе одного одонтода) и

сложные (сформированные в результате объединения группы одонтодов), а также по типу роста: растущие и нерастущие. Характерны для эласмобранхий.

Б. Ганоидные чешуи — многослойные чешуи, в состав которых входят следующие ткани: на поверхности лежит ганоин, в средней части — дентин (может отсутствовать), в основании — слоистая кость (изопедин). Свойственны примитивным костным рыбам.

В. Космоидные чешуи — многослойные чешуи, в составе которых выделяют: на поверхности — космин, в средней части — губчатое костное вещество, в основании — изопедин. Характерны для лопастеперых рыб.

Г. Костные чешуи — тонкие чешуи, сложенные костной тканью (в основном изопедином); вероятно, возникли из ганоидных и космоидных чешуй в результате редукции их поверхностных слоев. Характерны для костистых и некоторых двоякодышащих рыб.

5. Пластинки — элементы дермального происхождения, образованные самостоятельно или в результате слияния тессер. Состоят часто из трех слоев: базального пластинчатого, губчатого и наружного туберкулированного. Пластинки в основном сложены костеподобной тканью, иногда в наружном слое присутствуют дентин и энамеллоид.

6. Щиты — очень крупные (покрывающие значительные участки тела) экзоскелетные образования, как правило сформированные в результате слияния пластинок, иногда с участием тессер.

7. Кожные плавниковые лучи представляют особую группу экзоскелетных элементов рыб:

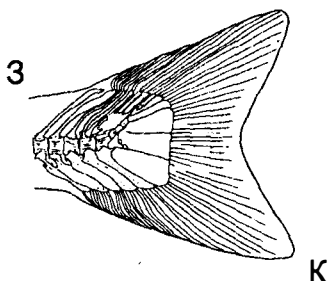
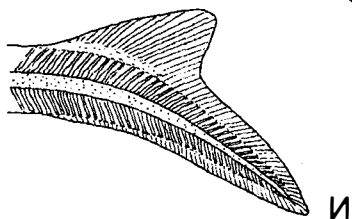
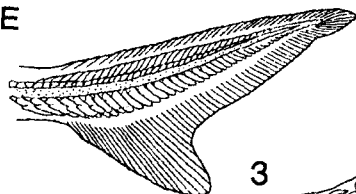
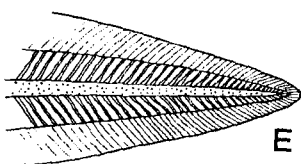
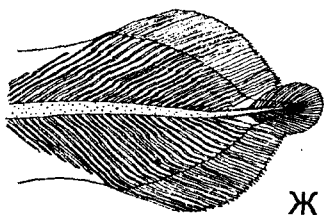
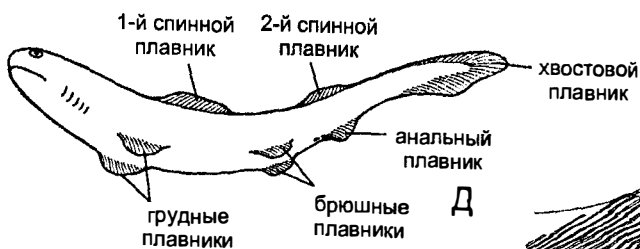
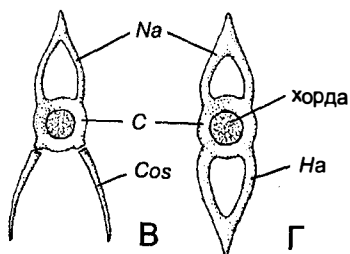
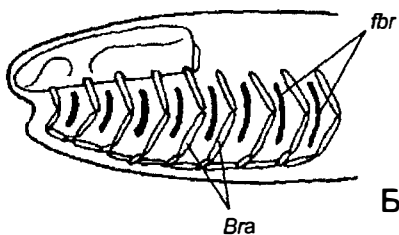
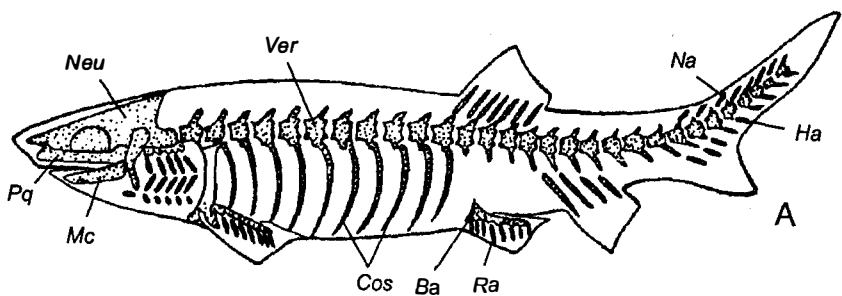
А. Дермотрихии (цератотрихии, эластотрихии) — плавниковые лучи, образованные плотным соединительнотканным веществом дермального происхождения.

Б. Лепидотрихии — плавниковые лучи, образованные рядами узких ганоидных или костных чешуй.

У наземных позвоночных набор элементов экзоскелета ограничен только зубами и дермальными костями.

С анатомических позиций скелет позвоночных подразделен на череп (cranium) и посткраниальный скелет (postcranium).

Череп (рис. 9) включает два отдела: мозговой череп (neurocranium), окружающий и защищающий головной мозг и органы чувств, и висцеральный череп (splanchnocranium) — комплекс элементов, формирующихся вокруг ротового отверстия и глотки. У примитивных позвоночных мозговой череп представ-



лен единой хрящевой мозговой коробкой. У более продвинутых форм мозговая коробка окостеневает несколькими центрами, образуя малоподвижный блок костей, входящий в состав внутреннего скелета головы — эндокrania (endocranium). С развитием экзоскелета мозговой череп дополняется покровными окостенениями, образующими его крышу.

Висцеральный череп первично сложен подвижно сочлененными хрящевыми элементами, имеющими у большинства позвоночных вид висцеральных дуг. У продвинутых форм эти дуги окостеневают. Кроме того, висцеральный отдел черепа дополняется покровными костями, которые формируют вторичные челюсти, нёбный комплекс, жаберную крышку. Эти покровные кости вместе с костями крыши черепа образуют кожный скелет головы — дермокраний (dermoscranium).

Посткраниальный скелет (см. рис. 9) включает следующие отделы: осевой скелет, скелет парных конечностей, скелет непарных плавников.

Для всех без исключения позвоночных обязательно наличие осевого скелета, остальные отделы посткраниума могут отсутствовать. К осевому скелету относятся хорда, а также хрящевые или костные позвонки (vertebrae) и ребра (costae). Каждый позвонок сформирован обычно двумя сложными по происхождению элементами — невральной дугой (arcus neuralis) и телом (centrum). Тела позвонков контактируют друг с другом, формируя позвоночный столб, невральные дуги первично не имеют контактов между собой. Позвоночник изначально дифференцирован на туловищный и хвостовой отделы. Туловищный отдел отличается наличием ребер. Для позвонков хвостового отдела характерно наличие нижних (гемальных) дуг (arcus haemalis).

Скелет парных конечностей (передних и задних) состоит из поясов, лежащих в мускулатуре туловища, и свободных частей, представленных плавниками или лапами. Пояс передних конечностей (грудных плавников) носит название плечевого, задних

Рис. 9. Особенности строения эндоскелета и плавников низших позвоночных.

А — общий план строения скелета рыбы. Б — висцеральный скелет. В, Г — позвонки рыб, вид спереди: В — туловищный позвонок, Г — хвостовой позвонок. Д — номенклатура плавников первичноводных позвоночных. Е-К — типы хвостовых плавников: Е — протоцеркальный, Ж — дифицеркальный, З — гетероцеркальный (эпицеркальный), И — гипоцеркальный, К — гомоцеркальный (А — Друщиц, Обручева, 1971; Б — Ромер, Парсонс, 1992; Д — Быстров, 1957; Е-К — из разных источников).

конечностей (брюшных плавников) — тазового. Первично пояса включают только элементы внутреннего скелета, хрящевые или костные. Вторично плечевой пояс может быть усилен покровными костями. Скелет свободных конечностей сложен элементами эндоскелета, только у рыб в скелете плавников (как парных, так и непарных) могут присутствовать экзоскелетные элементы — плавниковые лучи различного происхождения.

Скелет непарных плавников характерен только для первичноводных позвоночных. Он включает скелет одного или двух спинных, анального и хвостового плавников. Основными опорными элементами спинных и анального плавников обычно являются хрящевые или костные радиальные лучи — птеригофоры (*radialia*, или *pterygophora radiales*). Опорными элементами хвостового плавника являются также элементы осевого скелета: позвонки и их невральные и гемальные дуги. Кроме этого, кожистая дистальная лопасть плавника поддерживается плавниковыми лучами различной природы. Согласно происхождению и строению принято выделять пять основных типов хвостового плавника:

1. Протоцеркальный плавник — первичный равнолопастной хвостовой плавник с симметричным внешним и внутренним устройством.

2. Гетероцеркальный (= эпицеркальный) плавник — асимметричный (неравнолопастной) хвостовой плавник, характеризующийся тем, что поддерживающий его осевой скелет изгибается дорсально и заходит в верхнюю (эпаксиальную = эпихордальную) лопасть плавника.

3. Гомоцеркальный плавник — преобразованный гетероцеркальный плавник, внешне равнолопастной, но сохраняющий внутреннюю гетероцеркальную асимметрию скелета.

4. Дифицеркальный плавник — преобразованный гетероцеркальный плавник, вторично равнолопастной, характеризующийся как внешней, так и внутренней симметрией.

5. Гипоцеркальный плавник — асимметричный хвостовой плавник, отличающийся тем, что поддерживающий его осевой скелет изогнут вентрально и заходит в нижнюю (гипаксиальную = гипохордальную) лопасть плавника.

НИЗШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

Низшие позвоночные (Anamnia) представляют собой внесистемную группу, объединяющую примитивных позвоночных — бесчелюстных, рыб и земноводных. Эти животные характеризуются тем, что вся их жизнедеятельность проходит в воде или тесно связана с водной средой. Яйцо анамний имеет тонкие оболочки, через которые осуществляются интенсивные обменные процессы между зародышем и внешней (водной) средой. Так как обычно яйцо содержит мало питательных веществ, развитие эмбриона приводит к образованию свободноплавающей личинки, которая, постепенно доразвиваясь, превращается во взрослое животное (развитие с метаморфозом). Водный образ жизни обусловил специфическое строение всех дефинитивных органов анамний. В наибольшей степени это сказалось на покровах, органах дыхания и органах выделения. Наружные слои кожи низших позвоночных не ороговевают и хорошо проницаемы для воды и газов. Вследствие этого кожа играет важную роль в процессах дыхания и выделения. Специализированными органами дыхания большинства анамний являются жабры, лишь у земноводных и их ближайших родственников (лопастеперых рыб) формируются органы воздушного газообмена — легкие. Специализированными органами выделения служат туловищные (мезонефрические) почки, относительно примитивно устроенные и, как правило, неэкономичные в плане расходования воды.

В нашем издании принята следующая классификация низших позвоночных:

Раздел Anamnia. Низшие позвоночные

Vertebrata incertae sedis

Подкласс Мухиноидея (Hyperotreti). Миксины

Отряд Мухиниформес. Миксинообразные

Класс Agnatha. Бесчелюстные

†Отряд Astraspida. Астраспиды

†Отряд Arandaspida. Арандаспиды

Подкласс Heterostraci. Разнощитковые (Гетеростраки)

†Отряд Cyathaspidiformes. Циатаспиды

- †Отряд Pteraspidiformes. Птераспиды
- †Отряд Traquairaspidiformes. Траквэраспиды
- †Отряд Psammosteiformes. Псаммостеиды
- †Отряд Amphiaspidiformes. Амфиаспиды

Подкласс Osteostraci. Костнощитковые (Остеостраки)

- †Отряд Ateleaspida. Ателеаспиды
- †Отряд Cephalaspida. Цефаласпидиды
- †Отряд Zenaspida. Зенаспидиды
- †Отряд Benneviaspida. Бенневиаспидиды
- †Отряд Kiaeraspida. Кяераспидиды
- †Отряд Thyestida. Тиестиды
- †Отряд Tremataspida. ТрEMATаспидиды

Подкласс Galeaspida. Галеаспиды

- †Отряд Hanyangaspida. Ханьянгаспидиды
- †Отряд Polybranchiaspidiformes. Полибранхиаспиды
- †Отряд Huananaspidiformes. Хюнанаспиды
- †Отряд Eugaleaspida. Эвгалеаспиды

Подкласс Pituriaspida. Питуриаспиды

Подкласс Anaspida. Бесщитковые (Анаспиды)

- †Отряд Birkeniida. Биркенииды
- †Отряд Lasaniida. Лазанииды

Подкласс Petromyzontida. Миноги

Отряд Petromyzontiformes. Миногообразные

Подкласс Thelodonti. Телодонты

- †Отряд Phlebolepidiformes (Katororida). Флеболепиды
- †Отряд Thelodontiformes. Телодонтиды
- †Отряд Loganiiformes. Логанииды
- †Отряд Furcacaudiformes. Фуркакаудиды

Ветвь Gnathostomata. Челюстноротые

Надкласс Pisces. Рыбы

Класс Acanthodii. Акантоды

- †Отряд Climaatiiformes. Климатииформы
- †Отряд Ischnacanthiformes. Ишнакантиформы
- †Отряд Acanthodiformes. Акантодиформы

Класс Placodermi. Пластинокожие рыбы (Плакодермы)

- †Отряд Stensioellida. Стеншиёлиды
- †Отряд Pseudopetalichthyida. Псевдопеталихтииды
- †Отряд Rhenanida. Ренаниды
- †Отряд Acanthothoraci (Palaeacanthaspida). Аканто-
торациды
- †Отряд Ptyctodontida. Птиктодонтиды
- †Отряд Petalichthyida. Петалихтииды
- †Отряд Phyllolepada. Филлолепиды

†Отряд Euarthrodira. Эвартродиры

†Отряд Antiarcha. Антиархи

Класс Chondrichthyes. Хрящевые рыбы

Подкласс Elasmobranchii. Пластинчатожаберные (Эласмобранхии)

†Отряд Cladoselachiformes. Кладоселяхиды

†Отряд Symmoriiformes. Симморииды

†Отряд Xenacanthiformes. Ксенакантиды

†Отряд Desmiodontiformes. Десмиодонтиды

†Отряд Coronodontiformes. Коронодонтиды

†Отряд Eugeneodontiformes. Евгенеодонтиды

†Отряд Orodontiformes. Ородонтиды

†Отряд Petalodontiformes. Петалодонтиды

†Отряд Squatinactiformes. Скватинактиды

Когорта Euselachii. Эвселяхии

†Отряд Stenacanthida. Ктенакантиды

†Отряд Hybodontida. Гибодонтиды

Подкогорта Neoselachii. Неоселяхии

Отряд Synchodontiformes. Синеходонтиды

Надотряд Squalomorphii. Скваломорфы

Отряд Hexanchiformes. Многожаберникообразные

Отряд Squaliformes. Катранообразные

Отряд Pristiophoriformes. Пилоносообразные

Надотряд Squatinomorphii. Скватиноморфы

Отряд Squatiniformes. Скватинообразные

Надотряд Galeomorphii. Галеоморфы

Отряд Heterodontiformes. Разнозубообразные

Отряд Orectolobiformes. Воббегонгообразные

Отряд Lamniformes. Ламнообразные

Отряд Carcharhiniformes. Кархаринообразные

Надотряд Batomorphii. Батоморфы (Скаты)

Отряд Rajiformes. Скатообразные

Отряд Torpediniformes. Электрические скаты

Отряд Myliobatiformes (Dasyatiformes). Хвостолообразные

Подкласс Subterbranchialia. Субтербранхалии

†Отряд Iniopterygiformes. Иниоптеригии

†Отряд Chondrenchelyiformes. Хондренхелиды

†Отряд Polysentoriformes. Полисенториды

Надотряд Holocephali. Цельноголовые

†Отряд Helodontiformes. Хелодонтиды

†Отряд Bradyodontiformes. Брадиодонты

Отряд Chimaeriformes. Химерообразные

Класс Osteichthyes. Костные рыбы

Подкласс Actinopterygii. Лучеперые рыбы (Актиноптеригии)

Инфракласс Cladistia. Кладистии

Отряд Polypteriformes. Многоперообразные

Инфракласс Actinopteri. Актиноптеры

†Отряд Cheirolepida. Хейролепиды

†Отряд Palaeonisciformes. Палеониски

Надотдел Chondrostei. Хрящекостные

†Отряд Saurichthyiformes. Заурихтииды

Отряд Acipenseriformes. Осетрообразные

Надотдел Neopterygii. Неоптеригии

Отдел Ginglymodi. Гинглимоды

Отряд Lepisosteiformes. Панцирные щуки

Отдел Halecostomi. Халекостомы

†Отряд Semionotiformes. Семионотиды (Лепидотообразные)

†Отряд Rucnodontiformes. Пикнодонтиды

Отряд Amiiformes. Амиеобразные

Инфраотдел Teleostei. Конечнокостные (Костистые рыбы)

†Отряд Pholidophoriformes. Фолидофорообразные

†Отряд Leptolepiformes. Лептолепообразные

†Отряд Aspidorhynchiformes. Аспидоринхообразные

†Отряд Ichthyodectiformes. Ихтиодектообразные

Когорта Osteoglossomorpha. Араваноидные

Когорта Elopomorpha. Тарпоноидные

Когорта Clupeomorpha. Клупеоидные (Сельдевидные)

Когорта Euteleostei. Высшие костистые рыбы

Подкласс Sarcopterygii. Лопастеперые рыбы (Саркоптеригии)

†Отряд Struniiformes (Onychodontida). СтруниIFORMЫ

Отряд Actinistia. Актинистии

Надотряд Dipnomorpha. Дипноморфы

†Отряд Youngolepiformes. Янголепиды

†Отряд Diabolepidida. Диаболепидиды

Отряд Dipnoi. Двоякодышащие рыбы

†Отряд Porolepiformes. Поролепиформы

Надотряд Rhipidistia. Рипидистии

†Отряд Rhizodontiformes. Ризодонтиформы

†Отряд Osteolepiformes. Остеолепиформы

†Отряд Elpistostegalia (Panderichthyida). Элпистостегалии

Надкласс Tetrapoda. Четвероногие (Тетраподы)

†Отряд Ichthyostegalia. Ихтиостегалии

Класс Amphibia. Земноводные

Подкласс Batrachomorpha (Apsidospondyli). Дугопозвонковые

†Отряд Temnospondyli. Темноспондильные

Надотряд Salientia. Прыгающие

†Отряд Proanura. Первичнобесхвостые

Отряд Anura. Бесхвостые

Подкласс Lerospondyli (Urodelidia). Тонкопозвонковые

†Отряд Nectridea. Нектридеи

†Отряд Aistopoda. Аистоподы

†Отряд Adelospondyli. Аделоспондилы

†Отряд Lysorophia. Лизорофы

Отряд Gymnophiona. Безногие

Отряд Caudata. Хвостатые

Подкласс Batrachosauria (Reptiliomorpha). Батрахозавры

†Отряд Anthracosauria. Антракозавры

Amphibia incertae sedis

†Отряд Microsauria. Микрозавры

КЛАСС AGNATHA. БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ

Общая характеристика. Наиболее примитивные по организации и первые по времени появления позвоночные. Панцирные или голые рыбообразные животные, в современной фауне представленные немногочисленной группой миног. Головной мозг мал и архаичен: его отделы расположены в одной плоскости и не перекрываются. Обычно хорошо развит непарный (пинеальный) глаз. Обонятельный мешок парный или одинарный. Он связан с ноздрей особым проходом — преназальным синусом. Глаза небольшие, могут быть редуцированы. В перепончатом лабиринте лишь два (вертикальных) полукружных канала. Органы дыхания в виде 7–40 пар жаберных мешков с лепестками энтодермального происхождения. Мешки могут открываться наружу самостоятельными отверстиями или сообщаться с внешней средой через парный общий выводной проток. Кровеносная система устроена примитивно, сердце включает венозный синус, предсердие, желудочек и артериальный конус (последний отдел может отсутствовать). Пищеварительный тракт дифференцирован слабо (у миног желудок не обособлен, кишка без петель, со слабо развитым спиральным клапаном). Большинство древних бесчелюстных питались пассивно, фильтруя воду вместе с донным илом (детритофагия). Современные миноги ведут полупаразитический образ жизни. Для них характерны наружное оплодотворение и развитие с метаморфозом, они откладывают многочисленные мелкие яйца (икру). Агнаты освоили морские и пресноводные бассейны.

Состав (табл. 3). Семь подклассов — Heterostraci (Разнощитковые), Osteostraci (Костнощитковые), Galeaspida (Галеаспиды), Pituriaspida (Питуриаспиды), Anaspida (Бесщитковые), Petromyzontida (Миноги) и Thelodonti (Телодонты), а также два отряда ранних бесчелюстных, близких к разнощитковым, — Astraspida (Астраспиды) и Arandaspida (Арандаспиды).

Возраст. Ранний кембрий (?). Поздний кембрий — современность.

Особенности строения. Осевой скелет представлен хордой, лишь у некоторых форм развиваются зачатки позвонков. Череп хрящевой (иногда наблюдается перихондральная костная выстилка полостей и каналов головного отдела). Мозговая коробка

Таблица 3. Филогения бесчелюстных

Геологический возраст											Таксон		
Pz									C	P		Mz	Kz
O			S			D							
1	2	3	1	2	3	4	1	2					
											Arandaspida		
											Astraspida		
											Heterostraci		
											Osteostraci		
											Galeaspida		
											Pituriaspida		
											Anaspida		
											Petromyzontida		
											Thelodonti		

развита (консолидирована) в различной степени. Дуги висцерального скелета расположены снаружи от жаберных мешков, не дифференцированы (челюстей нет) и объединены в околожаберную решетку. Висцеральный отдел может быть слабо связан с мозговым черепом либо плотно к нему прирастать. У большинства палеозойских форм развит наружный скелет. Он может быть представлен изолированными чешуями, тессерами, пластинками или щитками, покрывающими значительные участки тела, или их комбинациями. Элементы экзоскелета состоят, как правило, из аспидина или костной ткани в базальной части и из дентина в поверхностной части, покрытого иногда эмалеподобным слоем. У современных бесчелюстных экзоскелет отсутствует. Хвостовой плавник вертикальный, различной конфигурации. Иногда развиты спинной и анальный плавники, в некоторых группах (*Osteostraci*, *Pituriaspida*) — парные плавники (аналоги грудных). Плавниковые складки могут поддерживаться внутренним скелетом из хрящевых лучей.

Замечания. До определенного времени бесчелюстных рассматривали как ветвь, таксономически равноценную челюстноротым и разделенную на несколько классов. Миног объединяли с миксинами в классе *Cyclostomata* (Круглоротые). Телодонтов и разнощитковых сводили в класс *Diplorhina*, или *Pteraspidomorpha*

(Парноноздревые), а костнощитковых, бесщитковых и галеаспид — в класс *Monorhina*, или *Cephalaspidomorpha* (Непарноноздревые). Нередко к последнему классу относили (по признаку непарной ноздри) круглоротых в качестве младшего таксона. По современным представлениям галеаспиды и питуриаспиды образуют монофилетический таксон с костнощитковыми, бесщитковых обычно рассматривают в качестве группы, родственной миногам, а отряд *Astraspida* объединяют с гетеростраками. Таким образом, внутри *Agnatha* намечаются три крупные филогенетические ветви — *Osteostracomorphi* (*Osteostraci* + *Galeaspida* + *Pituriaspida*), *Anaspidomorphi* (*Anaspida* + *Petromyzontida*) и *Heterostracomorphi* (*Heterostraci* + *Astraspida*). Взаимоотношения между этими ветвями, а также их связи с телодонтами не вполне ясны.

Радиация *Agnatha* наблюдалась в силуре и девоне. Их остатки широко используют для корреляции отложений этого стратиграфического интервала. Некоторые группы бесчелюстных были распространены в определенных палеогеографических провинциях: гетеростраки и остеостраки встречены в Евразии и Сибири; анаспиды — только в Евразии; галеаспиды — в Китае; питуриаспиды — в австралийской части Гондваны. Телодонты найдены почти повсеместно.

Отряд *Astraspida*. Астраспиды

Общая характеристика. Морские мелкие бесчелюстные. Детритофаги. Длина тела не превышала 15 см.

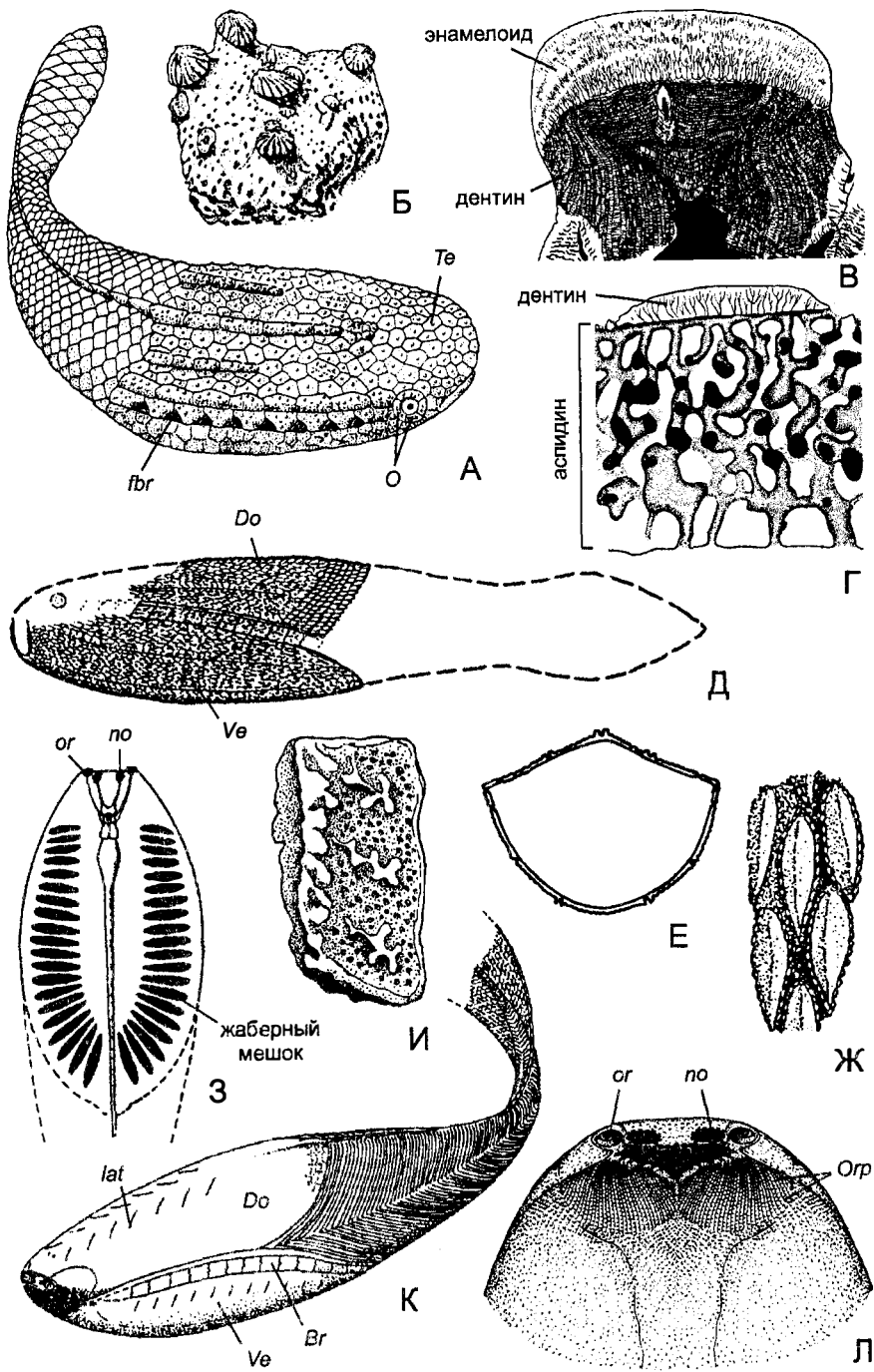
Состав. Одно семейство, три рода.

Возраст. Средний — поздний ордовик.

Особенности строения (рис. 10, А–Г). Вытянутое тело с уплощенным симметричным хвостовым плавником. Передняя часть тела покрыта дорсальным щитком, который образован

Рис. 10. Астраспиды (А–Г) и арандаспиды (Д–Л).

А, Б — *Astraspis* (п. ордовик): А — реконструкция, Б — фрагмент орнамента пластинки. В — *Pucnaspis* (ср. ордовик), сечение бугорка орнамента. Г — *Eriptychius* (ср. ордовик), поперечное сечение пластинки. Д–Ж — *Arandaspis* (ср. ордовик): Д — реконструкция, Е — поперечное сечение панциря, Ж — фрагмент орнамента. З–Л — *Sacabambaspis* (п. ордовик): З — реконструкция внутренних органов: органов чувств, головного мозга и жаберных мешков; И — чешуя; К — реконструкция внешнего вида; Л — передняя часть панциря, вид снизу (А, К — Elliott et al., 1991; Б — Ørvig, 1958; В, Г — Ørvig, 1989; Д–Ж — Ritchie, Gilbert-Tomlinson, 1977; З — Gagnier, 1993; И — Young, 1997; Л — Janvier, Blicek, 1993).



перекрывающимися полигональными тессерами, а остальная часть — чешуей. Глаза располагались по бокам головы и были окружены орбитальными пластинками. Ротовое отверстие имело переднее положение. Серия наружных жаберных отверстий (до 13) начиналась сразу за глазными отверстиями. Тессеры росли от центра, путем присоединения более мелких дентиновых бугорков по внешним краям. Экзоскелет состоял из аспидина в нижних слоях и дентина в поверхностном слое. Крупные дентиновые бугорки орнамента покрыты эмалеподобной тканью. Иногда следы обызвествленного хряща наблюдаются под аспидиновым слоем.

Отряд *Arandaspida*. Арандаспиды

Общая характеристика. Морские небольшие панцирные бесчелюстные. Вероятно, вели придонный образ жизни, детритофаги. Длина тела до 35 см.

Состав. Одно семейство, два рода.

Возраст. Ордовик.

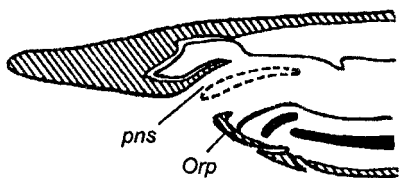
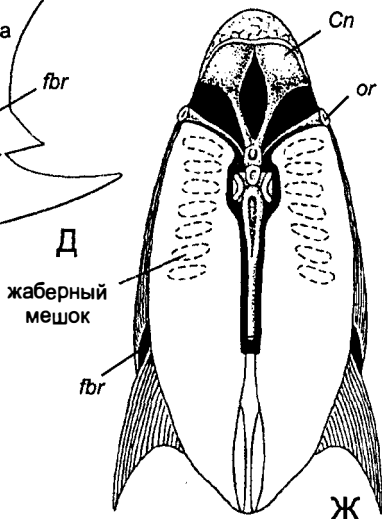
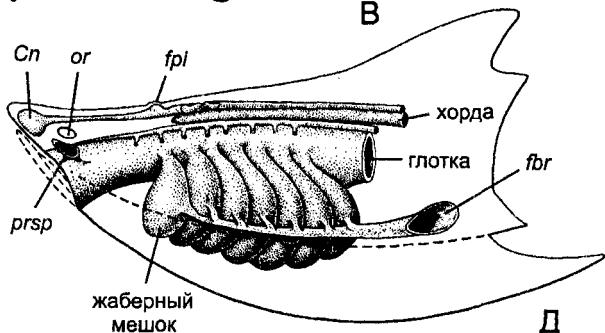
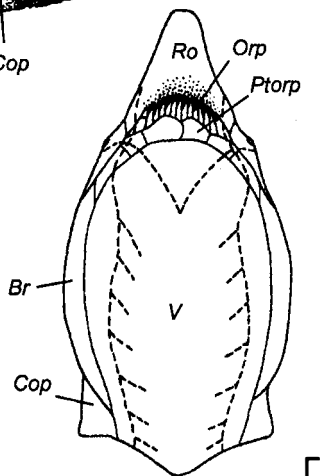
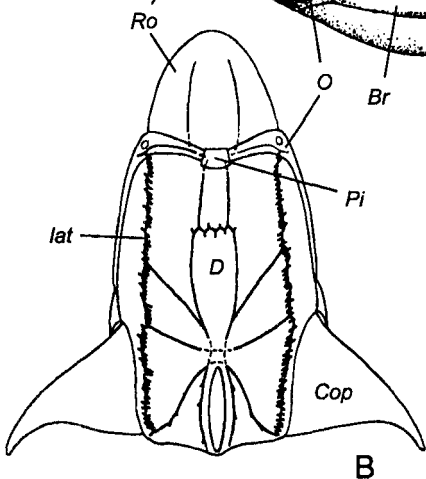
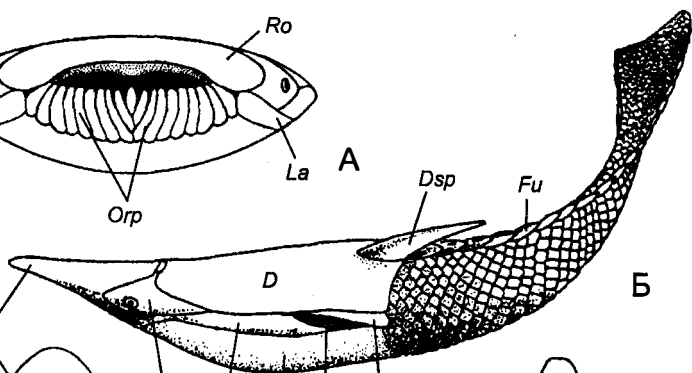
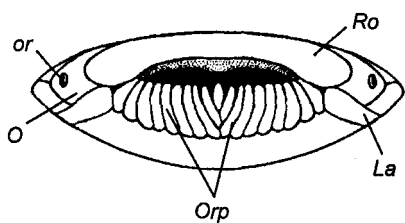
Особенности строения (рис. 10, Д–Л). Тело вытянутое, с единственным хвостовым плавником. Крупные дорсальный и вентральный щитки покрывали голову и глоточную область, а ряд небольших бранхиальных пластинок (до 15) — жаберную зону. Остальная часть тела была покрыта вытянутыми чешуями. Поперечное сечение тела овальное. Глаза имели сближенное переднее положение, между ними находились ноздри, разделенные пластинкой. Ротовая полость снабжена тонкими оральными пластинками. Жаберные мешки открывались в общие жаберные проходы, ведущие к паре наружных отверстий. Они располагались по дуговой линии, спускающейся к вентральному щитку. Пинеальное отверстие парное. Каналы боковой линии — в виде борозд и пор на дорсальном и вентральном щитках. Крупные пластинки покрыты тессерами. Пластинки и чешуи состояли из трехслойной костеподобной ткани: нижний слой — пластинчатый, средний — сотоподобный и верхний — бугорчатый. Орнамент в виде извилистых бугорков.

Общая характеристика. Панцирные бесчелюстные. Известны как морские, так и солоновато- и опресненноводные формы. Разнообразны по типу строения, форме тела и размерам. Вероятно, среди них встречались планктонофаги, детритофаги и всеядные формы. Длина тела от 2 см до 2 м.

Состав. Пять отрядов — *Syathaspidiformes* (Циатаспиды), *Pteraspidiformes* (Птераспиды), *Traquairaspidiformes* (Траквэраспиды), *Psammosteiformes* (Псаммостеиды) и *Amphiaspidiformes* (Амфиаспиды). Первый отряд считается предковым для большинства остальных. Существует большое количество мелких групп гетеростраков, не отнесенных ни к одному из пяти указанных выше отрядов.

Возраст. Силур, венлок — поздний девон.

Особенности строения (рис. 11). Передняя часть тела покрыта панцирем, состоящим из крупных пластинок, иногда с участием тессер, остальная часть — налегающими чешуями. Парные носовые капсулы находились у переднего конца головы, положение ноздрей — вентральное. Отделы головного мозга линейно вытянуты. Глаза небольшие, имеют в основном боковое положение, могут отсутствовать. Преназальный синус был частично отделен от ротовой полости. Число жаберных мешков не превышает семи пар. Они соединены общим выводящим каналом, который открывается одним внешним жаберным отверстием на каждой стороне панциря. Висцеральный скелет — в виде хрящевой решетки, включающей выводящий канал. Оральные пластинки расположены в нижней части ротового отверстия. Единственный плавник — хвостовой, уплощенный с боков, как правило, с более крупными дорсальной и вентральной долями и более мелкими между ними (“лучи”, образованные чешуей). Доли могут быть четко не выражены, когда между ними располагались чешуи сходной величины. В чешуйном покрове выделяются коньковые и боковые чешуи. Первые образуют срединные дорсальный и вентральный ряды. Все экзоскелетные элементы состоят из аспидинового основания и наружного дентинового слоя. Аспидиновый слой в базальной части — слоистый (ламеллярный), в средней — с крупными полостями (канцеллярный слой). У ранних форм полости призматические, у более поздних в средней части развивается губчатый слой. Сенсорные каналы образуют разветвленную сеть и проходят внутри канцеллярного слоя.



Отряд *Syathaspidiformes*. Циатаспиды

Общая характеристика. Гетеростраки небольших размеров, с вытянутым веретеновидным телом. Длина панциря от 2 до 15 см.

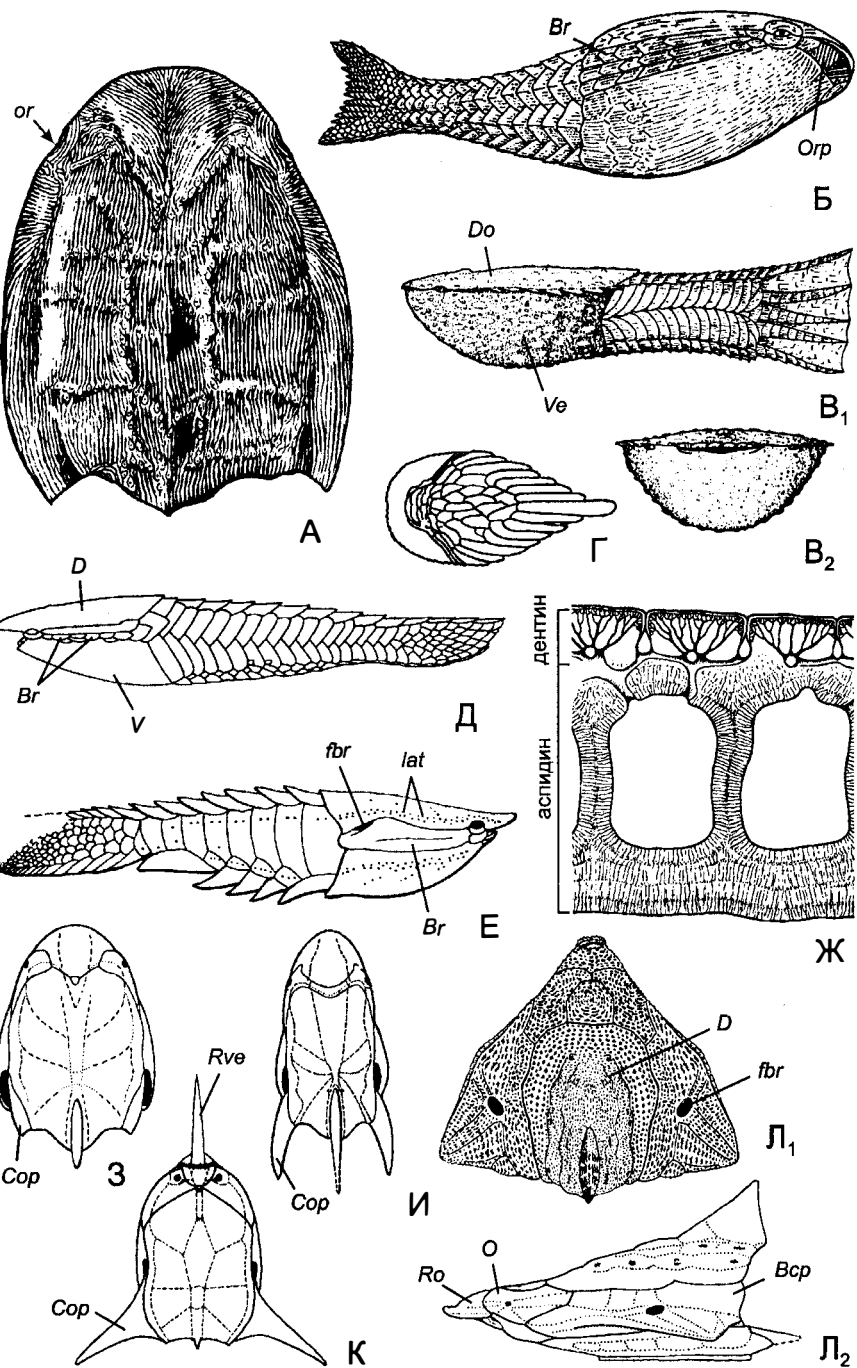
Состав. Семь семейств, более 30 родов. Ряд авторов включают амфиаспид в этот отряд в качестве семейства.

Возраст. Силур, венлок — ранний девон.

Особенности строения (рис. 12, А–Ж). Крупные дорсальная и вентральная пластинки занимают большую часть панциря. Дорсальная пластинка возникла в результате слияния нескольких элементов, в том числе ростральной и пинеальной пластинок, которые слабо заметны по ориентировке орнамента. На дорсальной пластинке находилась вырезка для орбит. Последние окружены снизу суборбитальной пластинкой, сверху — отростком дорсальной или преорбитальной пластинки. Пинеальное отверстие отсутствует. Рот занимал вентральное положение. Присутствовал ряд оральных, а иногда и посторальных пластинок. Одна удлиненная или несколько (до трех) рядов мелких бранхиальных пластинок. Бранхиальные отверстия открывались между дорсальной и бранхиальными пластинками. Хвостовой плавник — с равными долями или незначительно асимметричен. Чешуи крупные, между панцирем и хвостовым плавником, как правило, два ряда боковых чешуй с каждой стороны тела. В рядах коньковых чешуй может присутствовать постанальная пластинка (*Anglaspis*). Орнамент чаще состоит из параллельных скругленных дентиновых гребешков со слабозазубренными краями, значительно реже из бугорков (*Ctenaspis*). Дентиновые гребешки — с одним продольным пульпарным каналом, реже — с цепочкой пульпарных полостей. Тессеры редки. Иногда между дентиновым и канцелярным слоями появляется тонкий ретикулярный слой, напоминающий губчатый аспидиновый слой псаммостеид. Средний канцелярный слой пластинки — с крупными призматическими полостями и тонкими аспидиновыми перегородками. Каналы боковой линии проходили в канцелярном слое и от-

Рис. 11. Гетеростраки: строение скелета и внутренних органов.

А — *Protopteraspis* (р. девон), панцирь, вид спереди. В, Г — *Errivaspis* (р. девон): В — реконструкция, вид сбоку; Г — панцирь, вид снизу. В — *Unarkaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. Д — реконструкция строения внутренних органов амфиаспида. Е — продольное сечение передней части панциря птераспида. Ж — *Podolaspis* (р. девон), реконструкция строения внутренних органов (А, Е — Janvier, 1981; В — Blicek et al., 1991; В — Elliott, 1983; Г, Д, Ж — Новицкая, 1983).



крывались на поверхности пластинок порами, реже бороздами. На пластинках панциря не наблюдаются следы роста.

Разнообразие. Наханнаспиды — циатаспиды с удлиненным панцирем, в котором под узкой бронхиальной пластинкой присутствовал ряд дополнительных мелких пластинок. Дорсальная доля хвостового плавника несколько длиннее вентральной.

У ктенаспид пластинки состояли только из аспидина, без участия дентина. Бронхиальные отверстия ограничены плоской дорсальной и выпуклой вентральной пластинками; бронхиальные и суборбитальные пластинки отсутствовали. Ротовое отверстие имело почти терминальное положение. В хвостовом плавнике пять равных долей.

Англаспиды имели одну пару бронхиальных и пару латеральных пластинок, очень крупные боковые чешуи и постанальную пластинку в вентральном ряду коньковых чешуй.

У *Athenaegis* были развиты три ряда мелких бронхиальных пластинок. Верхняя граница орбит образована преорбитальной, нижняя — суборбитальными пластинками. В хвостовом плавнике девять дополнительных “лучей” между более крупными дорсальной и вентральной долями.

Отряд Pteraspidoformes. Птераспиды

Общая характеристика. Гетеростраки небольших и средних размеров, редко крупные. Хорошие пловцы. Передняя часть тела обтекаемой формы. Длина панциря до 80 см.

Состав. Два подотряда — Pteraspidoidei (Птераспидоиды) и Doryaspidoidei (Дориаспидоиды); пять семейств, около 30 родов. В некоторых работах псаммостеид как семейство включают в отряд.

Рис. 12. Гетеростраки: циатаспиды (А–Ж), птераспиды (З–К) и траквэраспиды (Л).

А — *Liliaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. Б — *Athenaegis* (силур, венлок), реконструкция. В — *Stenaspis* (р. девон): В₁ — реконструкция, вид сбоку; В₂ — панцирь, вид спереди. Г — *Tolypelepis* (силур, пржидолий — р. девон), чешуя, вид со стороны кроны. Д — *Nahanniaspis* (р. девон), реконструкция. Е — *Anglaspis* (р. девон), реконструкция. Ж — *Poraspis* (р. девон), сечение пластинки панциря. З — *Protopteraspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. И — *Larnovaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. К — *Doryaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. Л — *Phialaspis* (р. девон), панцирь: Л₁ — вид сверху, Л₂ — вид сбоку (А — Новицкая, 1986; Б — Soehn, Wilson, 1990; В — Dineley, 1976; Г — Märss, 1977; Д — Dineley, Loeffler, 1976; Е — Janvier, 1996; Ж — Быстров, 1955; З, И — Blicek, Janvier, 1999; К — Pernegre, 2002; Л — Tarrant, 1991).

Возраст. Силур, лудлов — средний девон.

Особенности строения (рис. 11, А-Е; 12, З-К). Панцирь состоит из ростральной, пинеальной, дорсальной, дорсо-спинальной, вентральной, орбитальных, бронхиальных и корнуальных пластинок. В панцире выделяются четыре выступающие части: ростральная, левая и правая корнуальные и дорсо-спинальная (дорсальный шип). Последняя, вероятно, представляет собой модифицированную коньковую чешую. Размеры этих четырех частей сильно варьируют. Маленькие орбиты — в центре орбитальных пластинок. Ротовое отверстие занимает вентральное, реже терминальное положение, в его нижней части — серия оральных, иногда и посторальных пластинок. На внутренней стороне ростральной пластинки несколько зубоподобных бугорков, соответствующих передним краям оральных пластинок. Жаберные отверстия открывались между бронхиальной и корнуальной пластинками; в случае редукции последних отверстия помещались между бронхиальной и дорсальной пластинками. Хвостовой плавник — с равными долями или вентральная немного крупнее. Чешуи небольшие. Орнамент состоит из тонких концентрически расположенных дентиновых гребешков с резкозубренными краями. Пластинки несут линии роста. Канцеллярный слой переходит в губчатый в поверхностных частях пластинок, под дентиновыми гребешками. В выступающих частях панциря губчатая ткань может заполнять весь средний слой пластинки. Каналы боковой линии, открывающиеся на поверхности прерывистыми щелевидными бороздками, образуют радиальную сеть, более сложно устроенную, чем у циатаспид.

Разнообразие. Анхиптераспиды — мелкие птераспиды с единой бронхио-корнуальной и маленькой пинеальной пластинкой, не имеющей контакта с орбитальными пластинками.

Протаспиды напоминают циатаспид по конфигурации панциря, который уплощен дорсо-вентрально. Ростральная пластинка короткая и широкая, бронхиальная — длинная, заполняющая латеральную часть панциря. Корнуальная и дорсо-спинальная пластинки маленькие. Жаберное отверстие находилось в задней части панциря.

Протоптераспиды имели небольшие корнуальные и дорсо-спинальные пластинки, короткую ростральную и пинеальную, не контактирующую с орбитальными пластинками.

У подоласпид контакт пинеальной и орбитальных пластинок узкий или отсутствует, корнуальные пластинки, как правило, длиннее.

Риноптераспиды с узким, вытянутым панцирем за счет длинных рostrальных и дорсо-спинальных пластинок. Корнуальная пластинка небольшая.

У птераспидид варьируют форма рostrа и размеры корнуальных и дорсо-спинальных пластинок; контакт пинеальной и орбитальной пластинок широкий.

У дориаспид был развит псевдорostr, образованный разросшейся с вентральной стороны пластинкой, возможно оральной. Ротовое отверстие находилось спереди, а жаберные отверстия — в середине боковых частей панциря. Rostrальная пластинка небольшая, корнуальные — узкие и длинные, расположены почти перпендикулярно к оси тела, дорсо-спинальная пластинка отсутствовала.

Отряд Traquairaspidiformes. Траквераспиды

Общая характеристика. Гетеростраки небольших размеров, с широким панцирем. Длина панциря до 10 см.

Состав. Два семейства, шесть родов.

Возраст. Силур, венлок — ранний девон.

Особенности строения (рис. 12, Л). Панцирь уплощенный в передней и вентральной частях, часто с дорсальным гребнем. Дорсальная пластинка средних размеров, пинеальная — относительно крупная. Жаберные отверстия открываются в середине единой бранхио-корнуальной пластинки. В среднем слое пластинок в зависимости от части панциря могут находиться крупные полости (как у циатаспид) или губчатый аспидин (как у псаммостеид). Орнамент в виде извилистых листообразных бугорков, расположенных рядами. Центральная часть вентральной пластинки не орнаментирована. Присутствовали поля тессер.

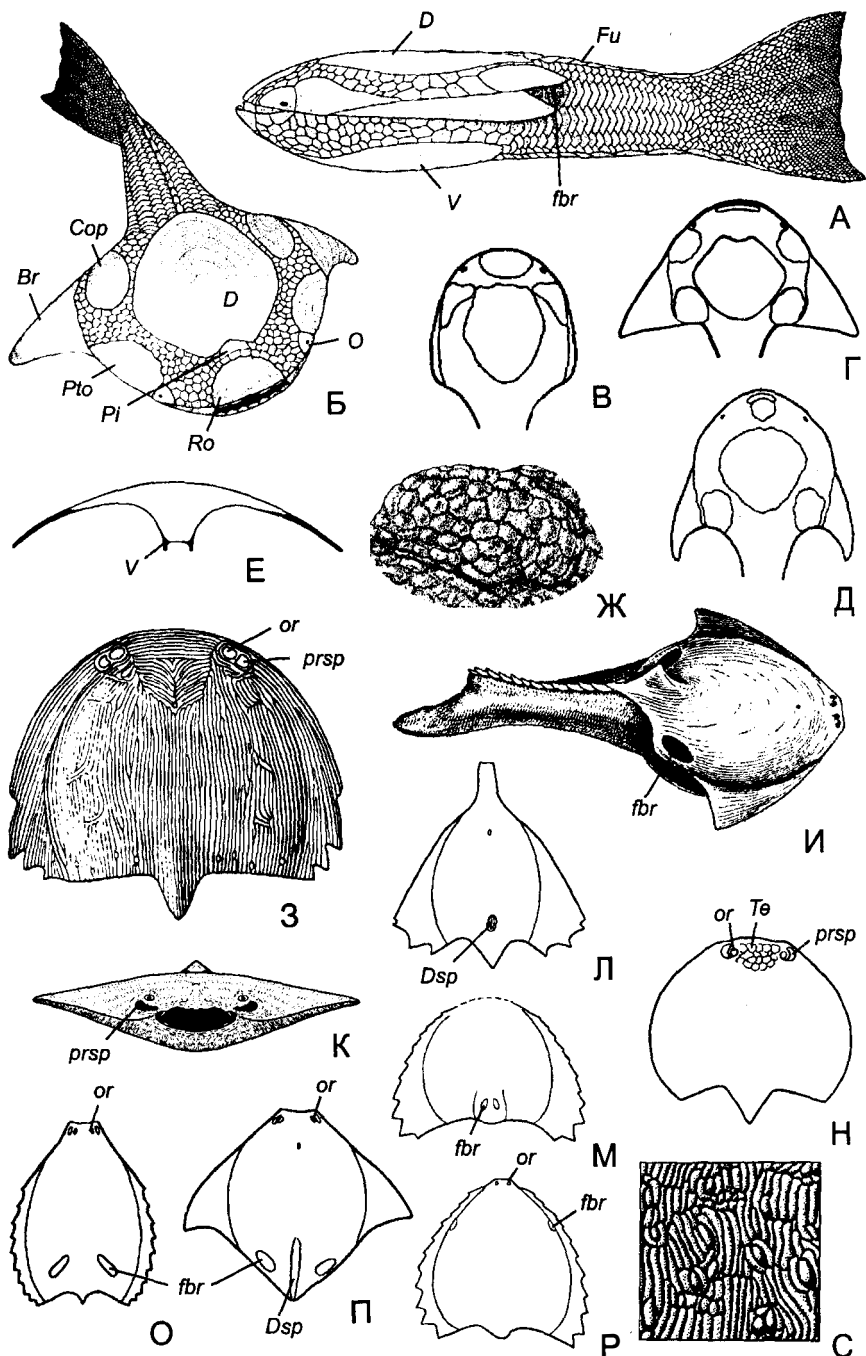
Отряд Psammosteiformes. Псаммостеиды

Общая характеристика. Средние и крупные гетеростраки, обычно обитавшие в частях бассейна с песчаным дном. Длина тела достигала двух метров.

Состав. От трех до шести семейств, около 20 родов.

Возраст. Ранний — поздний девон.

Особенности строения (рис. 13, А–Ж). Передняя округлая часть тела уплощена в дорсо-вентральном направлении, задняя — в латеральном. Первая покрыта крупными и толстыми пластинками и полигональными тессерами, расположенными между ними, вторая — налегающими чешуями. Ротовое отверстие имеет дор-



сальное положение и окружено преоральными пластинками сверху и оральными снизу. Две орбитальные пластинки. Дорсальная пластинка контактировала только с пинеальной, если последняя присутствовала; вентральная не имела контакта с другими пластинками. Крупные выступающие, часто вентрально изогнутые, бранхиальные пластинки выполняли функции корнуальных пластинок птераспид. Наблюдаются следы истирания о дно дистальных концов бранхиальных пластинок и выпуклой части вентральной. Пластинки, чешуи и тессеры орнаментированы дентиновыми бугорками с зубчатыми краями. Массивный аспидиновый слой сложно устроен, напоминает губчатый слой костной ткани. В местах истираний и патологий аспидин может “залечиваться” плевромином или дентином. Возможна смена поколений дентиновых бугорков при истирании. Каналы боковой линии располагались между дентиновым и аспидиновым слоями, они не образовывали сложной сети.

Отряд *Amphiaspidiformes*. Амфиаспиды

Общая характеристика. Разнообразные по форме панциря гетеростраки. Специализированная придонная группа, многие из них могли зарываться в грунт, обнаружены слепые формы. Фильтраторы. Длина панциря от 2 до 30 см.

Состав. Три подотряда — *Amphiaspidoidei* (Амфиаспидоиды), *Hibernaspidoidei* (Хибернаспидоиды) и *Siberiaspidoidei* (Сибериаспидоиды); девять семейств, 22 рода.

Возраст. Силур, пржеидолий — ранний девон.

Особенности строения (рис. 13, З–С). Панцирь в виде единой капсулы, охватывающей всю переднюю часть тела и образо-

Рис. 13. Гетеростраки: псаммостеиды (А–Ж) и амфиаспиды (З–С).

А — *Drepanaspis* (р. девон), реконструкция. Б, Е — *Pycnosteus* (ср. девон): Б — реконструкция, Е — поперечный разрез панциря. В — *Schizosteus* (ср. девон), реконструкция. Г — *Tartuosteus* (ср. девон), реконструкция. Д — *Ganosteus* (ср. девон), реконструкция. Ж — *Psephaspis* (р. девон), орнамент тессеры. З — *Prosarctaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. И, П — *Angaraspis* (р. девон): И — реконструкция; П — панцирь, вид сверху. К — реконструкция панциря амфиаспида, вид спереди. Л — *Eglonaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. М — *Edaphaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. Н, С — *Gabreyaspis* (р. девон): Н — панцирь, вид сверху; С — фрагмент орнамента. О — *Kureykaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. Р — *Hibernaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху (А — Mark-Kurik, 1993; Б — Mark-Kurik, 1968; В–Д — Obruchev, Mark-Kurik, 1968; Е — Обручев, Марк-Курик, 1965; Ж — Ørvig, 1961; З, И, Л–Р — Новицкая, 1986; К — Janvier, 1974; С — Новицкая, 1983).

ванной путем слияния пластинок. Иногда границы пластинок различимы, чаще обособлена вентральная пластинка, реже — дорсальная и бронхиальная, в единичных случаях — суборбитальная. Панцирь уплощен дорсо-вентрально, разнообразен по форме. Передний край округлый или вытянут в виде длинной ротовой трубки, задний — обычно со срединным отростком, с боков развита кайма, иногда с зубцами. Орбиты маленькие, расположены на дорсальной стороне панциря или на его переднем боковом крае, могут отсутствовать (*Eglonaspis*, *Lecaniaspis*). У некоторых амфиаспид с внешней стороны от орбит находились отверстия, которые интерпретируют по-разному. Но более вероятно, что это наружные выходы преспиракулярных жаберных ходов. Ротовое отверстие имеет вентральное или терминальное положение; жаберные отверстия открывались в передней части или чаще в задней части дорсальной поверхности панциря. У некоторых форм заметно пинеальное пятно, иногда присутствовало отверстие для дорсального шипа. Орнамент состоит из комбинации дентиновых гребешков и бугорков или только из бугорков. Между орбитами иногда располагались тессеры (*Gabreyaspis*). Во внутреннем строении панциря различимы четыре слоя: наружный дентиновый слой; тонкий ретикулярный слой с разветвленной сетью канальцев; канцеллярный слой, составляющий основную толщину панциря, и ламеллярный базальный слой. В боковой кайме может появляться губчатый слой. Каналы боковой линии — в виде поверхностных борозд или каналов, проходящих внутри панциря.

Разнообразие. Афатаспиды — мелкие амфиаспиды, напоминающие циатаспид, с овальным слившимся панцирем, на котором иногда различимы границы пластинок, в том числе — суборбитальной. Орбиты — на передне-боковых краях, жаберные отверстия — на боковом ребре панциря; боковая кайма слабо выражена.

Габрейаспиды имели округлый и широкий слившийся панцирь с более выпуклой дорсальной стороной. Преспиракулярное отверстие хорошо развито; жаберные отверстия отсутствуют на дорсальной стороне; иногда присутствовали тессеры.

У облиаспид панцирь с заметными границами пластинок, с более выпуклой вентральной поверхностью, с хорошо выраженной боковой каймой, маленьким преспиракулярным отверстием и задним положением жаберных отверстий.

Эглонаспиды средних и крупных размеров, обладали развитой ротовой трубкой и боковой каймой с зубцами, расширенной сзади. Границы пластин обычно различимы. Орбиты на бо-

ковом ребре панциря или ротовой трубки либо отсутствуют. Жаберные отверстия сзади или не найдены на дорсальной поверхности. Преспиракулярного отверстия нет.

Хибернаспиды — крупные представители отряда с уплощенным слившимся панцирем и боковой каймой с крупными зубцами. Границы пластинок выражены только в орнаменте. Орбиты расположены у переднего края, жаберные отверстия имели переднее положение.

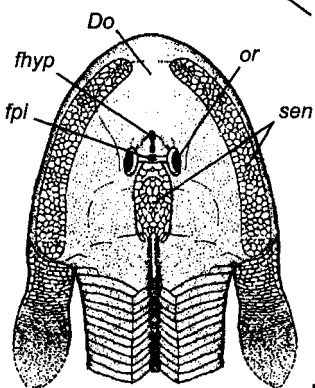
ПОДКЛАСС OSTEOSTRACI. КОСТНОЩИТКОВЫЕ

Общая характеристика. Морские бесчелюстные средних размеров с уплощенным вентральным щитом. Хорошие пловцы, некоторые могли зарываться в грунт. Возможно, детритофаги, питавшиеся путем всасывания через ротовое отверстие.

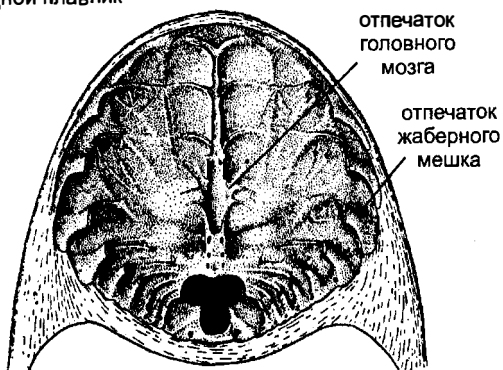
Состав. Семь отрядов — Ateleaspida (Ателеаспиды), Serhalaspidida (Цефаласпидиды), Zenaspidida (Зенаспидиды), Benneviaspidida (Бенневиаспидиды), Kiaeraspidida (Кяераспидиды), Thyestida (Тиестиды) и Tremataspidida (Трематаспидиды).

Возраст. Силур, венлок — поздний девон.

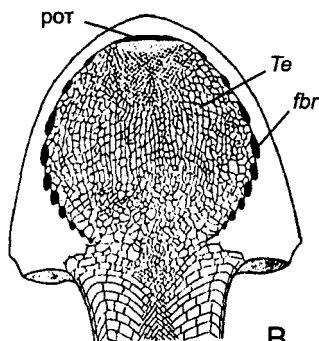
Особенности строения (рис. 14, 15). Передняя часть тела покрыта консолидированным головным или головотуловищным панцирем. Последний вариант — в случае присоединения туловищных сегментов (трематоспидиды и тиестиды). Панцирь до 40 см в длину, треугольной, полукруглой или овальной формы, иногда с одним или двумя роstralными и корнуальными отростками, дорсальным отростком или шипом. Дорсальная поверхность панциря выпуклая, вентральная — плоская или выпуклая. Вентральное окно орало-бранхиальной полости прикрыто тессерами или мелкими пластинками, среди которых иногда выделяются оральные. По краям окна располагались два ряда жаберных отверстий, которые начинались сразу за щелевидным ротовым отверстием. Десять жаберных мешков. В центре дорсальной поверхности находился орбита-назогипофизарный комплекс. В него входят: спереди открывающееся щелевидное назогипофизарное отверстие, расположенное в некотором углублении панциря, небольшие орбиты и пинеальное отверстие часто в одном орбита-пинеальном окне. Пинеальный орган прикрыт соответствующей пластинкой. В орбитах имелись склеротические кольца и часто окостеневшая склера. Кроме этого комплекса на дорсальной стороне присутствуют одно дорсальное и парные латеральные сенсорные поля, иногда выходы эндолимфати-



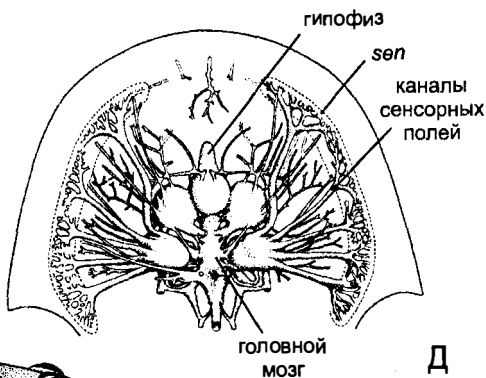
Б



Г



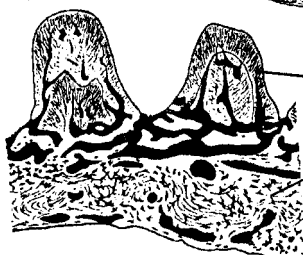
Б



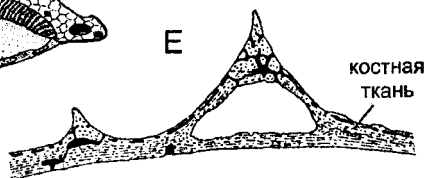
Д



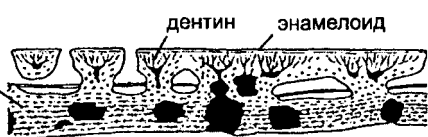
Е



Ж



З



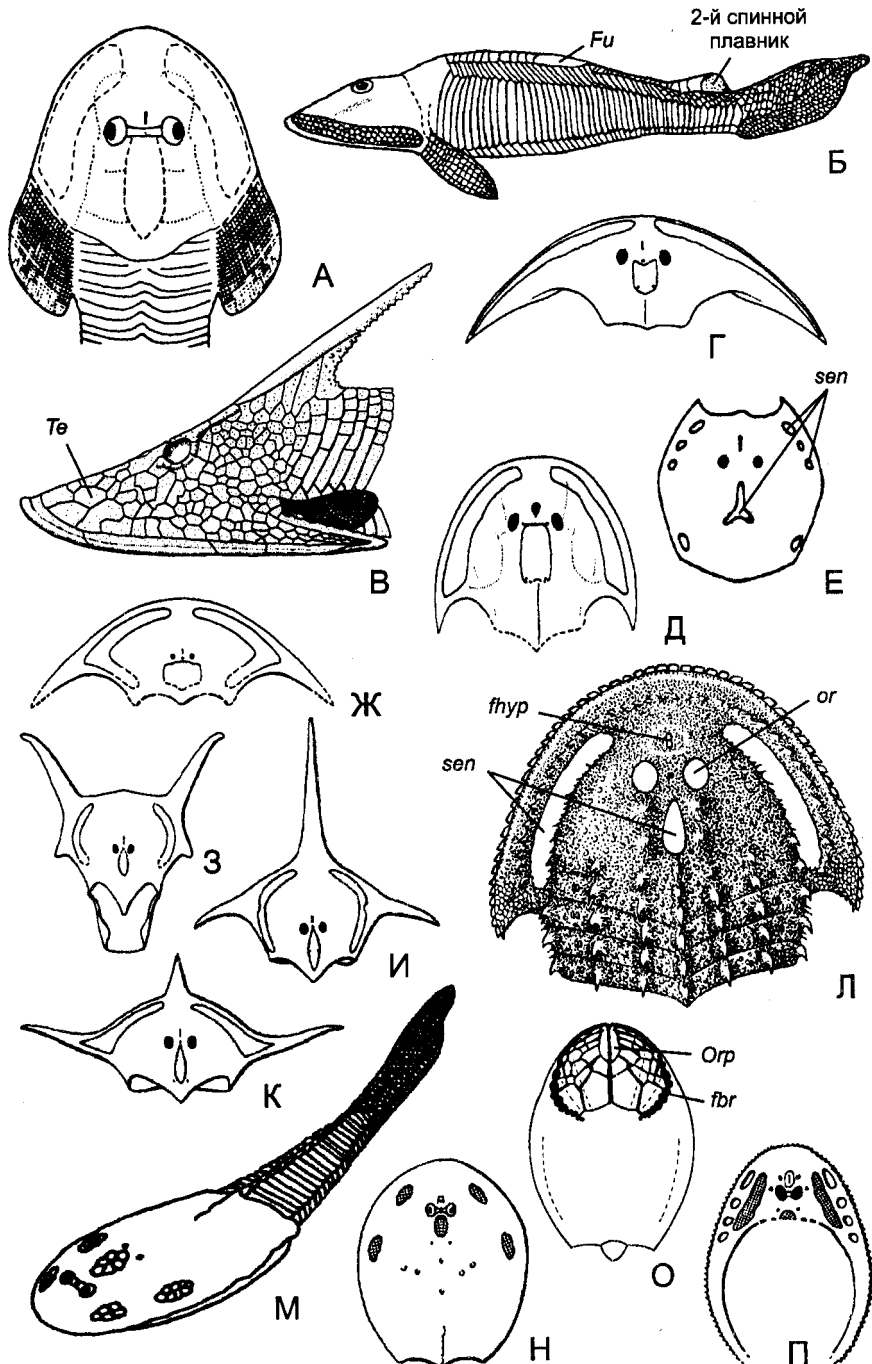
И

ческих протоков. Латеральные поля могут быть длинными, вдоль почти всего бокового края панциря или в виде серии округлых отверстий. Они прикрыты мелкими тессерами и соединены крупными каналами с лабиринтом. Эндоскелет массивный хрящевой с участием перихондральных окостенений. Имелись жаберные дуги, жаберные мешки были разделены хрящевыми ребрами. Два полукружных канала во внутреннем ухе, крупные головные вены, хорошо развита ротовая и жаберная мускулатура. На верхней части ротового отверстия помещалось супраоральное поле с бугорками. Панцирь состоял из клеточной костной ткани, часто с мезодентиновым внешним слоем. Покрыт тессерами или бугорками, иногда гладкий. Каналы боковой линии открываются в виде борозд или пор, в основном на дорсальной стороне. Имелись парные плавниковые выросты (грудные плавники) с внутренней мускулатурой. Они могли быть стено- или эврибазальными, покрыты мелкой чешуей. На панцире для их прикрепления находились специальные углубления. Хвостовой плавник эпицеркальный, хорда заходила в эпихордальную лопасть. Обычно один или два дорсальных плавника; у некоторых форм, как и грудные, могли отсутствовать. Иногда обособлена небольшая лопасть под хвостовым плавником (модифицированный анальный плавник). В чешуйном покрове присутствуют коньковые и удлиненные боковые чешуи. Коньковые чешуи образуют дорсальный ряд, одна из них, более крупная, может находиться в начале дорсального плавника, напоминая плавниковый шип у некоторых рыб.

Замечания. Часто *Ateleaspida* считают предковой группой других остеостраков; шесть остальных отрядов являются монофилетической группой, и их объединяют в надотряд *Cornuata*. В эволюции остеостраков, особенно корнуат, намечаются тенденции укорочения панциря и уменьшения грудных плавников.

Рис. 14. Остеостраки: строение скелета и внутренних органов.

А — *Ateleaspis* (силур — р. девон), реконструкция. Б — *Hemicyclaspis* (р. девон), реконструкция передней части тела, вид сверху. В — *Cephalaspis* (р. девон), реконструкция передней части тела, вид снизу. Г — *Mimetaspis* (р. девон), головной панцирь с отпечатком внутренних органов, вид снизу. Д — *Kiaeraspis* (р. девон), реконструкция внутренних органов, расположенных под панцирем. Е — поперечный разрез панциря остеострака. Ж — *Procephalaspis* (силур, венлок — лудлов), сечение панциря. З — *Tremataspis* (силур, венлок — лудлов), сечение панциря. И — *Thyestes* (силур, венлок), сечение панциря (А — Janvier, 1996; Б — Stensiö, 1932; В — Помер, Парсонс, 1992; Г — Stensiö, 1958; Д — Stensiö, 1963; Е — Janvier, 1974; Ж — Øravig, 1950; З, И — Denison, 1951).



Отряд *Ateleaspida*. Ателеаспиды

Состав. Одно семейство, пять родов.

Возраст. Силур, венлок — ранний девон.

Особенности строения (рис. 14, А, Б; 15, А, Б). Примитивные остеостраки. Панцирь без корнуальных отростков, с большими латеральными и дорсальными сенсорными полями, выходами эндолимфатических протоков. Каналы боковой линии в виде борозд. Панцирь покрыт тессерами. Грудные плавники крупные, с широким основанием. Развиты два спинных плавника. Крупный хвостовой плавник с небольшой горизонтальной лопастью снизу. Чешуйный покров из небольших чешуй, коньковые не развиты.

Отряд *Cephalaspida*. Цефаласпидиды

Состав. Одно семейство, шесть родов.

Возраст. Силур, лудлов — средний девон.

Особенности строения (рис. 14, В; 15, В). Панцирь широкий, крупный, подковообразный, с длинной прегипофизной частью. Корнуальные отростки широкие и уплощенные. Небольшие дорсальные сенсорные поля. Латеральные поля длинные, с многочисленными подходящими каналами, сужаются назад. Панцирь покрыт тессерами, иногда с дорсальным шипом. В чешуйном покрове, как и у большинства корнуат, присутствуют удлинённые боковые и коньковые чешуи. Вместо первого дорсального плавника — крупная коньковая чешуя с гребнем.

Рис. 15. Остеостраки: ателеаспиды (А, Б), цефаласпидиды (В), зенаспидиды (Г, Д), кяераспидиды (Е), бенневияспидиды (Ж-К), тиестиды (Л), трематаспидиды (М-П).

А — *Ateleaspis* (силур — р. девон), реконструкция передней части тела, вид сверху. Б — *Hemicyclaspis* (р. девон), реконструкция. В — *Cephalaspis* (р. девон), реконструкция передней части тела, вид сбоку. Г — *Meteoraspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. Д — *Diademaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. Е — *Gustavaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. Ж — *Benneviaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. З — *Tauraspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. И — *Boreaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. К — *Hoelaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. Л — *Thyestes* (силур, венлок), панцирь, вид сверху. М-О — *Tremataspis* (силур, венлок — лудлов): М — реконструкция; Н — панцирь, вид сверху; О — панцирь, вид снизу. П — *Sclerodus* (силур, пржидолий), панцирь, вид сверху (А, Г-Е — Janvier, 1984; Б — Stensiö, 1932; В — Dineley, Loeffler, 1976; Ж-К — Mark-Kurik, Janvier, 1983; Л, М — Afanassieva, 1992; Н — Janvier, 1985; О — Janvier, 1974; П — Forey, 1987).

Отряд *Zenaspidida*. Зенаспидиды

Состав. Одно семейство, пять родов.

Возраст. Ранний — поздний девон.

Особенности строения (рис. 15, Г, Д). Остеоотраки с крупным, массивным панцирем. Панцирь с коротким корнуальным отростком, большим назогипофизарным отверстием и сенсорными полями, иногда с дорсальным гребнем. Латеральные поля равной ширины по всей их длине. Панцирь орнаментирован крупными бугорками, окруженными более мелкими.

Отряд *Benneviaspidida*. Бенневияспидиды

Состав. Одно семейство, шесть родов.

Возраст. Ранний девон.

Особенности строения (рис. 15, Ж–К). Уплощенный панцирь с коротким абдоминальным отделом. Могут быть развиты один (*Boreaspis*) или два (*Tauraspis*) ростральных отростка. Корнуальные отростки хорошо выражены, иногда очень длинные, загнуты или вперед, или назад. Панцирь не покрыт тессерами. Дорсальное сенсорное поле щелевидной формы, латеральные — различной формы, в зависимости от формы корнуальных отростков.

Отряд *Kiaeraspidida*. Кierasпидиды

Состав. Три семейства, шесть родов.

Возраст. Ранний девон.

Особенности строения (рис. 15, Е). Мелкие остеоотраки с почти редуцированным корнуальным отростком и расширенной задней частью панциря. Латеральные поля узкие единые или в виде нескольких отверстий. Дорсальное поле разнообразной формы. Ротовое отверстие чаще на вентральной стороне или в передне-дорсальной части панциря (*Gustavaspis*). Панцирь может включать до 9 туловищных сегментов. Грудные плавники, когда известны, — небольшие.

Отряд *Thyestida*. Тиести́ды

Состав. Одно семейство, пять родов.

Возраст. Силур, венлок — пржидолий.

Особенности строения (рис. 15, Л). Небольшие остеоотраки с длинным панцирем, включающим 7–8 туловищных сегментов.

Корнуальные отростки и грудные плавники мелкие. Латеральные сенсорные поля сравнительно короткие. Назогипофизарное отверстие небольшое, находится на некотором удалении от орбит. Панцирь покрыт бугорками, иногда в виде загнутых зубчиков, на боковой кайме также присутствуют бугорки, образуя зазубренный край, на вентральной стороне орально-бранхиальное окно закрыто пластинками, среди которых выделяются оральные.

Отряд Tremataspida. Трематаспидиды

Состав. Три семейства, семь родов.

Возраст. Ранний девон.

Особенности строения (рис. 15, М-П). Панцирь овальной формы, длинный, с пластинками на вентральной стороне. Корнуальные отростки полностью редуцированы. Несколько пар латеральных полей в виде овальных отверстий. На дорсальной стороне могут открываться две пары рядов маргинальных отверстий (*Sclerodus*), а также три пары мелких отверстий вокруг орбито-назогипофизарного комплекса. Панцирь состоит из кости в наружном слое и ламеллярной костной ткани в остальной части, с перфорированной септой или поровыми полями в среднем слое. Парные и дорсальный плавники редуцированы. Хвостовой плавник небольшой, без дополнительной доли.

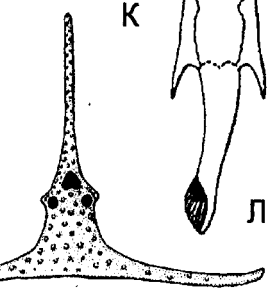
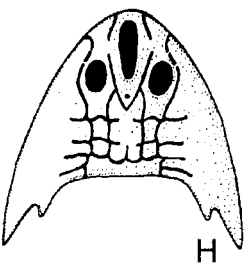
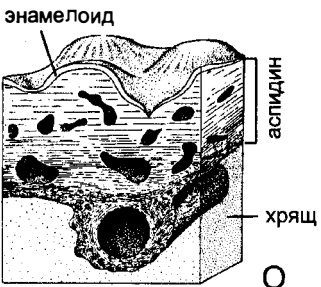
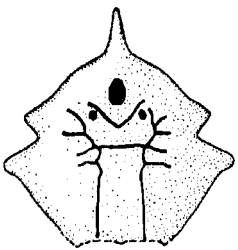
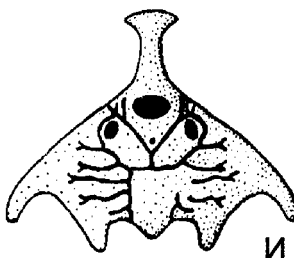
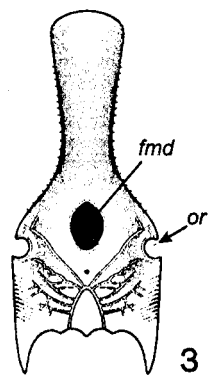
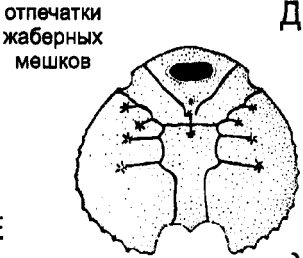
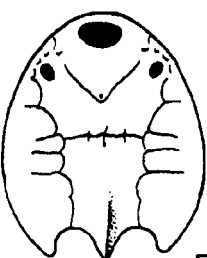
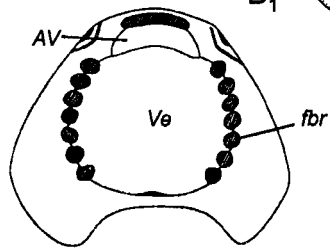
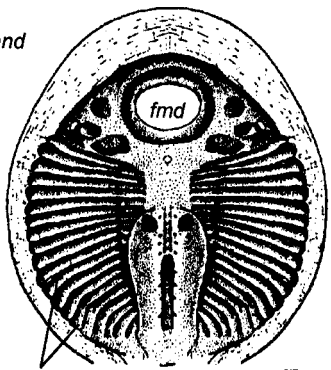
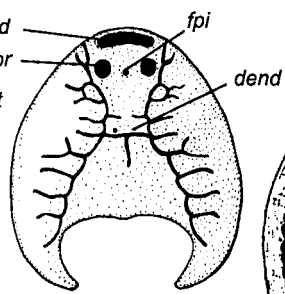
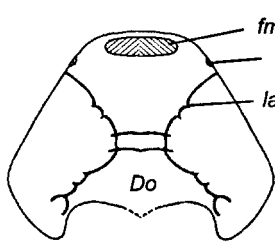
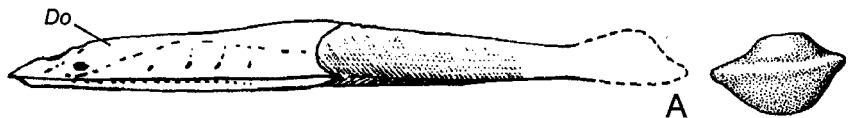
ПОДКЛАСС GALEASPIDA. ГАЛЕАСПИДЫ

Общая характеристика. Бесчелюстные небольших и средних размеров, с крупным, разнообразным по форме головным панцирем и уплощенным хвостовым плавником. Придонные формы, вероятно, фильтраторы. Длина панциря от 2 до 30 см.

Состав. Четыре отряда — Hanyangaspida (Ханьянгаспидиды), Polybranchiaspidiformes (Полибранхиаспиды), Huananaspidoformes (Хюнанаспиды), Eugaleaspida (Эвгалеаспиды). Hanyangaspida, по-видимому, предковая группа для остальных галеаспид.

Возраст. Силур, лландовери — средний девон.

Особенности строения (рис. 16). Галеаспиды имели массивный головной панцирь, в образовании которого участвовал как экзо-, так и эндоскелет. Панцирь полукруглый, овальный или треугольный, у некоторых представителей с ростральными и корнуальными отростками различной длины и формы. Дорсаль-



ная поверхность панциря сплошная, заходит частью на вентральную сторону в виде вентрального канта, на боковых краях которого открываются многочисленные жаберные отверстия. Последние образуют ряды слева и справа, расположенные по изогнутой линии, количество отверстий может достигать 40 пар. Свободное вентральное окно закрыто полностью или частично вентральным щитком, а иногда и передней вентральной оральной пластинкой. На дорсальной поверхности панциря имеется медио-дорсальное отверстие, его форма — от овальной до щелевидной. Оно может иметь положение от почти терминального до передне-дорсального. Отверстие было связано с нижележащей оралобранхиальной полостью и открывалось перед парой носовых полостей. Природа его остается дискуссионной; чаще высказывают предположения, что это могли быть назогипофизарное отверстие. Рот помещался спереди вентральной поверхности. Орбиты находились в передней части дорсальной поверхности панциря, реже — на его боковом перегибе. Иногда на дорсальной поверхности наблюдаются пинеальное отверстие и выходы эндолимфатических протоков. У единичных форм присутствуют боковые дорсальные отверстия, напоминающие боковые сенсорные поля остеостраков. Граница экзо- и эндоскелета сильно васкуляризована. Эндоскелет — в виде сплошного хряща, который часто обызвествлялся. Два полукруглых канала во внутреннем ухе. Жаберные мешки отделены интербранхиальными ребрами. Экзоскелетная часть панциря образовалась за счет слияния мелких элементов и состоит из ламеллярной аспидиноподобной ткани, покрытой энамеллоидом. Каналы боковой линии

Рис. 16. Галеаспиды: полибранхиаспиды (А, Д–Ж), ханьянгаспидиды (В, Г), хюнааспиды (З–М), эвгалеаспиды (Н) и галеаспид неясного систематического положения (Б).

А, Е — *Polybranchiaspis* (р. девон): А — реконструкция; Е — панцирь, вид сверху. Б — *Bannhuanaspis* (р. девон), чешуя, вид сбоку. В — *Hanyangaspis* (силур, лландовери), панцирь: В₁ — вид сверху, В₂ — вид снизу. Г — *Changxingaspis* (силур, венлок), панцирь, вид сверху. Д — *Duyunolepis* (р. девон), панцирь с отпечатками внутренних органов, вид снизу. Ж — *Cyclodiscaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. З — *Gantarostrataspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. И — *Sanchaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. К — *Nanpanaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. Л — *Sanqicaspis* (р. девон), реконструкция. М — *Lungmenshanaspis* (р. девон), панцирь, вид сверху. Н — *Singaleaspis* (силур, венлок), панцирь, вид сверху. О — сечение панциря галеаспиды (А — Janvier, 1996; Б — Janvier et al., 1993; В₁, Г — Wang, 1991; В₂ — Wang, 1986; Д, И — Janvier, 1984, с изменениями; Е — Janvier, 1984; Ж, К, Л — Liu, 1975, с изменениями; З — Wang, Wang, 1992; М — Pan et al., 1975; Н — Wang, 1991, с изменениями; О — Zhu, Janvier, 1998).

— в виде борозд, выходящих на поверхность. Они образуют радиальную сеть, в которой выделяются два главных продольных канала. Парных плавников нет; единственный из плавников — хвостовой — редко сохраняется и плохо изучен. Задняя часть тела покрыта мелкой округлой чешуей, состоящей, как и панцирь, из энамелоида и ламеллярной ткани.

Отряд *Nanyangaspida*. Ханьянгаспидиды

Состав. Одно семейство, три рода.

Возраст. Силур, лландовери — венлок.

Особенности строения (рис. 16, В, Г). Наиболее примитивные галеаспиды с треугольным или овальным панцирем со слабо развитыми корнуальными отростками. Медио-дорсальное отверстие имеет почти терминальное положение, широкое и короткое, овальной формы. Семь пар жаберных отверстий. Орбиты на дорсальной или латеральной стороне панциря. На вентральной стороне имелись передняя вентральная (или оральная) пластинка, расположенная сразу за ротовым отверстием, и вентральный щиток, покрывающий все пространство между рядами жаберных отверстий. Панцирь покрыт звездчатыми бугорками. Главные ветви каналов боковой линии сходятся к центру, а затем расходятся в задне-боковые углы панциря.

Отряд *Polybranchiaspidiformes*. Полибранхиаспиды

Состав. Два семейства, 10 родов.

Возраст. Ранний — средний девон.

Особенности строения (рис. 16, А, Д–Ж). Панцирь овальной формы без существенных отростков, с овальным, дорсально расположенным медио-дорсальным отверстием. Орбиты имели латеральное или дорсо-латеральное положение. Жаберные отверстия многочисленные (до 40), вентральный щиток частично покрывал пространство между их рядами.

Отряд *Huananaspidiformes*. Хюнанаспиды

Состав. Одно семейство, 11 родов.

Возраст. Ранний девон.

Особенности строения (рис. 16, З–М). Панцирь разнообразной формы с обособленными ростральным и корнуальными отростками. Первый варьирует по длине, может быть в виде труб-

ки (*Sanqiaspis*) или лопатообразный (*Gantarostraspis*), или с расширением на конце (*Sanchaspis*). Корнуальные отростки направлены назад либо почти перпендикулярно оси тела. Орбиты находились на боковой стороне панциря или на дорсальной стороне. Медио-дорсальное отверстие разнообразной формы, часто занимает передне-дорсальное положение. Жаберные отверстия многочисленные.

Отряд *Eugaleaspida*. Эвгалеаспиды

Состав. Два семейства, пять родов.

Возраст. Силур, венлок — ранний девон.

Особенности строения (рис. 16, Н). Панцирь треугольной или полукруглой формы с короткими корнуальными отростками. Медио-дорсальное отверстие щелевидное, орбиты имеют дорсальное положение, приближены к этому отверстию. Жаберных отверстий до семи пар.

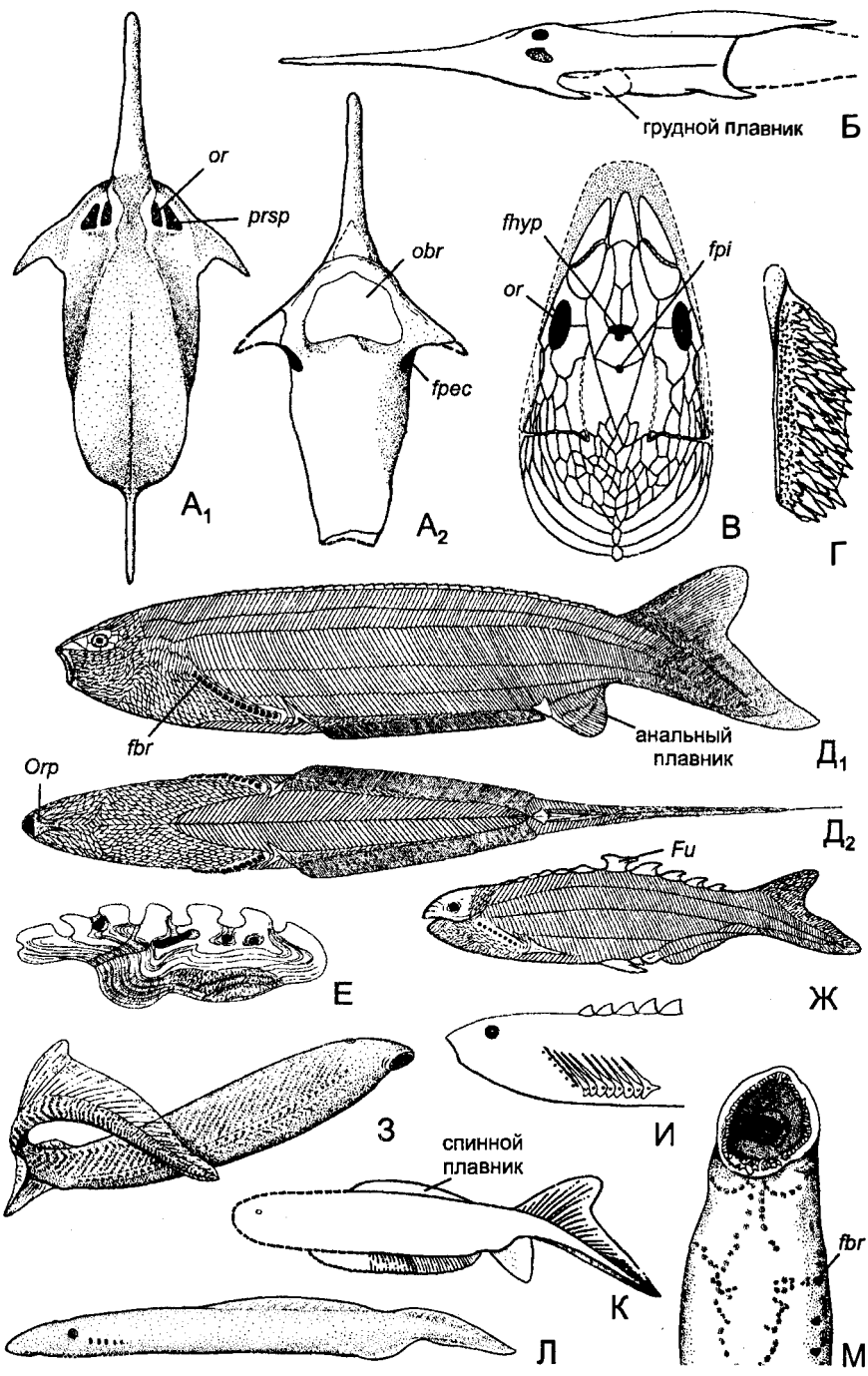
ПОДКЛАСС PITURIASPIDA. ПИТУРИАСПИДЫ

Общая характеристика. Бесчелюстные с вытянутом телом и длинной ростральной частью панциря. Длина панциря до 9 см. Питуриаспиды открыты сравнительно недавно.

Состав. Два рода.

Возраст. Ранний — средний девон.

Особенности строения (рис. 17, А, Б). Панцирь в виде единой вытянутой капсулы, покрывающей большую часть тела. На панцире обособлены длинный ростр, парные корнуальные отростки, задний дорсальный шип и субанальная ламина. На дорсальной стороне близко к средней линии находятся орбитальные отверстия; с их внешней стороны еще пара отверстий, возможно, для сенсорных органов или преспиракулярного отверстия, как у амфиаспид. Вырезки для грудных плавников расположены на боковых частях панциря, за корнуальными отростками. На вентральной стороне присутствуют два отверстия: первое — небольшое, треугольной формы, в конце ростра, возможно, для выхода ольфакторных органов; второе — крупное орало-бранхиальное окно между корнуальными отростками, напоминающее подобное у остеостраков. Эндоскелет, вероятно, перихондрально окостеневал или обызвествлялся. Различимы две носовые капсулы. Панцирь орнаментирован округлыми бугорками. Каналы боковой линии не известны.



Замечания. Диагноз основан на нескольких экземплярах рода *Pituriaspis*. Второй род питуриаспид *Neeyambaspis* отличается от первого коротким треугольным панцирем и дополнительным отверстием в центре дорсальной поверхности. Возможно, это ротовое отверстие.

ПОДКЛАСС ANASPIDA. БЕСЩИТКОВЫЕ

Общая характеристика. Небольшие (до 15 см) морские агнаты. Вероятно, вели придонный образ жизни.

Состав. Два отряда — *Birkeniida* (Биркенииды), *Lasaniida* (Лазанииды), 18 родов. Иногда выделяют отряд позднедевонских представителей *Endeiolepidida* (Эндеолепидиды), которые, по сути, относятся к группе, переходной между анаспидами и миногами.

Возраст. Силур, лландовери — поздний девон.

Особенности строения (рис. 17, В–Ж, И). Тело удлинённое, веретеновидное, сжатое латерально. У примитивных форм имеется длинная вентро-латеральная плавниковая складка, которая начинается с трехлучевого постбранхиального шипа (*Pharingolepis*). У продвинутых анаспид она может быть короткой (*Rhyncholepis*) или отсутствовать, постбранхиальный шип при этом сохраняется. Длина анального плавника зависит от развития вентро-латеральной складки, он начинался тоже с шипа. Хвостовой плавник гипоцеркальный, хорда заходит в гипохордальную лопасть плавника. Ротовое отверстие терминальное, снизу иногда присутствовала оральная пластинка. Орбиты занимают передне-боковое положение, окружены дермальными пластинками, но не склеротическими. Голова покрыта небольшими

Рис. 17. Питуриаспиды (А, Б), анаспиды (В–Ж, И), бесчелюстные неясного систематического положения (З, К) и миноги (Л, М).

А, Б — *Pituriaspis* (р. — ср. девон): А₁ — панцирь, вид сверху; А₂ — панцирь, вид снизу; Б — реконструкция. В, Д — *Pharyngolepis* (силур, венлок): В — реконструкция головы, вид сверху; Д₁ — реконструкция внешнего вида, вид сбоку; Д₂ — реконструкция, вид снизу. Г — *Silmalepis* (силур, лудлов), чешуя, вид с наружной стороны. Е — *Rytidolepis* (силур, венлок — лудлов), поперечное сечение чешуи. Ж — *Birkenia* (силур, лландовери — венлок), реконструкция. З — *Legendrelepis* (п. девон), реконструкция. И — *Lasanius* (силур, лудлов), реконструкция передней части тела. К — *Endeiolepis* (п. девон), реконструкция. Л — *Hardistiella* (р. карбон), реконструкция. М — *Petromyzon* (совр.), передняя часть тела (А — Young, 1991; Б — Janvier, 1996; В — Smith, 1957; Г — по Blom et al., 2002; Д — Ritchie, 1964; Е — Gross, 1958; Ж — Быстров, 1957; З, К — Arsenault, Janvier, 1991; И — Parington, 1958; Л — Janvier, Lund, 1983; М — Новицкая, 1983).

пластинками и чешуей, часто образующими подобие крыши черепа. Между орбитами на дорсальной стороне открывались назогипофизарные и пинеальные отверстия. Наружные жаберные отверстия (до 15 пар) открывались по наклонной к оси тела линии. Чешуйный покров представлен удлинённой налегающей чешуей по бокам тела и шипоподобной чешуей дорсального ряда, образующей гребень. На внутренней стороне чешуи проходило ребро. Чешуи скульптурированные, образуют вертикальные ряды, соответствующие миомерам тела. Пластинки, шипы и чешуи состоят из ламеллярного аспидина с небольшим количеством полостей. Встречаются анаспиды без основного чешуйного покрова, лишь с сохранившимися постбранхиальными и дорсальными шипами. Каналы боковой линии заметны только на головных пластинках.

Замечания. Ряд форм, условно относимых к подклассу, по сути, является переходной группой между анаспидами и миногами (рис. 17, З, К): силурийский *Jamoytius* и позднедевонские *Endeiolepis*, *Euphanerops* и *Legendrelepis*. Эти бесчелюстные не имели экзоскелета, анальный плавник и гипохордальная лопасть хвостового плавника крупные. У последних двух форм не было парной плавниковой складки, а многочисленные (более 20) жаберные отверстия располагались по линии от орбит почти до анального плавника. У *Jamoytius* и *Legendrelepis* найдены кольцевой хрящ ротовой полости, хрящевая жаберная “корзинка” и лучи хвостового плавника. Эти признаки сближают их с миногами и подтверждают предположение, что анаспиды были предками *Petromyzontiformes*. В ряде работ эту группу бесчелюстных объединяют с миногами в подклассе *Hyporoaria*.

ПОДКЛАСС PETROMYZONTIDA. МИНОГИ

Общая характеристика. Непанцирные бесчелюстные с угревидной формой тела. Большинство современных форм — проходные виды. Взрослые особи ведут морской полупаразитический образ жизни (присасываются к рыбам, питаются их мягкими тканями). Нерестятся в реках, откладывая многочисленную мелкую икру, оплодотворяемую наружно. Развиваются с метаморфозом. Личинки-пескоройки — малоподвижные (зарывающиеся в грунт) пресноводные фильтраторы. Длина тела от 10 см (древние формы) до 1 м.

Состав. Один отряд — *Petromyzontiformes* (Миногообразные); четыре ископаемых и восемь современных родов.

Возраст. Ранний кембрий (?). Ранний карбон — современность.

Особенности строения (рис. 17, Л, М). Тело голое, у современных форм кожа с большим количеством одноклеточных слизистых желез. Ротовое отверстие расположено в глубокой воронке, снабженной роговыми зубчиками и выполняющей функцию присоски. На кончике языка также находятся роговые зубчики и пластинки. Носовое отверстие непарное, открывается на дорсальной стороне головы. Назогипофизарная полость замкнутая (не соединена с глоткой). Глаза большие, но затянуты полупрозрачной кожей. Parietalный и pinealный органы светочувствительные (имеют глазоподобное строение). Каналы боковой линии открываются порами. Жаберных мешков обычно семь пар; внутри они открываются в особый глоточный вырост — дыхательную трубку, наружу — каждый самостоятельным отверстием. Жаберные отверстия расположены по слабо наклонной линии. Миомеры W-образной формы. Внутренний скелет хрящевой. Висцеральный череп слабо консолидирован с мозговым и включает кольцевой хрящ, поддерживающий край предротовой воронки, подъязычный хрящ и околожаберную решетку. Позвонки представлены парными невральными дугами. Хвостовой плавник гипоцеркальный или протоцеркальный. Спинных плавников один или два (у *Mayomyzon* спинной плавник слит с хвостовым). У древнейших форм (*Hardistiella*) обособлен анальный плавник. Непарные плавники поддерживаются хрящевыми лучами. Парные плавники или складки отсутствуют.

Замечания. По мнению ряда авторов, общих (монофилитический) таксон с миногами образуют два обособленных древних рода — *Haikouichthys* из раннего кембрия Китая и *Jamoytius* из силура (лудлов) Шотландии (последнюю форму часто относят к отряду Anaspida). *Haikouichthys* — древнейший представитель как бесчелюстных, так и позвоночных в целом. Эта форма характеризуется миниатюрными размерами (около 30 мм в длину), сходными с размерами головохордовых. Однако наряду с примитивными чертами строения (парные вентролатеральные складки, V-образные миомеры, сегментированные гонады) *Haikouichthys* обладает набором продвинутых признаков. Это хрящевые неврокраний и жаберные дуги (вероятно, от шести до девяти пар), длинный спинной плавник с радиальными поддержками, обширная перикардальная полость.

Раньше миног объединяли с миксинами в класс Cyclostomata (Круглоротые), но более поздние исследования показали независимое происхождение этих двух групп. Миксины, вероятно, имеют более примитивную организацию, чем позвоночные.

ПОДКЛАСС THELODONTI. ТЕЛОДОНТЫ

Общая характеристика. Морские небольшие бесчелюстные, часто придонные. Вероятно, детритофаги. Длина тела до 40 см.

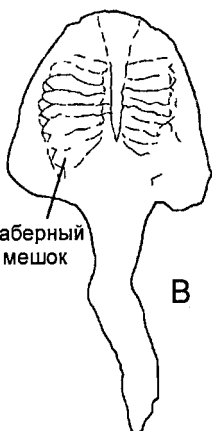
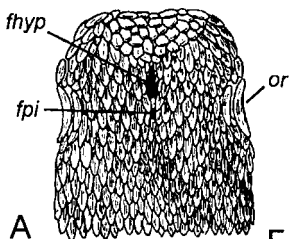
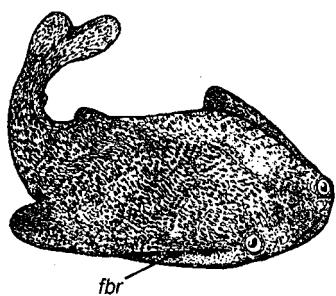
Состав. Четыре отряда — Phlebolepiformes (Флеболепиды), Thelodontiformes (Телодонтиды), Loganiiiformes (Логанииды) и Furcacaudiformes (Фуркакаудиды).

Возраст. Силур — поздний девон.

Особенности строения (рис. 18). Тело вытянутое, уплощенное дорсо-вентрально спереди и латерально сзади, иногда полностью латерально. Парные плавниковые складки на месте грудного плавника; имелись небольшие спинной и анальный плавник, редко — брюшные плавники. Хвостовой плавник гипоцеркальный или го-моцеркальный, хорда заходила в вентральную (гипохордальную) лопасть плавника. Эндоскелет хрящевой. Эндокраний, по-видимому, состоял из трех частей. Возможно, был развит преназальный синус. Носовые капсулы парные. Имелось пинеальное отверстие. Ротовое отверстие расположено терминально. Орбиты имели переднебоковое положение, окружены полукруглыми склеротическими пластинками. Восемь пар жаберных мешков, которые, вероятно, могли поддерживаться хрящевыми структурами. Жаберные наружные отверстия выходили по прямой или косой линии к оси тела, сразу за орбитами, иногда находились под парными плавниковыми складками. У некоторых форм наблюдаются отпечатки хорошо развитого желудка. Тело было покрыто небольшой чешуей. Размеры ее от 0,5 до 2 мм. Чешуи часто скульптурированы и очень разнообразны по форме. В чешуе почти всегда обособлены крона,

Рис. 18. Телодонты: телодонтиды (А, В, И-Л), флеболепиды (Б, Д-Ж, Н), логанииды (Г, М, О) и фуркакаудиды (П).

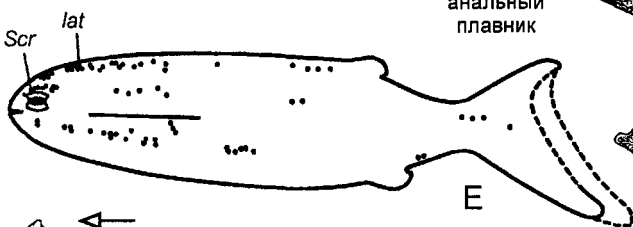
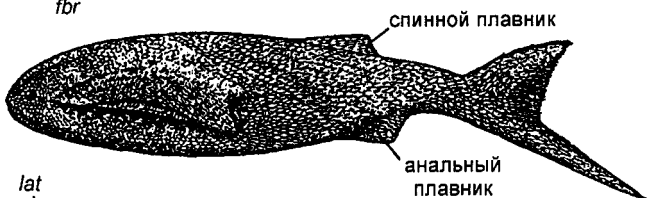
А, В, И — *Turinia* (р. — ср. девон): А — реконструкция, В — отпечаток тела и внутренних органов, И — продольное сечение чешуи (телодонтный тип). Б, Д-Ж — *Phlebolepis* (силур, лудлов): Б — реконструкция головы, вид сверху; Д — поперечное сечение чешуи; Е — контуры тела с выходами каналов боковой линии, вид сбоку; Ж — морфологический ряд чешуй от роstralной до каудальной части тела. Г — *Loganellia* (силур, лландовери — венлок), реконструкция. З, Н — *Katorporodus* (силур — р. девон): З — продольное сечение чешуи (катопоридный тип), Н — чешуя: Н₁ — вид сбоку, Н₂ — вид снизу. К — *Apalolepis* (р. девон), чешуя: К₁ — вид сбоку, К₂ — вид снизу. Л — *Thelodus* (силур), чешуя: Л₁ — вид сбоку, Л₂ — вид снизу. М — *Paralogania* (силур — р. девон), чешуя: М₁ — вид сбоку, М₂ — вид снизу. О — *Shielia* (силур, венлок), реконструкция. П — *Furcacauda* (р. девон), реконструкция (А, Г — Turner, Bruggen, 1995; Б — Janvier, 1975; В, О — Märss, Ritchie, 1998; Д — Örvig, 1950; Е, Ж — Märss, 1986; З-Н — Каратакте-Талимаа, 1978; П — Wilson, Caldwell, 1993).



А

Б

В



Г

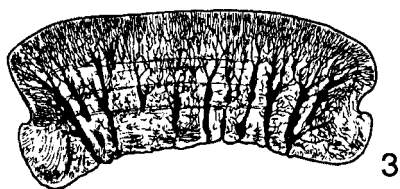


Е

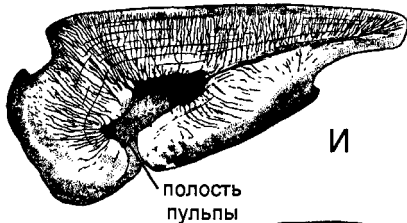
Д



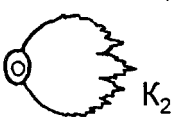
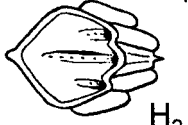
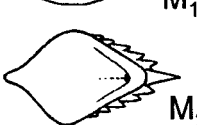
Ж



З

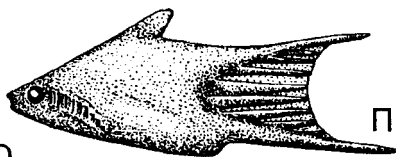


И



грудной плавник брюшной плавник

О



П

шейка и основание. Большая ее часть состоит из дентина и аспидно-костной ткани в основании. Чешуи образуют морфологические ряды. В чешуйном покрове выделяют несколько морфотипов в зависимости от положения на теле: ростральные, цефало-пекторальные, орбитальные, латеральные, пинеальные, постпекторальные и прекаудальные. По гистологическому строению различают два основных типа чешуи: телодонтную — с хорошо выраженной полостью пульпы и остеодентиновой кроной, и катопоридную — с многочисленными пульпарными каналами и мезодентиновой кроной. Кроме внешних чешуй обнаружены внутренние дентикли, напоминающие чешую, но мельче и с более остроконечной кроной. Описывают дентикли трех типов: первые — направленные вершиной кроны вперед, находились в ростральной части; вторые — фарингеальные, направленные каудально, в глоточной области; третьи — дентиклевые пластины, состоящие из слившихся в ряды дентиклей, помещались вблизи жаберных щелей. Каналы боковой линии пронизывали чешуи и открывались на поверхности порами.

Замечания. Родственные связи телодонтов не ясны. Раньше их сближали с гетеростраками, сейчас иногда рассматривают как сестринскую группу челюстноротых. Большинство таксонов известно только по изолированной чешуе. Но ее широко используют в целях биостратиграфии для силура и нижнего девона, наравне с микрофауной.

Отряд Phlebolepiformes. Флеболепиды

Состав. Два семейства, пять родов.

Возраст. Силур — ранний девон.

Особенности строения (рис. 18, Б, Е–З, Н). Тело удлиненное, веретенновидное. Парные складки с широким основанием; небольшие дорсальный и анальный плавники. Хвостовой плавник гипоцеркальный, чешуя катопоридного типа с широкой, но не глубокой полостью, из которой поднимались многочисленные каналы. Основание чешуй небольшое, формировалось почти одновременно с кроной в период роста. На ранних стадиях роста существовало пульпарное углубление, затем оно закрывалось.

Отряд Thelodontiformes. Телодонтиды

Состав. Пять семейств, девять родов.

Возраст. Силур — поздний девон.

Особенности строения (рис. 18, А, В, И–Л). Большая часть тела уплощена дорсо-вентрально, кроме задней хвостовой части. Небольшие дорсальный и анальный плавники, первый может отсутствовать. Хвостовой плавник сильно гипоцеркальный. Чешуя телодонтного типа по гистологическому строению, росла центростремительно, и основание появляется позже кроны. У различных представителей встречается телодонтная чешуя, с массивным основанием и соразмерной кроной и апалолепидная чешуя, с маленьким основанием и длинной кроной.

Отряд Loganiiformes. Логанииды

Состав. Два семейства, три рода.

Возраст. Силур — поздний девон.

Особенности строения (рис. 18, Г, М, О). Тело уплощенное в передней части. Дорсальный плавник длинный, могут присутствовать брюшные парные складки. Хвостовой плавник с равными лопастями или с более длинной гипохордальной лопастью. Жаберные отверстия часто открываются под парными плавниковыми складками. Чешуя со смещенным вперед массивным основанием, узкой полостью пульпы в задней части. Вещество кроны напоминает мезодентин.

Отряд Furcasaudiformes. Фуркакаудида

Состав. Одно семейство, пять родов.

Возраст. Силур, венлок — ранний девон.

Особенности строения (рис. 18, П). Высокотелые телодонты. Тело полностью уплощено латерально. Парные складки не развиты. Дорсальный и анальный плавники небольшие, у некоторых представителей отсутствуют. Хвостовой плавник вилокподобный, с равными главными лопастями, между ними находились до 12 дополнительных лучевых лопастей (“псевдоцератотрихий”). Глаза крупные. Жаберные отверстия открывались по косой линии, близко друг к другу. Найден отпечаток крупного желудка. Чешуя мелкая, телодонтного типа.

Замечания. Furcasaudiformes иногда выделяют из подкласса в качестве самостоятельной группы агнат.

НАДКЛАСС PISCES. РЫБЫ

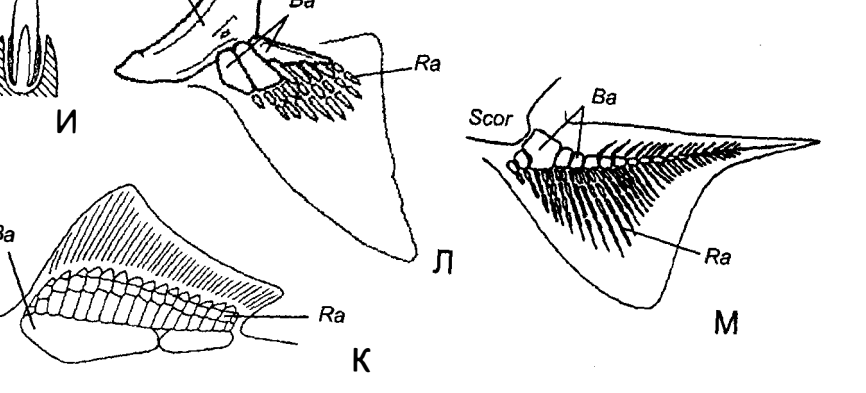
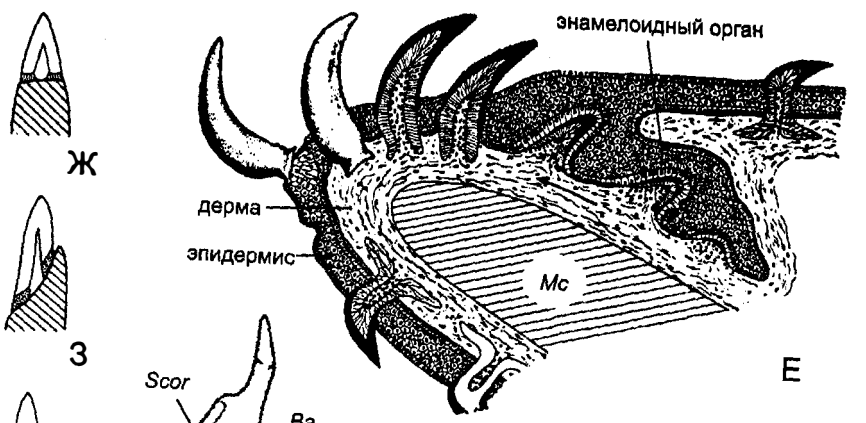
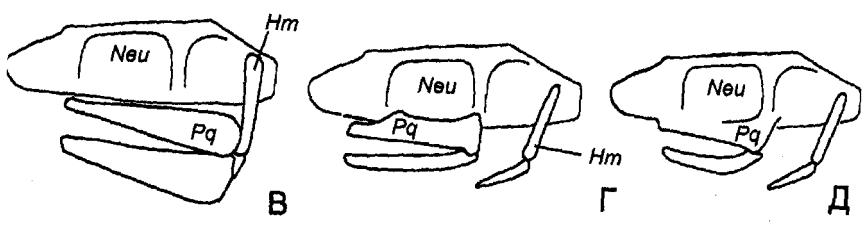
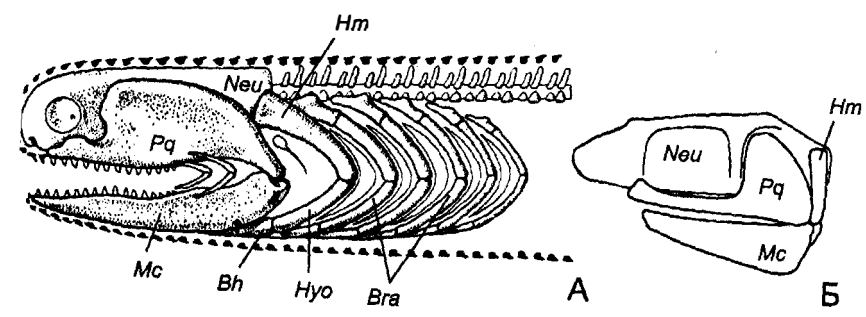
Общая характеристика. Рыбы — древнейшие челюстноротые, исключительно водные формы. В большинстве своем активные пловцы, обладающие гидродинамической (обтекаемой) формой тела. Основа поступательного движения — волнообразные изгибы туловища или хвоста. Обычно имеют хорошо развитые непарные (спинные, анальный и хвостовой) и парные (грудные и брюшные) плавники. Грудные плавники выполняют функцию рулей, брюшные, спинные и анальный — стабилизаторов движения; реже плавники могут являться основными органами локомоции. Кожа слизистая, с многочисленными кожными железами. Ноздри и обонятельные мешки парные. Глаза и органы боковой линии хорошо развиты. В капсуле внутреннего уха три полукружных канала (два вертикальных и один горизонтальный), расположенные во взаимно перпендикулярных плоскостях. Основные органы дыхания — жабры эктодермального происхождения, они расположены на жаберных дугах латерально и разделены жаберными щелями. Жаберные дуги членистые, их подвижность позволяет рото-глоточной полости работать как насос, набирая воду и выталкивая ее через жаберные щели (гулярный механизм дыхания). С появлением жаберной крышки и жаберной (оперкулярной) полости, способной изменять свой объем и выполнять роль насоса, возникает оперкулярный механизм дыхания (развит у костных рыб). Общая черта рыб — наличие хрящевых или костных челюстей — аппарата захвата, удержания и измельчения пищи. Считают, что челюсти появились в результате преобразования одной из передних висцеральных (жаберных) дуг или возникли независимо и одновременно с ними. У ряда пресноводных форм, обитающих в водоемах с недостатком кислорода или временно пересыхающих, формируются разнообразные органы воздушного дыхания. Кровеносная система — с одним (“большим”) кругом кровообращения (зачаток малого круга формируется только у обладающих легкими многоперов, двоякодышащих рыб и рипидистий). Сердце включает четыре отдела: венозную пазуху, предсердие, желудочек и артериальный конус (у костистых рыб артериальный конус замещен луковицей аорты). Для большинства современных костных рыб характерны откладка многочислен-

ной мелкой икры и наружное оплодотворение; хрящевые рыбы, напротив, формируют крупные богатые желтком яйца и способны к внутреннему оплодотворению. Среди рыб имеются яйцекладущие, яйцеживородящие и живородящие виды. Рыбы освоили почти все водоемы земного шара, кроме эфемерных (кратковременных), высокотемпературных и пересоленных. Некоторые виды способны выходить на сушу, переживать засуху.

Состав. Четыре класса — Acanthodii (Акантоды) и Placodermi (Пластинкокожие рыбы), Chondrichthyes (Хрящевые рыбы) и Osteichthyes (Костные рыбы).

Возраст. Силур, лландовери — современность.

Особенности строения (рис. 19). Скелет хрящевой или костный. Мозговой череп может быть представлен одной мозговой коробкой (Chondrichthyes) либо дополнен элементами дермокрания (остальные рыбы). Висцеральный череп состоит из последовательно расположенных челюстной, подъязычной (гиоидной) и серии из 5–7 жаберных дуг. Челюстная дуга первоначально составлена двумя парными элементами: нёбноквадратным хрящом (*cartilago palato-quadratum*), формирующим первичную верхнюю челюсть, и меккелевым хрящом (*cartilago Meckeli*), формирующим первичную нижнюю челюсть. Изначально на первичных челюстях расположены зубы, в дальнейшем на нёбноквадратном и меккелевом хрящах развиваются покровные кости, образующие вторичные челюсти, и зубная система перемещается на них. Гиоидная дуга обычно состоит из двух парных элементов — гиомандибулы (*hyomandibulare*) и гиоида (*hyoideum*) и одного непарного элемента — копулы (*copula*, или *basihyale*). Каждая жаберная дуга расчленена на четыре парных элемента, соединенных по медиальной линии одним непарным. Челюстная дуга причленена к неврокранию различными способами, что позволяет выделить у рыб несколько типов подвески висцерального черепа: 1) протостилия — первичное самостоятельное крепление нёбноквадратного хряща в области заглазничного отростка черепа; 2) амфистилия — двойное крепление нёбноквадратного хряща: непосредственно в области заглазничного отростка черепа и через прикрепленную к мозговому черепу гиомандибулу; 3) гиостилия — подвеска нёбноквадратного хряща посредством только гиомандибулы; 4) автостилия — широкий контакт нёбноквадратного хряща с основанием черепа, возможно полное срастание (голостилия). Позвоночный столб у большинства рыб обычно хорошо развит, но при этом сохраняется хорда. Позвоночник дифференцирован на туловищный и хвостовой отделы. По-



звонки изначально состоят из парных верхних и нижних основных и вставочных элементов. В дальнейшем на их базе развиваются тела позвонков и их дуги. Все позвонки амфицельные. Непарные плавники хорошо развиты, снабжены внутренними опорными элементами (базалиями и радиалиями). Хвостовой плавник различных конфигураций: протоцеркальный, гетероцеркальный, гомоцеркальный или дифицеркальный. Парные плавники обычно состоят из двух частей, развитых в различной степени: проксимальной — мясистой, и дистальной — кожистой. Мясистая часть снабжена внутренним скелетом, хрящевым или костным; кожистая лопасть плавника поддерживается дермальными лучами различной природы (эластотрихиями, цератотрихиями, лепидотрихиями). По форме крепления к поясу различают плавники с широким основанием (эврибазальные) и плавники с узким основанием (стенобазальные). По строению внутреннего скелета плавники делятся на бисериальные (радиалии расположены по обе стороны от членистой центральной оси плавника) и унисериальные (радиалии находятся с одной стороны от оси плавника). Большинство рыб имеет развитый чешуйный покров.

Замечания. Предки рыб пока остаются дискуссионными. Иногда высказывают предположения об их возможном родстве с телодонтами. Многие исследователи считают, что акантоды близки костным рыбам, а плакодермы — хрящевым. Однако возможно, что хрящевые рыбы, акантоды и ранние лучеперые имели общих предков.

Рис. 19. Строение скелета рыб.

А — строение черепа и висцерального скелета примитивной рыбы. Б–Д — основные типы крепления челюстной дуги к мозговому черепу: Б — амфистилия, В — гиостилия, Г — автостилия, Д — голостилия. Е — схема развития зубов акулы. Ж–И — типы крепления зубов к челюсти: Ж — акродонтный, З — плевродонтный, И — текодонтный (кость показана штриховкой, цемент — точками, дентин — не окрашен). К — спинной плавник современной акулы. Л, М — типы парных плавников рыб: Л — унисериальный (грудной плавник акулы *Hybodus*), М — бисериальный (грудной плавник акулы *Orthacanthus*) (А — Быстров, 1957; Б–Д — Maisey, 2001, с изменениями; Е — Ромер, Парсонс, 1992; Ж–И — Romer, 1956; К — Tortonese, 1956; Л — Maisey, 1982; М — Schneider, Zajic, 1994).

КЛАСС АСАНТНОДИИ. АКАНТОДЫ

Общая характеристика. Веретенообразные рыбы с развитыми плавниковыми шипами. Преимущественно небольших и средних размеров, но у единичных представителей длина тела могла достигать двух метров. Планктонофаги, хищники, вероятно, могли быть всеядными. В основном морские, но известны и пресноводные представители среди позднепалеозойских акантод.

Состав (табл. 4). Три отряда — *Climatiiformes* (Климатииформы), *Ischnacanthiformes* (Ишнакантиформы), *Acanthodiformes* (Акантодиформы).

Возраст. Ордовик (?). Силур, лландовери — поздняя пермь.

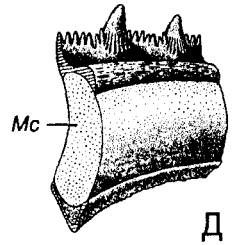
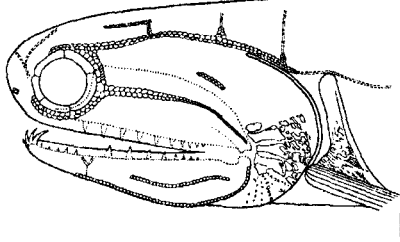
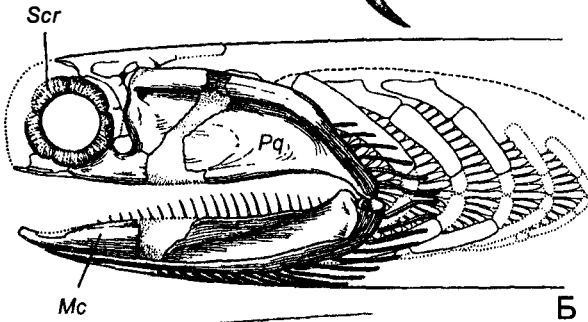
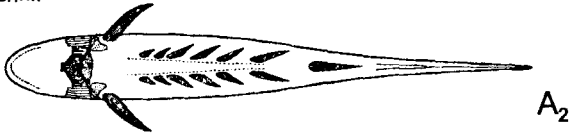
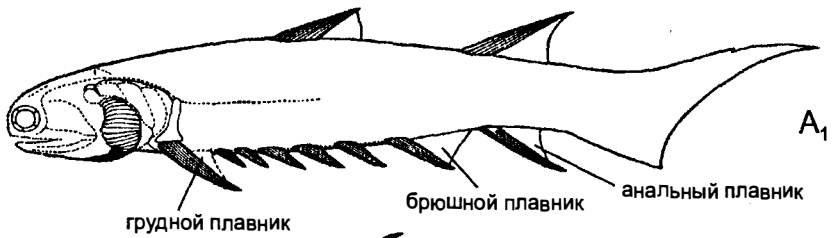
Особенности строения (рис. 20, 21). Хрящевой череп может быть покрыт частично перихондральными окостенениями. Хорда сохраняется. Эндокраний тропибазальный, с коротким окципитальным и этmoidным районом. Небноквадратный и мекке-

Таблица 4. Филогения акантод и плакодерм

Геологический возраст												Таксон	
<i>Pz</i>													
<i>S</i>				<i>D</i>			<i>C</i>			<i>P</i>			
1	2	3	4	1	2	3	1	2	3	1	2		
												<div style="display: flex; flex-direction: column; justify-content: space-around;"> <div style="display: flex; align-items: center;"> } Acanthodii </div> <div style="display: flex; align-items: center;"> } Placodermi </div> </div>	
													<i>Acanthodiformes</i>
													<i>Climatiiformes</i>
													<i>Ischnacanthiformes</i>
													<i>Stensioellida</i>
													<i>Pseudopetalichthyida</i>
													<i>Rhenanida</i>
													<i>Acanthothoraci</i>
													<i>Ptyctodontida</i>
													<i>Petalichthyida</i>
													<i>Phyllolepada</i>
													<i>Euarthrodira</i>
												<i>Antiarcha</i>	

лев хрящи обычно окостеневают или обызвествляются. Первый может состоять из нескольких (до трех) частей, меккелев хрящ — из двух. Нёбноквадратный хрящ несет сочленовный отросток, а меккелев — прегленоидный. Челюстное соединение изначально гиостилическое, но позже может развиваться и другой тип. Нёбноквадратный хрящ может быть связан с черепом непосредственно или с помощью двойного сочленения. Относительно крупное ротовое отверстие. Очень разнообразное строение челюстей: могут присутствовать дермальные кости, несущие озубление или отдельные зубы, которые могут образовывать зубные спирали, или без них. Голова может быть покрыта чешуей, тессерами или дермальными костными пластинками, находящимися над эндокранием и в щечной области. Пять жаберных дуг и внешних щелей. Жаберные дуги состоят из серии бранхиальных окостенений: эпигиальные, эпибранхиальные, гиогиальные и цератогиальные. Могут присутствовать бранхиостегальные лучи (*branchiostegalia*). Глаза большие, имеют передне-боковое положение, с пятью пластинками в склеротическом кольце. Перед всеми плавниками, кроме хвостового, находились плавниковые шипы. У некоторых представителей, как правило более примитивных, два ряда дополнительных плавниковых шипов находились между грудными и брюшными плавниками, на месте парной плавниковой складки. Спинальных плавников один или два. В поясе грудных плавников у большинства акантод окостеневала лопатка (*scapula*), к которой прикреплялся плавниковый шип. Коракоид (*coracoideum*) был редко развит в виде самостоятельного окостенения. У ряда форм на брюшной стороне присутствовали дермальные пластинки (пинальная и лорикальная), соединяющие левый и правый грудные плавники в пояс. В плавниках имелись поддержки из дермотрихий. Чешуйный покров — из небольших чешуек с плоской, ромбической кроной, шейкой и выпуклым основанием, лишенным полости пульпы. Чешуи по гистологическому строению бывают двух типов: ностолеписовый тип — дентиновая крона с васкулярными каналами (мезодентиновая крона) и основание из клеточной костной ткани; акантодесовый тип — крона из настоящего дентина, иногда покрытая эмеллоидом, а основание из бесклеточной ламеллярной ткани. В чешуях четко выражены зоны роста. Каналы боковой линии на туловище выходят между двумя рядами самых крупных чешуй.

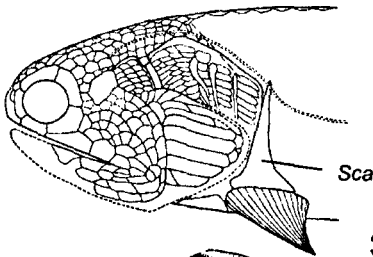
Замечания. Акантод долгое время считали близкими к плакодермам и хрящевым рыбам, но в последнее время у них находят много родственных черт, свойственных ранним *Osteichthyes*.



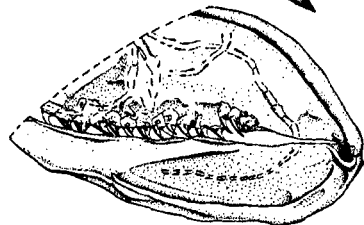
Г



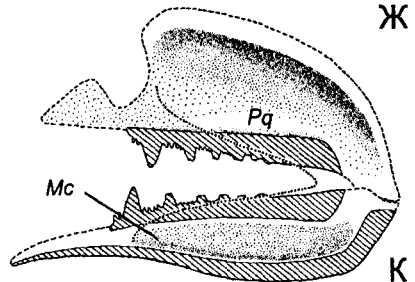
Е



Ж



И



К

На этом основании акантод и костных рыб иногда объединяют в отдел Teleostomi. Их возможные общие предки известны с раннего силура.

Отряд Clamatiiformes. Климатиформы

Общая характеристика. Мелкие и средние акантоды.

Состав. Три семейства, 20 родов.

Возраст. Силур, венлок — поздний карбон.

Особенности строения (рис. 20, А, З; 21, Б, Г, Е–И, Л). Голова покрыта крупными тессерами. Рот небольшой, без дермальных челюстных костей. В челюстях могут присутствовать отдельные зубы или зубные спирали в симфизной области, состоящие из мезодентина в верхней части и костной ткани — в нижней. В поясе грудных плавников несколько вентральных пластинок, иногда присутствовала пара дополнительных препекторальных шипов перед ним. От трех до шести пар дополнительных шипов между грудными и брюшными плавниками. Могут быть очень крупные шипы в грудном (*Gyracanthides*) или в первом дорсальном плавнике (*Parexus*). Чешуи ностолепидного типа, обычно орнаментированы ребрышками на внешней поверхности кроны, состоящей из мезодентина, как и плавниковые шипы.

Отряд Ischnacanthiformes. Ишнакантиформы

Общая характеристика. Акантоды средних размеров и крупные, вероятно, хищники и всеядные формы.

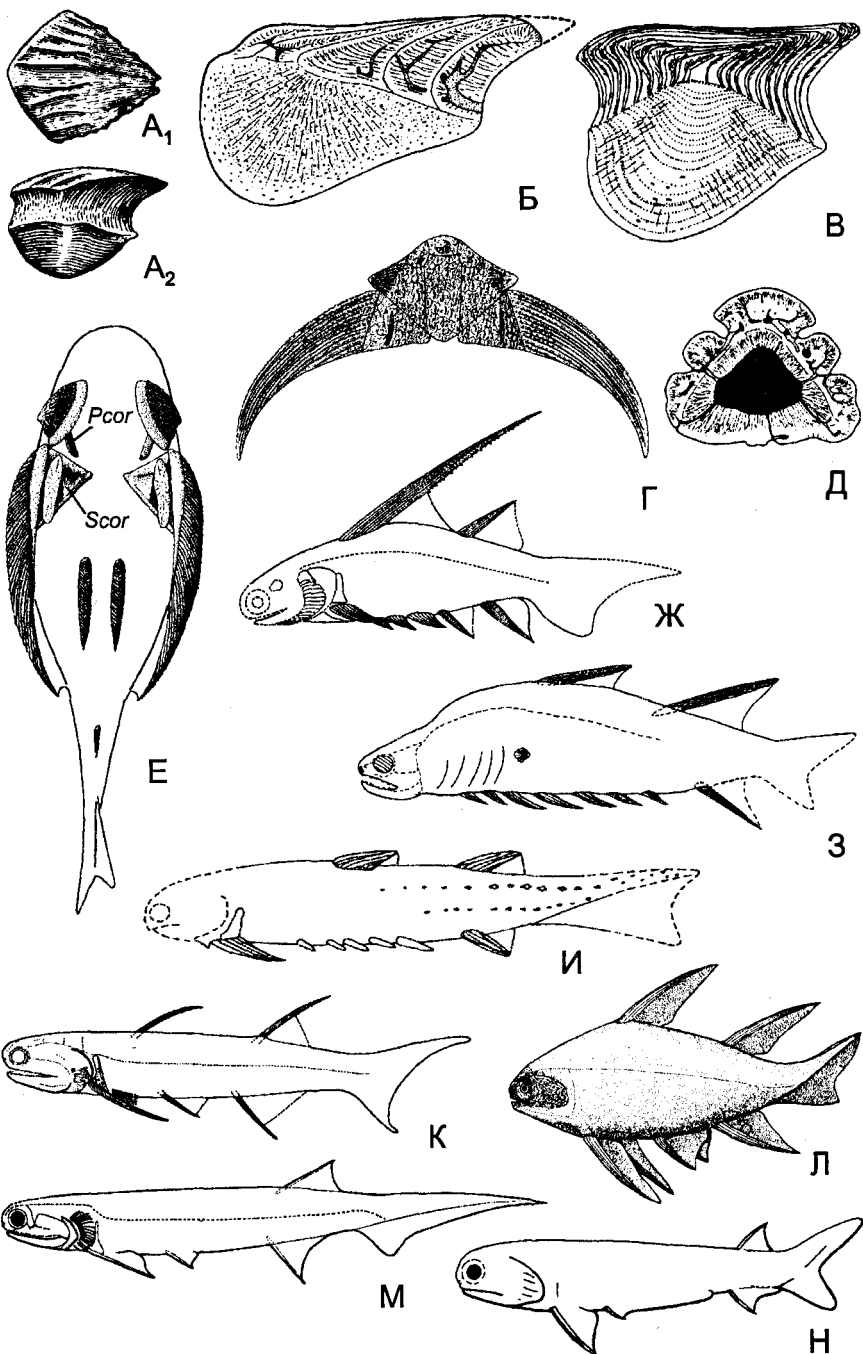
Состав. Одно семейство, 12 родов.

Возраст. Силур, лудлов — поздний девон.

Особенности строения (рис. 20, В–Ж; 21, Д, К). Голова покрыта чешуей или небольшими пластинками, часто расположен-

Рис. 20. Строение скелета акантод.

А — *Euthacanthus* (р. девон), реконструкция: А₁ — вид сбоку, А₂ — вид снизу. Б — *Acanthodes* (карбон — р. пермь), череп и висцеральный скелет. В — *Gomphonchus* (силур, лудлов — р. девон), симфизная спираль. Г — *Ischnacanthus* (силур, пржидолий — р. девон), реконструкция головы. Д — *Xylacanthus* (р. девон), фрагмент нижней челюсти. Е — поперечное сечение челюсти ишнакантида. Ж — нижняя челюсть ишнакантида (р. девон), вид с внутренней стороны. З — *Brachiacanthus* (р. девон), реконструкция головы. И — *Latviacanthus* (р. девон), челюсти, вид сбоку. К — реконструкция челюстных хрящей и костей акантода (А, Б, Г, З — Watson, 1937; В — Gross, 1967; Д — Ørving, 1967; Е — Gross, 1973; Ж, К — Ørving, 1973; И — Schultze, Zidek, 1982).



ными в районе сочленения челюстей. Челюсти с крупными дермальными костями, несущими остроконечные крупные зубцы, иногда еще и дополнительные ряды мелких зубчиков, имеющих полости пульпы. Нет пластинок между грудными плавниками, но развит прокоракоид (*procoracoideum*). Дополнительные шипы, если есть, то немногочисленные. Два дорсальных плавника. Чешуи состоят из дентиновой кроны с тонким энамелоидным внешним слоем и основания, сложенного клеточной костной тканью с многочисленными каналами. Чешуи боковой линии имели систему поровых каналов.

Отряд *Acanthodiformes*. Акантодиформы

Общая характеристика. Акантоды средних размеров. Возможно, были фильтраторами.

Состав. Одно семейство, девять родов.

Возраст. Ранний девон — поздняя пермь.

Особенности строения (рис. 20, Б; 21, В, М, Н). Отсутствуют зубы и челюстные дермальные кости, а также вентральные пластинки в грудных плавниках. Голова покрыта чешуей полностью или только вдоль каналов боковой линии. Один задний дорсальный плавник. Только единичные представители (*Mesacanthus* и *Triazeugacanthus*) имели пару дополнительных вентральных шипов. Чешуя акантодесового типа с небольшим основанием, иногда скульптурированная, но чаще гладкая и покрыта слоем энамелоидной ткани. Хорошо выражены зоны роста чешуй.

Рис. 21. Haplacanthus (А), климатиформы (Б, Г, Е-И, Л), акантодиформы (В, М, Н) и ишнакантиформы (Д, К).

А — *Haplacanthus* (сп. — п. девон), чешуя: А₁ — вид со стороны кроны, А₂ — вид сбоку. Б — *Nostolepis* (силур — р. девон), продольное сечение чешуи. В, Н — *Acanthodes* (карбон — р. пермь): В — продольное сечение чешуи, Н — реконструкция. Г — *Climatius* (р. — ср. девон), пояс грудного плавника, вид снизу. Д — *Gomphonchus* (силур, лудлов — р. девон), поперечное сечение грудного плавника. Е — *Gyracanthides* (сп. девон — карбон), реконструкция, вид снизу. Ж — *Parexus* (р. девон), реконструкция, вид сбоку. З — *Brochoadmones* (р. девон), реконструкция. И — *Lupopsyrus* (р. девон), реконструкция. К — *Ischnacanthus* (силур, пржидолий — р. девон), реконструкция. Л — *Culmanacanthus* (сп. — п. девон), реконструкция. М — *Homalacanthus* (п. девон), реконструкция (А — Gross, 1947; Б, В — Gross, 1971; Г — Miles, 1973; Д — Gross, 1957; Е — Warren et al., 2000; Ж, К — Watson, 1937; З — Gagnier, Wilson, 1996; И — Barnaczek, Dineley, 1977; Л — Young, 1989; М — Miles, 1966; Н — Zidek, 1976).

КЛАСС PLACODERMI. ПЛАСТИНОКОЖИЕ РЫБЫ

Общая характеристика. Рыбы очень разнообразные по форме тела и образу жизни. Длина тела от нескольких сантиметров до шести метров. Преимущественно морские, достоверные пресноводные представители не известны, возможно, могли переносить существенные отклонения солености воды. Как активно плавающие, так и придонные формы. Многообразные по типу питания: детритофаги, фитофаги, склерофаги, хищники и т. д.

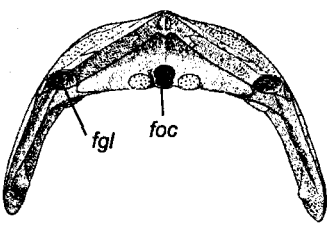
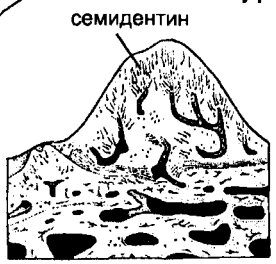
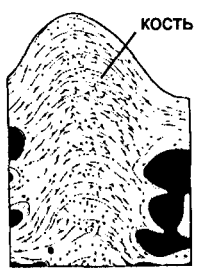
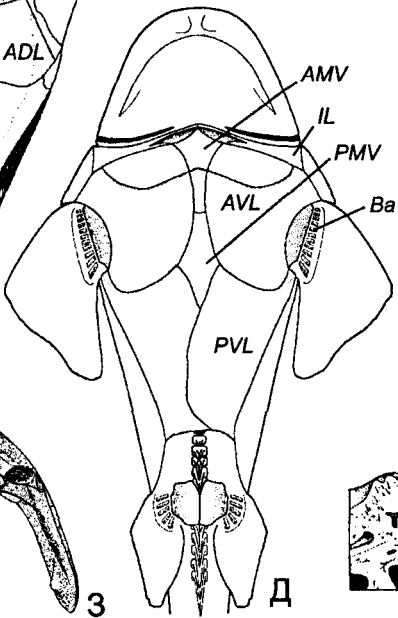
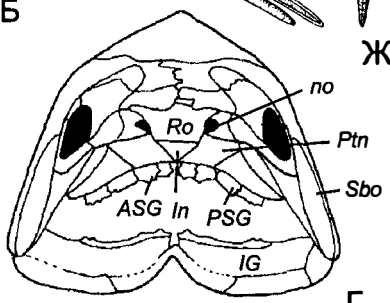
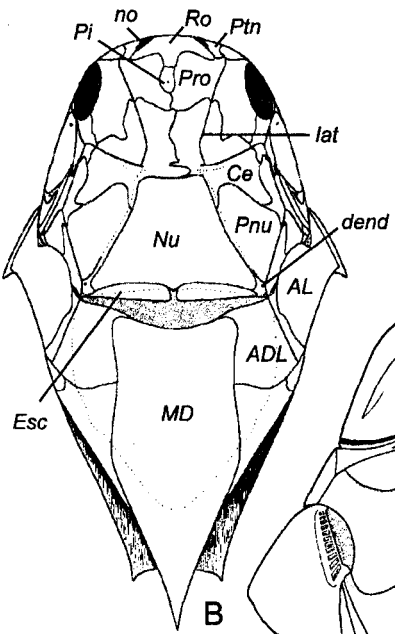
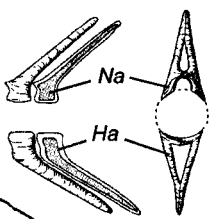
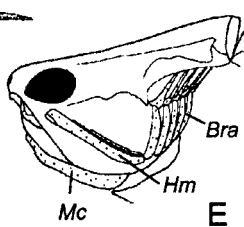
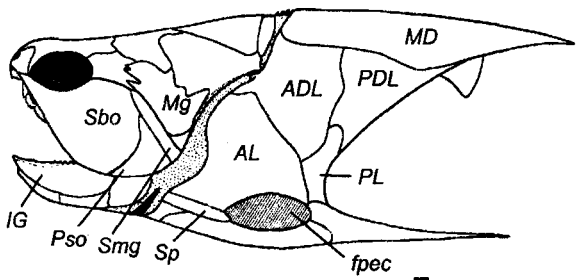
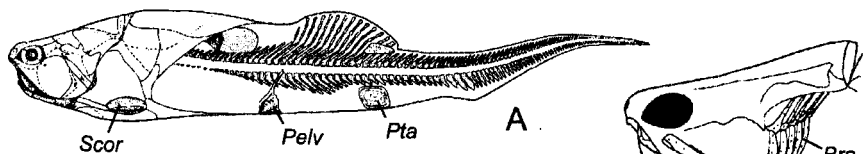
Состав (см. табл. 4). Девять отрядов — Stensioellida (Стеншиёллиды), Pseudopetalichthyida (Псевдопеталихтииды), Rhenanida (Ренаниды), Acanthothoraci (Акантоторациды), Ptyctodontida (Птиктодонтиды), Petalichthyida (Петалихтииды), Phyllolepidida (Филлолепиды), Euarthrodira (Эвартродирды), Antiarcha (Антиархи).

Возраст. Силур, лудлов — ранний карбон.

Особенности строения (рис. 22). Тело покрыто панцирем в головной и туловищной части. Панцирь состоит из налегающих пластинок или тессер, иногда из комбинации тех и других. Все дермальные элементы (пластинки, тессеры и чешуя) сложены полностью трехслойной костной тканью или с наружным дентиновым, или с семидентиновым слоем. Эндокраний мог окостеневать полностью или по отдельным частям. Носовые капсулы иногда заключены в самостоятельные окостенения. Присутствует несколько дермальных склеротических пластинок вокруг глазного яблока; возможно, что у всех плакодерм глаза соединялись с мозговой коробкой при помощи хрящевых глазных стебельков. Эндолимфатические протоки открываются снаружи в затылочной области крыши черепа, на одной из пластинок, обычно паранухальной. Сочленение крыши черепа с позвоночником парное. Крыша черепа и щеч-

Рис. 22. Строение скелета пластинокожих рыб (А-З, К — на примере эвартродирды).

А-З — *Coccosteus* (ср. девон): А — скелет, вид сбоку; Б — череп и туловищный панцирь, вид сбоку; В — череп и туловищный панцирь, вид сверху; Г — череп, вид спереди; Д — скелет, вид с брюшной стороны; Е — хрящевой скелет головы, вид сбоку; Ж — позвонки, вид сбоку и спереди; З — череп, вид сзади. И — антиарх *Asterolepis* (ср. — п. девон), сечение туберкулированного слоя пластинки панциря. К — *Phlyctaenius* (р. — ср. девон), сечение туберкулированного слоя пластинки панциря (А-З — Miles, Westoll, 1968; И — Gross, 1931; К — Ørvig, 1957).



ная область обособлены от туловищного панциря, с которым связано крепление грудных плавников. В стандартном наборе пластинок крыши черепа имеются непарные: межносовая (*internasale*), роstralная (*rostrale*), пинеальная (*pineale*) и загривковая (*nuchale*), а также парные: задненосовые (*postnasalia*), предглазничные (*praeorbitalia*), заднеглазничные (*postorbitalia*), центральные (*centralia*), краевые (*marginalia*), боковые загривковые (*paranuchale*) и заднекраевые (*postmarginalia*). Щечная область черепа сложена парными подглазничными (*suborbitalia*), задними подглазничными (*postsuborbitalia*) и подкраевыми (*submarginalia*) пластинками. В верхней челюсти две пары челюстных элементов (*supragnathalia anterior* и *posterior*), в нижней — одна (*infragnathale*). Первые с помощью нёбноквадратного хряща прикреплялись к нижней поверхности щечной области черепа и к эндокранию. В нёбной области развита центральная пластинка — парасфеноид (*parasphenoideum*). Затылочную щель часто прикрывают парные экстра-скапулярные (*extrascapulare*) пластинки. Туловищный панцирь, как правило, состоит из пластинок: непарной срединной спинной (*medio-dorsale*), парных передних и задних спинных боковых (*dorso-lateralia anterior* и *posterior*), передних и задних боковых (*lateralia anterior* и *posterior*), межбоковой (*interlateralia*), спинальной (*spinalia*), непарных передних и задних срединных брюшных (*medio-ventrale anterior* и *posterior*) и парных передних и задних брюшных боковых (*ventro-lateralia anterior* и *posterior*). Каналы боковой линии чаще в виде открытых борозд, но иногда в виде пор, когда они проходят внутри пластинок. Вода из жабр выходила в щель между щечной областью и передней частью туловищного. Сопряжение крыши черепа и туловищного панциря всегда находилось в месте контакта паранухальной и передней дорсолатеральной пластинок. Позвоночник состоял из окостеневших невральных и гемальных дуг и хрящевого ядра. Передние дуги сливались, образуя синаркуале (*synarcuale*). Из плавников могли присутствовать: один спинной, хвостовой, грудные и брюшные, нет определенных доказательств присутствия анального плавника, хотя у некоторых артродир имелась постанальная пластинка. Грудные плавники хорошо развиты, в основном эврибазальные. Брюшные плавники отсутствовали при значительном разрастании брюшной части туловищного панциря. Скапулокораконид чаще присутствовал как одно окостенение, так же как и поддержка брюшного плавника. Хвостовой плавник в основном гетероцеркальный, реже дифицер-

кальный. Внутренний скелет плавников содержит радиалии, часто окостеневавшие. Хвостовая часть тела могла быть покрыта дермальными чешуями.

Замечания. Происхождение и родственные связи плакодерм дискусионны и часто противоречивы. Гомологизация пластинок панциря в некоторых группах неоднозначна или невозможна. Раньше некоторые отряды объединяли в несколько подклассов, например *Arthrodira* (Артродиры) и *Antiarcha* (Антиархи). В настоящее время большинство авторов придерживаются разделения класса на отрядном уровне.

Отряд *Stensioellida*. Стеншиёлиды

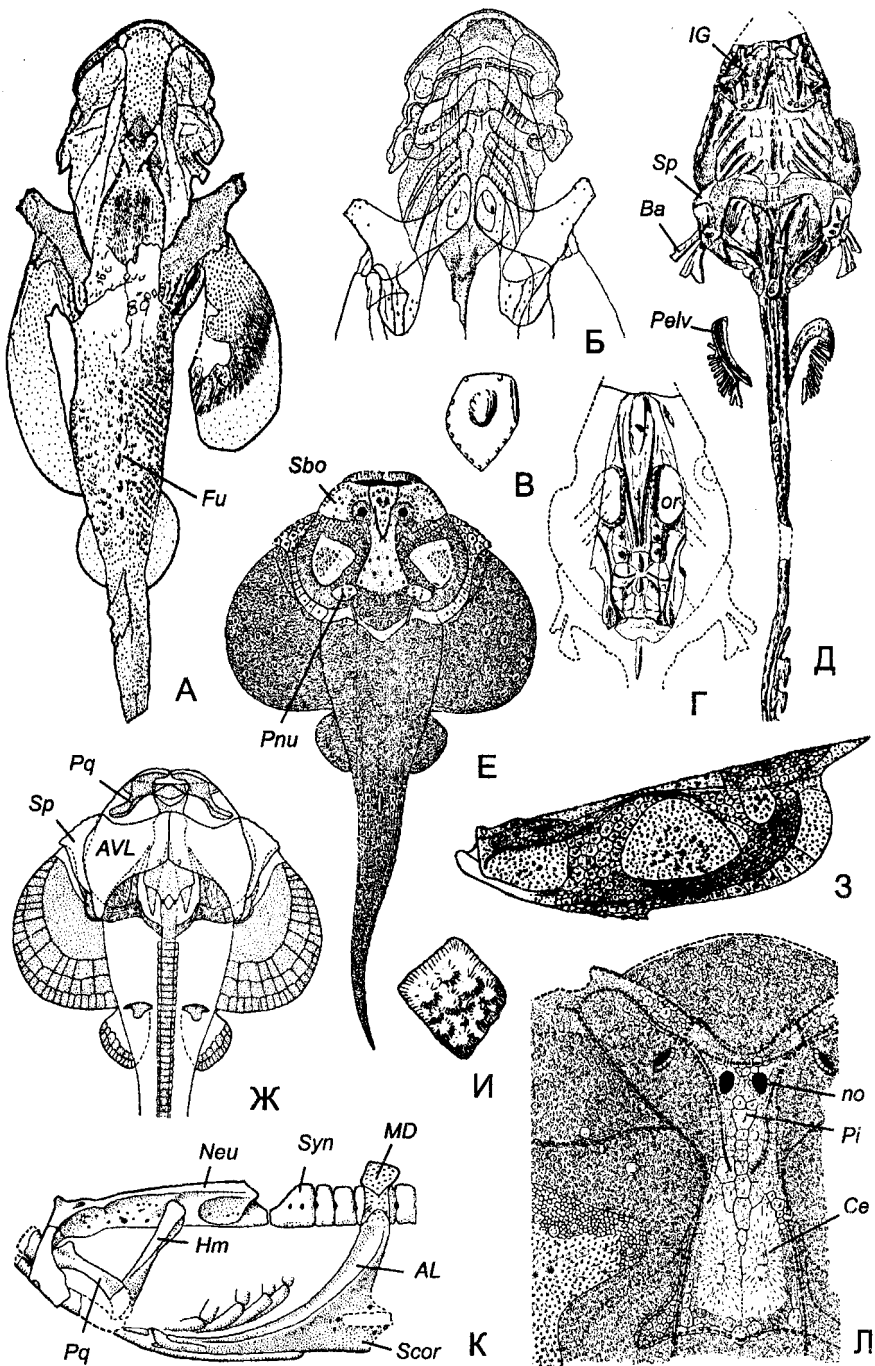
Общая характеристика. Своеобразные примитивные плакодермы средних размеров с удлинённым телом.

Состав. Одно семейство, один род.

Возраст. Ранний девон.

Особенности строения (рис. 23, А–В). Длинная головная область и сужающееся к хвосту тело. Панцирь слабо развит. Только три дермальные пластинки различимы в крыше черепа: центральная и парные боковые, окруженные дентиклями и тессерами. Орбиты расположены предположительно латерально, носовые отверстия — спереди, ротовое отверстие — вентрально. Нет челюстных дермальных окостенений, нёбноквадратный и меккелев хрящи несут небольшие дентикли. Соединение челюстей — с помощью гиомандибул. Позади него находятся цератогиалии и пять пар жаберных дуг. В эндокрании окостеневала окципитальная часть с парным сочленением для синаркуалии. Пара вентральных окостенений присутствует вместо туловищного панциря. Грудные плавники длинные, с узким основанием и без радиалий, но с цератотрихиями. Брюшные и спинной плавники небольшие, последний находился близко к хвостовому. Задняя часть тела и плавники покрыты овальными чешуями с центральным дентиновым бугорком, хорошо выражен ряд коньковых чешуй.

Замечания. Гомологизация пластинок стеншиёлид с пластинками панциря других групп плакодерм не представляется возможной.



Отряд *Pseudopetalichthyida*. Псевдопеталихтииды

Общая характеристика. Примитивные плакодермы небольших размеров. Длина тела до 15 см.

Состав. Одно семейство, два рода.

Возраст. Ранний девон.

Особенности строения (рис. 23, Г, Д). Голова уплощенная, с большими дорсально расположенными орбитами. Преорбитальная область крыши черепа значительно вытянута, задняя ее часть покрыта мелкими центральными и парными боковыми пластинками, которые не удается гомологизировать с пластинками черепа других плакодерм. Крупные субмаргинальные пластинки закрывают жаберную область, где находится пять пар жаберных дуг. Нижнечелюстные элементы имеют боковые отростки для сочленения с палатоквадратумом. Туловищный панцирь короткий, незамкнутый, состоит из нескольких пластинок: высокой передней латеральной, возможно, AVL и спинальной. Вместо медио-дорсальной пластинки крупная коньковая чешуя. В грудном плавнике две базалии, брюшной плавник несет широкое окостенение пояса и многочисленные базалии. Остальную часть тела, свободную от панциря, покрывают чешуи, среди которых обособлен коньковый ряд.

Замечания. Псевдопеталихтииды близки к *Stensioellida*, иногда их включали в этот отряд. Некоторые авторы подвергают сомнению принадлежность этих двух примитивных групп к плакодермам и указывают на их сходство с некоторыми брадиодонтными хрящевыми рыбами. По строению крыши черепа они напоминают петалихтиид, но, вероятно, это конвергентное сходство.

Отряд *Rhenanida*. Ренаниды

Общая характеристика. Плакодермы средних размеров и крупные с уплощенным скатоподобным телом. Эта своеобразная группа демонстрирует как примитивные, так и специализированные черты.

Рис. 23. Стеншиёлиды (А–В), псевдопеталихтииды (Г, Д) и ренаниды (Е–Л).

А–В — *Stensioella* (р. девон): А — скелет, вид сверху; В — скелет, вид снизу; В — чешуя, вид с наружной стороны. Г, Д — *Pseudopetalichthys* (р. девон): Г — череп, вид сверху; Д — скелет, вид снизу. Е–З — *Gemuendina* (р. девон): Е — реконструкция; Ж — скелет, вид снизу; З — череп и туловищный панцирь, вид сбоку. И — *Ohioaspis* (р. — ср. девон), чешуя, вид с наружной стороны. К, Л — *Jagorina* (п. девон): К — передняя часть скелета, вид сбоку; Л — фрагмент реконструкции головы, вид сверху (А–Д — Gross, 1962; Е, Ж — Gross, 1963; З — Goujet, 1984; И — Wells, 1944; К, Л — Stensjö, 1969).

Состав. Два семейства, шесть родов.

Возраст. Ранний — поздний девон.

Особенности строения (рис. 23, E–Л). Уплощенное тело несет несколько крупных пластинок, не образующих сплошной панцирь. Промежутки между ними, плавники и хвостовая часть тела покрыты мелкими полигональными тессерами, которые заходят и на пластинки. Среди крупных пластинок в головной части только несколько удается гомологизировать с пластинками других плакодерм: суборбитальную и субмаргинальную, в узком туловищном панцире один передний ряд пластинок: медио-дорсальная, передние дорсо-латеральная и латеральная, спинальная и передняя вентро-латеральная. Крупное центральное окостенение включает в себя носовые отверстия. Орбиты находятся на дорсальной стороне, сближены друг с другом и несут 10–12 пластинок в склеротическом кольце. Челюсти с плоской функциональной поверхностью, на которой расположены мелкие дентикли. Эндокраний и висцеральный скелет окостеневали. Соединение челюстей с эндокранием гиостилическое. Рот расположен терминально. Четыре жаберные дуги. Крупные полукруглые грудные плавники с одним базальным элементом и многочисленными длинными радиалиями. Скапулокаракоид имеет узкую поверхность сочленения с базалией. Брюшной плавник меньших размеров, хвостовой — длинный и узкий, спинной — в форме шипа. Позвонки в виде колец, синаркуалия хорошо развита. Канал боковой линии обычно проходит между парой тессер.

Отряд *Acanthothoraci* (*Palaeacanthaspidida*).

Акантоторациды

Общая характеристика. Мелкие или средних размеров плакодермы с разнообразным строением крыши черепа.

Состав. Одно семейство, восемь родов.

Возраст. Силур, пржидолий — ранний девон.

Особенности строения (рис. 24, А–Ж). Крыша черепа состоит или из налегающих, хорошо развитых пластинок (*Romundina* и др.), или из пластинок и разделяющих их полей тессер (*Radotina*), или пластинки могут сливаться в единое заорбитальное окостенение (*Kolymaspis*). Череп с глубокой затылочной вырезкой и почти параллельными боковыми поверхностями. Орбиты сближены и расположены дорсо-латерально, отделены друг от друга небольшой роstralной пластинкой, в передней части которой открываются носовые

отверстия. Глазное яблоко полностью окружено окостенениями, в том числе четырьмя склеротическими пластинками, и соединено с эндокранием окостеневающим глазным стебельком. Комплекс пластинок крыши черепа такой же, как и у других плакодерм, за исключением передней премедиальной пластинки, которая встречается только у антиарх. В затылочной части может быть дополнительная паранухальная пластинка. Эндокраний перихондрально окостеневал. Каналы боковой линии головы связаны в сеть широких борозд. Туловищный панцирь короткий и высокий за счет развитого шипа на медио-дорсальной пластинке. Из боковых туловищных пластинок присутствуют и передние (ADL и AL), и задние (PDL и PL), среди брюшных — только передние. Передняя латеральная пластинка с хорошо выраженным постбранхиальным отростком. Скапулокоракоид имеет короткую поверхность сочленения, вероятно, с одной базалией. Непанцирная часть тела покрыта чешуей. Орнамент пластинок и чешуи в виде звездчатых бугорков.

Замечания. Акантоторацид часто сближают с петалихтиидами, но некоторые черты сходства в строении крыши черепа могли самостоятельно возникнуть в этих группах.

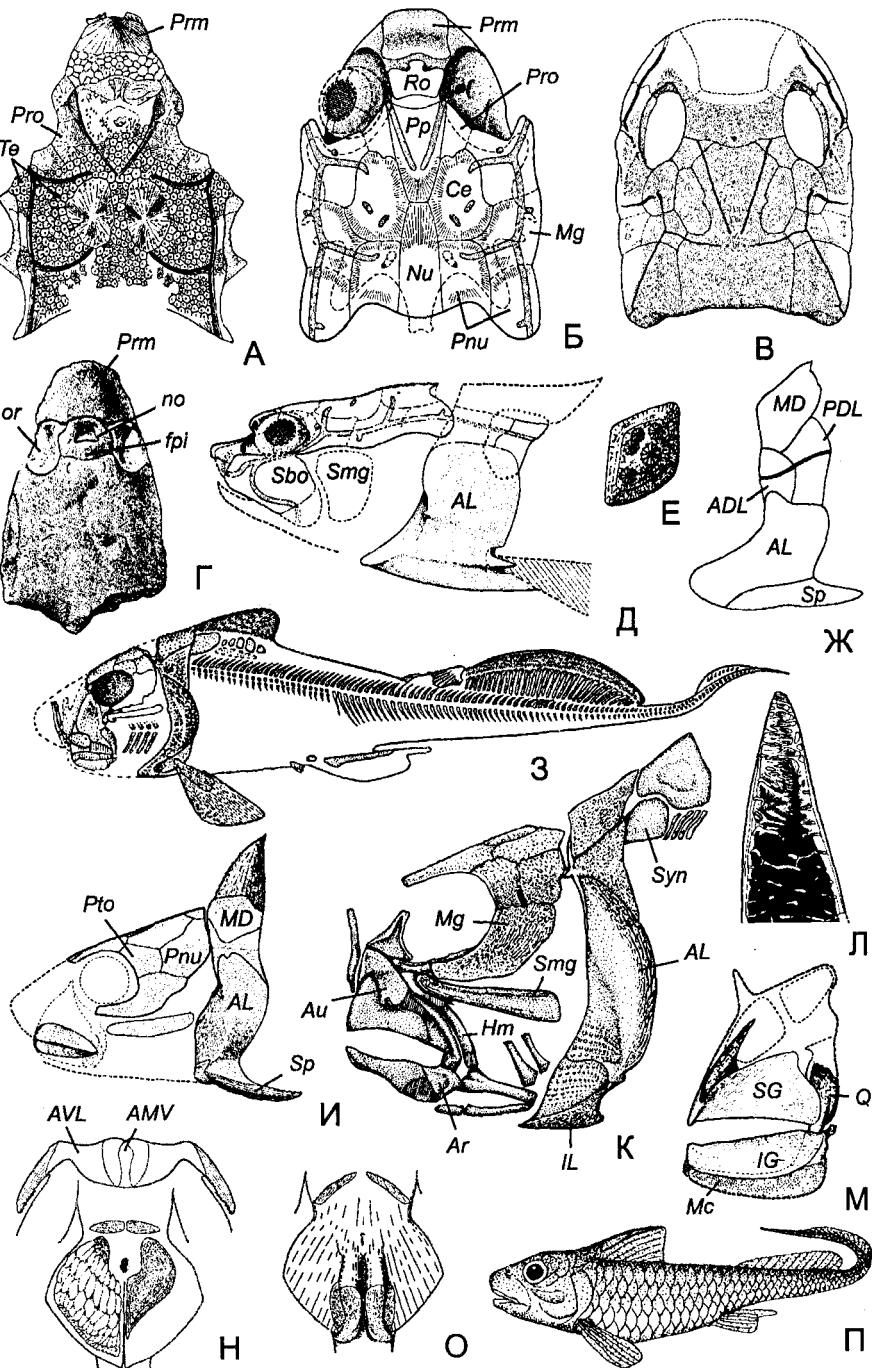
Отряд Ptictodontida. Птиктодонтиды

Общая характеристика. Группа специализированных плакодерм с давящими зубными пластинками. Склерофаги. Вероятно, оплодотворение внутреннее. В пределах класса только у представителей этого отряда наблюдается половой диморфизм. В основном небольших размеров, но найдены изолированные челюстные элементы до 15 см в длину.

Состав. Одно семейство, 14 родов.

Возраст. Ранний девон — ранний карбон.

Особенности строения (рис. 24, 3–П). Череп короткий с хрящевой передней частью, не покрытой дермальными пластинками. В крыше черепа присутствует постпинеальная пластинка, но отсутствуют роstralная и назальные. Большие орбиты расположены дорсо-латерально, ограничены сзади маргинальной пластинкой. Отсутствуют внешние выходы эндолимфатических протоков. Эндокраний частично окостеневал. Палатоквадратум помещается спереди, присоединяется к эндокранию и представлен тремя окостенениями: автопалатина (autopalatine), квадратум (quadratum) и метаптеригойд (metapterigoideum). Развита роstralная и губные хрящи. В челюстях по одной паре зуб-



ных пластинок (SG и IG) с давящей или режуще-давящей рабочей поверхностью. Они состоят из наружного ортодентинового слоя и внутреннего трабекулярного, усиленного плеромином, у пластинок с плоской рабочей поверхностью может быть развит трубчатый дентин. Каналы боковой линии открываются в виде рядов пор или борозд. Черепно-туловищное соединение небольшое, хорошо выраженное в виде ямки на паранухальной пластинке и сочленовного отростка на передней дорсо-латеральной пластинке. Туловищный панцирь короткий, с одним рядом передних пластинок, задний ряд отсутствует. Он может быть двух типов: один — с хорошо развитыми дорсальным шипом (иногда до трех на medio-dorsale) и спинальными пластинками (спинальные птиктодонтиды — *Rhynchodus*, *Rhamphodopsis* и др.), другой — без упомянутых элементов (неспинальные птиктодонтиды — *Ctenurella*, *Chelyophorus*). Могут быть развиты самостоятельные окостенения скапулы и коракоида. В узком грудном плавнике, вероятно, у всех птиктодонтид по одной базалии. Имеется синаркуалия, отдельные невральные и гемальные дуги у хвостового плавника сливаются в кольца. Тело длинное и узкое, иногда с чешуйным покровом, со всеми плавниками, кроме анального, заканчивается небольшим дифицеркальным хвостовым плавником. Второй дорсальный плавник длинный, с большим количеством радиалий. У самцов на брюшных плавниках развиты класперы с соответствующими крючковидными окостенениями.

Замечания. Гомологизация пластинок крыши черепа с таковыми у других плакодерм неоднозначна. Птиктодонтиды демонстрируют большое сходство с цельноголовыми, и некоторые

Рис. 24. Акантоторациды (А–Ж) и птиктодонтиды (З–П).

А, Е — *Radotina* (р. девон): А — череп, вид сверху; Е — чешуя, вид с наружной стороны. Б, Д — *Romundina* (р. девон): Б — череп, вид сверху; Д — череп и туловищный панцирь, вид сбоку. В — *Brindabellaspis* (р. девон), череп, вид сверху. Г — *Kolymaspis* (р. девон), череп, вид сверху. Ж — *Kosoraspis* (р. девон), туловищный панцирь, вид сбоку. З — *Ctenurella* (п. девон), реконструкция скелета, вид сбоку. И, Н, О — *Rhamphodopsis* (ср. девон): И — череп и туловищный панцирь, вид сбоку; Н, О — реконструкция участка тела у брюшного плавника: Н — самка, О — самец. К — *Austroptyctodus* (п. девон), скелет передней части тела, вид сбоку. Л, М — *Rhynchodus* (ср. — п. девон): Л — поперечное сечение зубной пластинки; М — челюстные хрящи и зубные пластинки. П — реконструкция птиктодонтида (п. девон) (А — Gross, 1958, с изменениями; Б, Д — Ørvig, 1975; В — Young, 1980; Г — Быстров, 1956; Е — Gross, 1959; Ж — Gardiner, 1984; З — Ørvig, 1960, с изменениями; И, Н, О — Miles, 1967; К — Long, 1997; Л — Gross, 1957; М — Stensio, 1969; П — Anderson et al., 1999).

авторы даже предполагают их родство, но, вероятно, это результат параллельного развития в двух группах рыб. Положение птиктодонтид в филогенетических схемах различно у разных авторов. Некоторые обособляют птиктодонтид от других плакодерм как узко специализированную группу, другие помещают их до типичных плакодерм с хорошо развитым туловищным панцирем.

Отряд *Petalichthyida*. Петалихтииды

Общая характеристика. Плакодермы небольших и средних размеров с уплощенной головой и широкими грудными плавниками. Возможно, придонные обитатели.

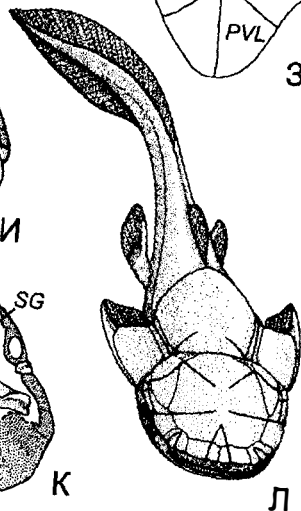
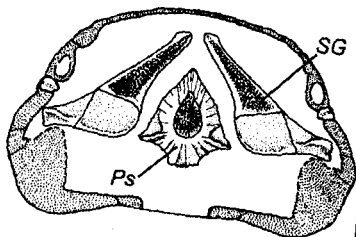
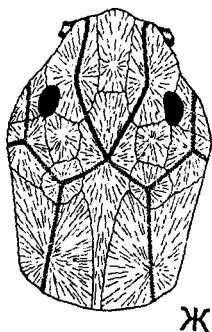
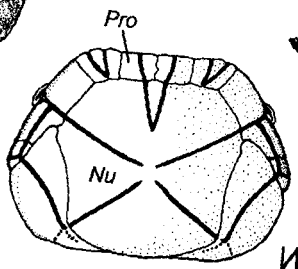
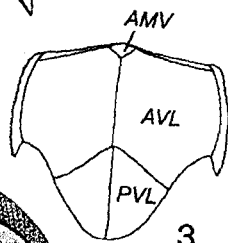
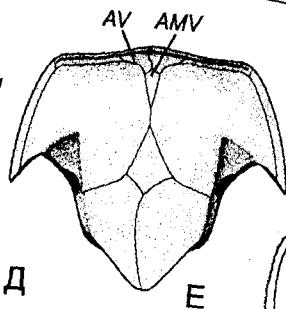
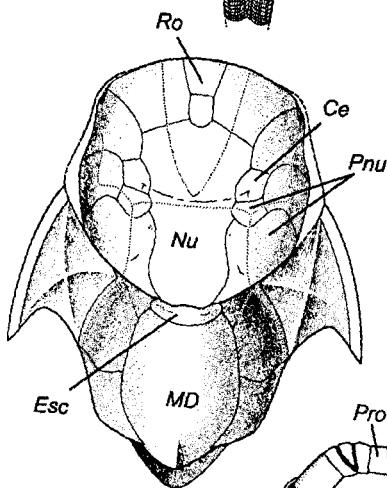
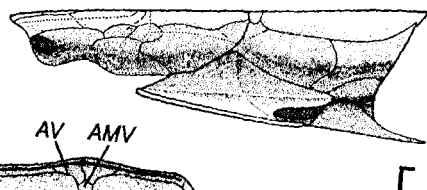
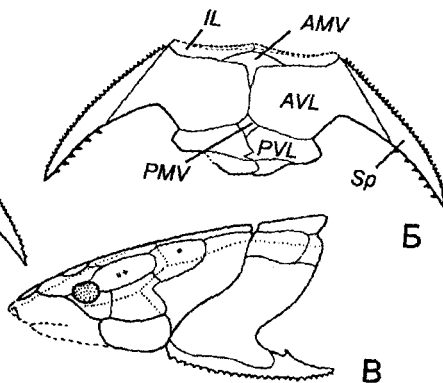
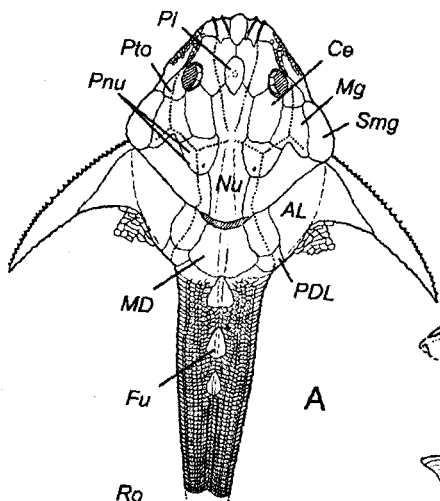
Состав. Два семейства, 13 родов.

Возраст. Силур, пржеидолий — поздний девон.

Особенности строения (рис. 25, А–Ж). Череп уплощенный в дорсо-вентральном направлении. Носовые отверстия имеют передне-вентральное положение. Орбиты расположены дорсально у макропеталихтиид и передне-латерально у квазипеталихтиид. В крыше черепа крупная нухальная и две пары паранухальных пластинок, кроме остальных стандартных для типичных плакодерм. Ростральная и пинеальная пластинки могут сливаться. У макропеталихтиид в передне-боковой части черепа находится область, покрытая тессерами вместо постназальной и суборбитальной пластинок, а центральные пластинки образуют задне-боковой край орбит. Крыша черепа квазипеталихтиид имеет строение, напоминающее таковое у примитивных эвартродир. Эндокраний платибазальный, иногда полностью поверхностно окостеневал. Эндолимфатический проток открывался на наружной поверхности передней паранухальной пластинки. Челюсти не известны. Черепно-туловищное соединение — в виде углубления на паранухальной пластинке и отростка на передней дорсо-латеральной, более напоминающее таковое у птиктодонид, чем у артродир. Туловищный панцирь — от короткого у макропеталихтиид до удлиненного у

Рис. 25. Петалихтииды (А–Ж) и филлолепиды (З–Л).

А–В — *Lunaspis* (р. девон): А — реконструкция; Б — туловищный панцирь, вид снизу; В — череп и туловищный панцирь, вид сбоку. Г–Е — *Eurycaraspis* (ср. девон): Г — череп и туловищный панцирь, вид сбоку; Д — череп и туловищный панцирь, вид сверху; Е — туловищный панцирь, вид снизу. Ж — *Macropetalichthys* (ср. девон), череп, вид сверху. З — *Phyllolepis* (п. девон), туловищный панцирь, вид снизу. И–Л — *Austrophyllolepis* (ср. девон): И — череп, вид сверху; К — череп, вид снизу; Л — реконструкция (А — Gross, 1961; Б — Stensiö, 1963; В — Goujet, 1984; Г–Е — Liu, 1991; Ж — Stensiö, 1925; З — Stensiö, 1936; И–Л — Long, 1984).



квазипеталихтиид. У последних экстраскапулянтная пластинка закрывает загривковую щель между крышей черепа и туловищным панцирем. В туловищном панцире в основном стандартный набор пластинок, кроме отсутствующей задней латеральной, и в брюшной части появляется пара дополнительных передних брюшных пластинок (*ventrale anterior*), известных еще только у актинолепидных артродир. Медио-дорсальная пластинка на внутренней стороне несет небольшой каринальный отросток. Спинальная пластинка очень длинная. Каналы боковой линии проходят внутри пластинок и выходят в виде пор, иногда парных, или щелей. Грудные плавники широкие, остальные, кроме хвостового, отсутствуют или не известны. Тело, свободное от панциря, как и грудные плавники, покрыто полигональными чешуями, среди которых выделяется несколько крупных коньковых, не образующих сплошного ряда.

Замечания. Петалихтиид сближают с акантоторацидами, и даже последних считают их предками. Макропеталихтииды действительно показывают некоторое сходство с упомянутыми плакодермами, но квазипеталихтииды по строению крыши черепа и туловищного панциря напоминают актинолепидных и фликтеидных артродир.

Отряд *Phyllolepidia*. Филлолепиды

Общая характеристика. Рыбы средних размеров, до 60 см в длину, с сильно дорсо-вентрально уплощенным телом. Могли быть всеядными формами или придонными хищниками.

Состав. Одно семейство, три рода.

Возраст. Средний — поздний девон.

Особенности строения (рис. 25, 3–Л). Пластинками закрыта центральная часть головы. Крыша черепа плоская, с крупной нухальной пластинкой, занимающей большую поверхность крыши черепа и окруженной более мелкими пластинками, гомологизация которых не всегда однозначна. Центральная пластинка отсутствует, ростральная и пинеальная не развиты, суборбитальная и постмаргинальная очень маленькие и не имеют широкого контакта с крышей черепа. Орбиты, возможно, маленькие и имели передне-боковое положение. Ротовое отверстие широкое. В верхней челюсти одна супрагнатальная пластинка с остроконечными туберкулами на поверхности. Палатоквадратум с двумя окостенениями: квадратум и метаптеригонид. Каналы боковой линии в виде мелких бороздок, на крыше черепа радиально расходящиеся почти от центра нухальной пластинки. Хрящевой эндокраний — с широким парасфеноидом, в центре которого открыва-

ется букогипофизарное отверстие. Черепно-туловищное соединение только в виде выступа. Туловищный панцирь плоский и широкий, из заднего ряда пластинок присутствует только PVL, иногда небольшая PMV. AMV тоже может отсутствовать. Мидо-дорсальная пластинка короткая, без каринального отростка на внутренней стороне. ADL узкая, спинальная пластинка длинная, AVL крупная, занимает большую часть вентральной поверхности панциря. Пекторальная вырезка не ограничена сзади пластинками. Небольшие грудные плавники находились свободно за AL и AVL. Дорсальный плавник один. Брюшные плавники длинные, с парой окостенений пояса плавника. Хвостовая часть длинная, без чешуйного покрова. Орнамент пластинок в виде концентрических и изгибающихся параллельных ребрышек, реже бугорков.

Замечания. Некоторые авторы включают филлолепид в отряд Euarthrodira. Происхождение их не известно, предполагают, что они произошли от общих с артродирами предков. В филогенетических схемах чаще их помещают между петалихтиидами и продвинутыми плакодермами (артродирами и антиархами).

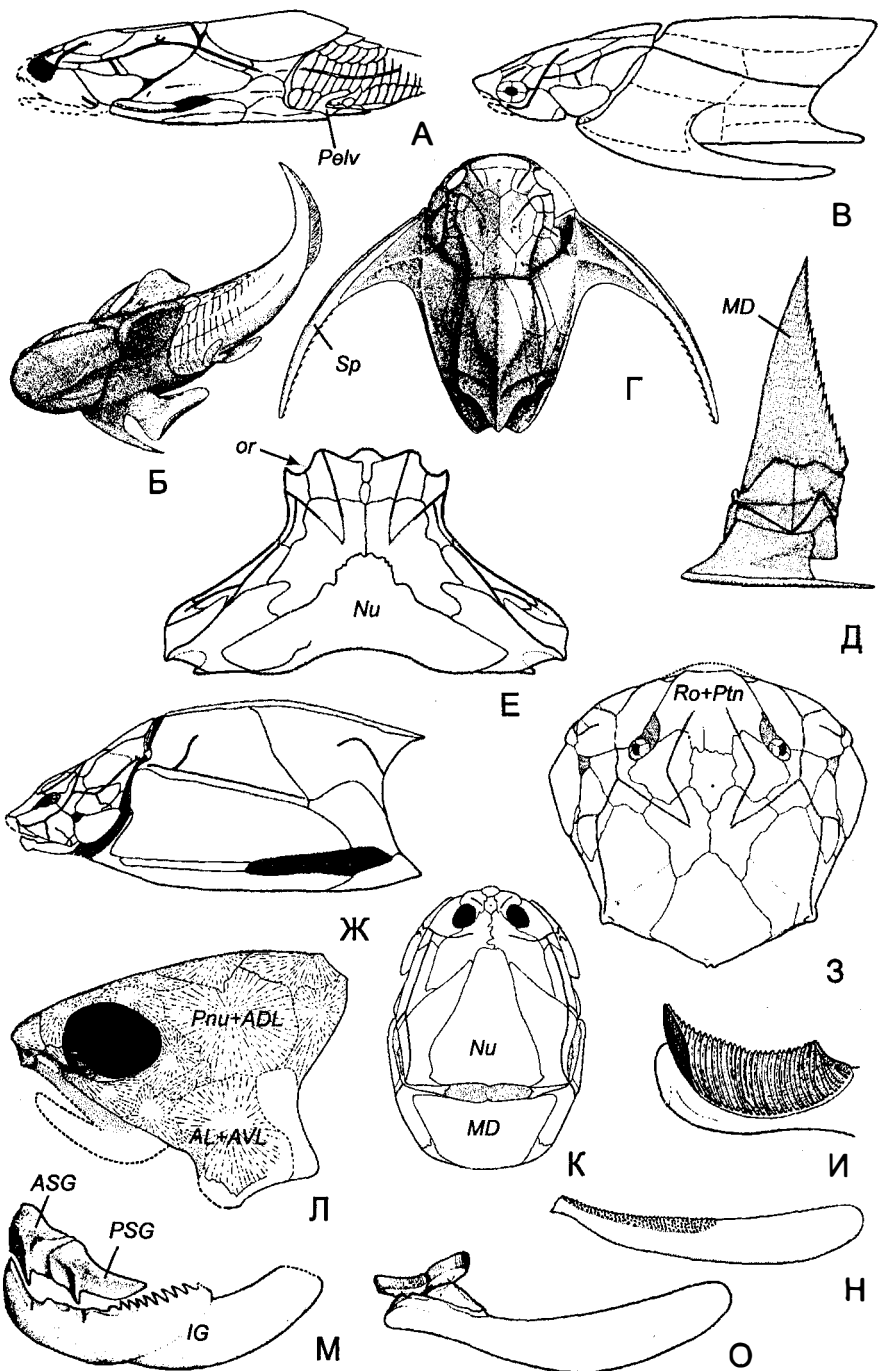
Отряд Euarthrodira. Эвартродиры

Общая характеристика. Плакодермы, очень разнообразные по форме тела, различных размеров, встречаются очень крупные представители. Многообразны и по типам питания. Как правило, хорошие пловцы. Достаточно выдержаны в плане строения панциря, и наиболее изученная группа среди плакодерм.

Состав. Пять подотрядов — Actinolepina (Актинолепины), Phlyctaeniina (Фликтенины), Heterosteina (Гетеростеины), Coccosteina (Коккостеины) и Pachiosteina (Пахиостеины); около 30 семейств и 170 родов.

Возраст. Ранний — поздний девон.

Особенности строения (рис. 22, А-З, К; 26; 27, А-Г). Панцирь хорошо развит и состоит только из дермальных пластинок, налегающих друг на друга. В крыше черепа стандартный набор пластинок, но по одной паре разных, в том числе и паранухальных, пластинок. Орбиты преимущественно расположены латерально, часто с кольцом склеротических пластинок. Носовые отверстия находятся близко друг от друга в ростральной части черепа, разделены интерназальной костью. Постпинеальная пластинка встречается только у примитивных представителей — актинолепид. Постназальная и постмаргинальная пластинки почти всегда включены в крышу черепа. Отдельный комплекс,



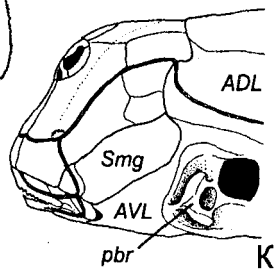
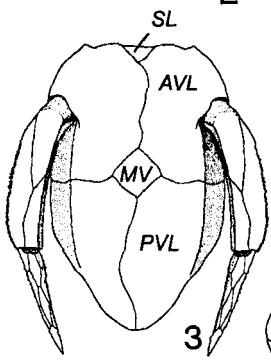
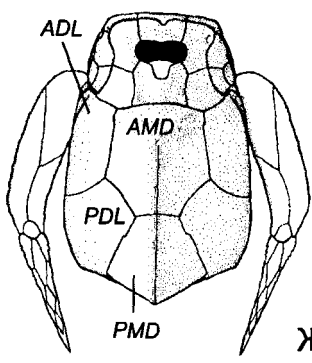
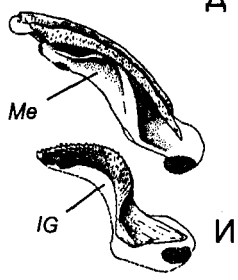
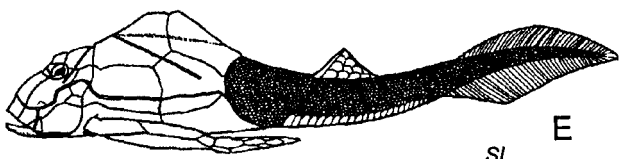
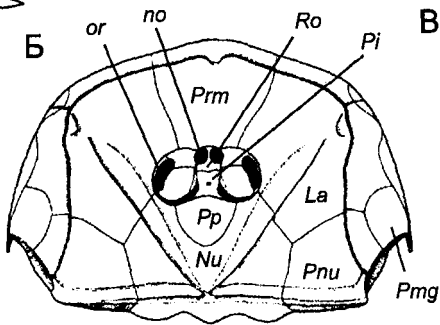
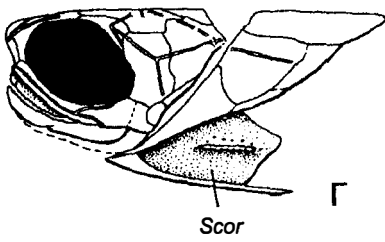
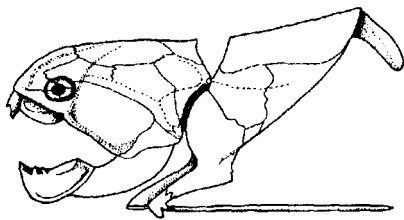
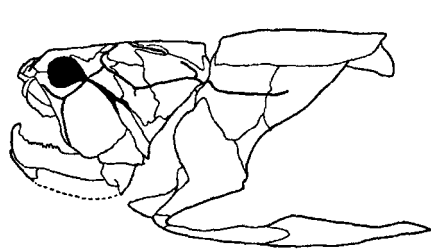
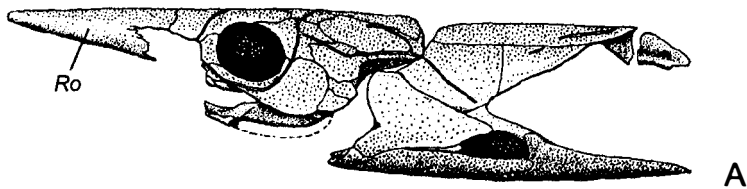
покрывающий щечную и жаберную области, образуют суборбитальная, постсуборбитальная и субмаргинальная пластинки. Парасфеноид крепился к вентральной поверхности эндокrania. Нёбноквадратный хрящ спереди присоединялся к внутренней поверхности суборбитальной пластинки, а сзади — к постсуборбитальной. Гиомандибула обычно не участвует в челюстной подвеске. В верхней челюсти две пары челюстных элементов (*supragnathalia anterior* и *posterior*), в нижней одна (*infragnathale*). Черепно-туловищное соединение — в виде сочленовного отростка на передней дорсо-латеральной пластинке и соответствующей ему суставной ямки на паранухальной. Туловищный панцирь очень хорошо развит, с одной медио-дорсальной, двумя рядами боковых и брюшных пластинок. Медио-дорсальная пластинка — с выраженным вразной степени каринальным отростком на висцеральной стороне. Скапулокоракоид длинный, с хорошо выраженной поверхностью причленения базалий. Из непарных плавников может присутствовать один дорсальный, расположенный близко к хвостовому, и гетероцеркальный хвостовой. Каналы боковой линии имеют вид четких, иногда глубоких борозд. Непанцирная часть тела может быть покрыта налегающей чешуей.

Разнообразие. Актинолепины и фликтенины имеют длинный панцирь и длинные, выступающие спинальные пластинки, небольшое пекторальное окно, иногда ростральный комплекс из слившихся ростральной, пинеальной или постназальной пластинок.

У крупных гетеростеин широкий, плоский и массивный панцирь, маленькие орбиты, находящиеся спереди, челюсти, лишённые дентиклей. Вероятно, придонные планктонофаги.

Рис. 26. Эвартродиры: актинолепины (А, Б), фликтенины (В–Д), гетеростеины (Е), холонематиды (Ж–И) и коккостеины (К–О).

А — *Sigaspis* (р. девон), реконструкция, вид сбоку. Б — *Kujdanowiaspis* (р. девон), реконструкция. В, Г — *Arctolepis* (р. девон), череп и туловищный панцирь: В — вид сбоку; Г — вид сверху. Д — *Africanaspis* (п. девон), туловищный панцирь, вид сбоку. Е — *Herasmius* (ср. девон), череп, вид сверху. Ж–И — *Holonema* (ср. — п. девон): Ж — череп и туловищный панцирь, вид сбоку; З — череп, вид сверху; И — нижняя челюсть, вид с внутренней стороны. К — *Homostius* (ср. девон), череп и туловищный панцирь, вид сверху. Л — *Synauchenia* (п. девон), слившийся череп и туловищный панцирь, вид сбоку. М — *Hadrosteus* (п. девон), верхне- и нижнечелюстные кости, вид сбоку. Н — *Pachyosteus* (п. девон), нижняя челюсть, вид с внутренней стороны. О — *Mylostoma* (п. девон), верхне- и нижнечелюстные кости, вид сбоку (А — Goujet, 1973; Б — Blicek, Janvier, 1989; В — Heintz, 1929; Г — Goujet, 1984; Д — Long et al., 1997; Е — Ørvig, 1969; Ж–И — Miles, 1971; К — Heintz, 1944; Л, М — Stensiö, 1963; Н — Gross, 1967; О — Dean, 1901).



Коккостеины — самая многочисленная и разнообразная группа артродир. В крыше черепа крупная нухальная пластинка. Челюсти несут дентиклы, или присутствует комбинация дентикл и скошенного режущего края. Туловищный панцирь с хорошо выраженной спинальной пластинкой. Пекторальная вырезка может быть замкнутой или открытой сзади. У одного представителя (*Synauchenia*) головной и туловищный панцири объединены без видимой границы.

Для пахиостеин характерны преимущественно крупные орбиты, челюстные элементы со значительными режущими краями и клыкоподобными выступами, открытая пекторальная вырезка, редуцированная спинальная пластинка или ее отсутствие и узкая латеральная часть туловищного панциря. В группе преобладают крупные хищники.

Замечания. От фликтенин к пахиостеинам наблюдается тенденция уменьшения латеральной и вентральной частей туловищного панциря, уменьшения спинальной пластинки и ее редукации, при этом пекторальная вырезка становится более открытой с каудальной стороны.

Отряд *Antiarcha*. Антиархи

Общая характеристика. Плакодермы средних и крупных размеров, до 120 см в длину, с длинным туловищем и грудными плавниками, покрытыми дермальными пластинками. Вероятно, придонные детритофаги или фитофаги.

Состав. Три подотряда — *Asterolepidoidei* (Астеролепидоиды), *Bothriolepidoidei* (Ботриолепидоиды) и *Yunnanolepidoidei* (Юннанолепидоиды); шесть семейств, около 30 родов.

Возраст. Силур, лудлов — поздний девон.

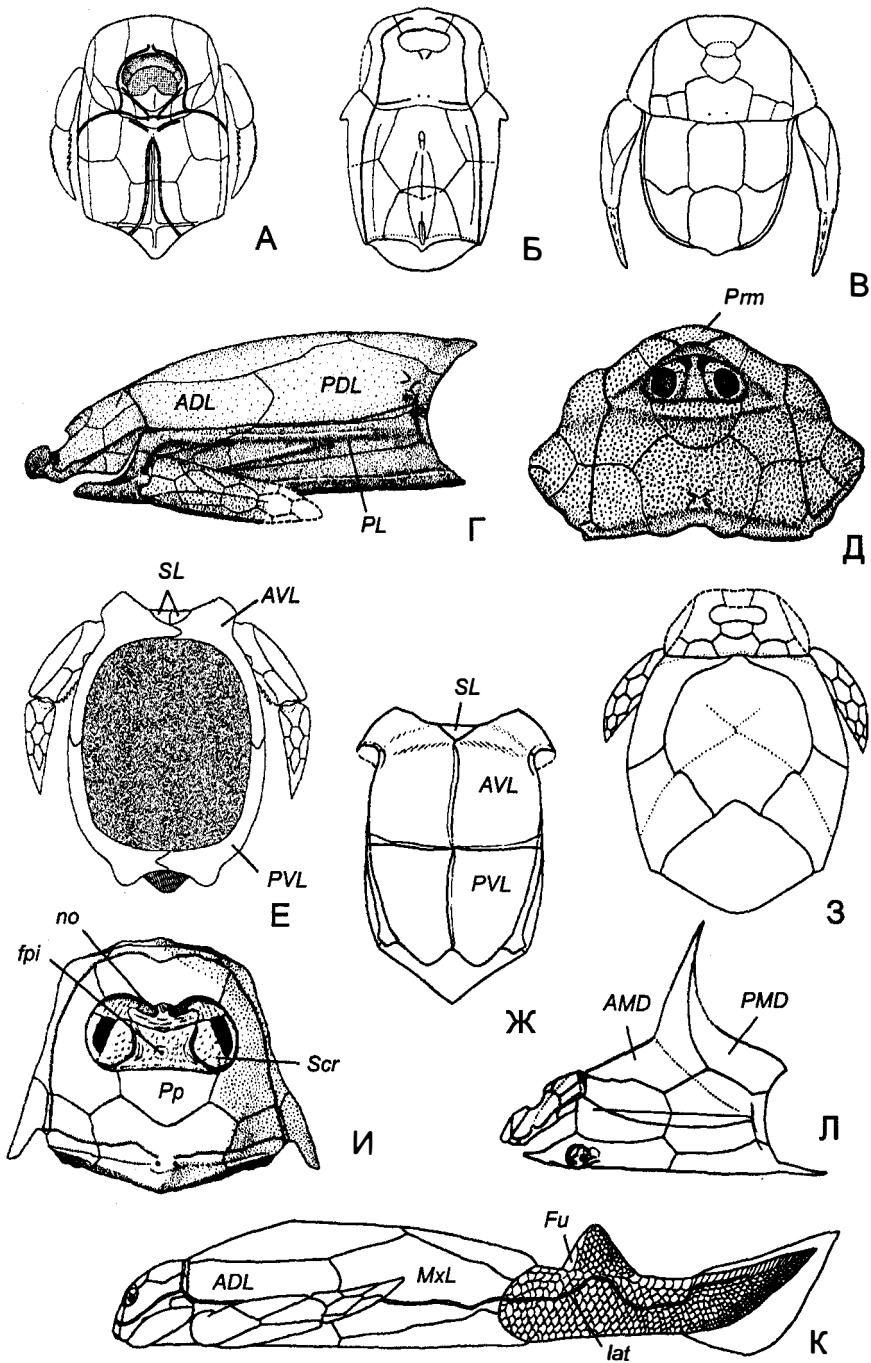
Рис. 27. Эвартродиры: коккостеины (А) и пахиостеины (Б-Г); антиархи (Д-К).

А — *Rolfosteus* (п. девон), череп и туловищный панцирь, вид сбоку. Б — *Eastmanosteus* (ср. — п. девон), череп и туловищный панцирь, вид сбоку. В — *Dunkleosteus* (п. девон), череп и туловищный панцирь, вид сбоку. Г — *Rhinosteus* (п. девон), череп и туловищный панцирь, вид сбоку. Д-К — *Bothriolepis* (ср. — п. девон): Д — череп, вид сверху; Е — реконструкция; Ж — череп, туловищный панцирь и панцирь грудных плавников, вид сверху; З — туловищный панцирь и панцирь грудных плавников, вид снизу; И — нижнечелюстные кости; К — передняя часть тела, вид сбоку (А — Dennis, Miles, 1979; Б — Gardiner, Miles, 1975; В — Heintz, 1932; Г — Stensiö, 1963; Д — Denison, 1983; Е — Long, Werdelin, 1986; Ж, З — Miles, 1968; И — Young, 1986; К — Young, Zhang, 1996).

Особенности строения (рис. 27, Д–К; 28). Короткая голова со слабосводчатой крышей черепа. В его центральной части находится орбито-назальное окно, в котором близко расположены глаза с тремя склеротическими пластинками, между глазами небольшие роstralная и пинеальная пластинки, первая разделяет носовые отверстия, открывающиеся в передней части окна. В передней части крыши черепа перед орбито-назальным окном имеется премедиальная пластинка, за окном — постпинеальная и нухальная, сбоку — латеральная, не встреченная у других плакодерм, и в заднебоковой части — паранухальная и постмаргинальная. Эндолимфатические протоки выходят на поверхность нухальной пластинки. В черепно-туловищном соединении сочленовная головка находится на паранухальной, а суставная ямка — на передней дорсо-латеральной, в отличие от остальных плакодерм, где наблюдается обратная картина. Крупная субмаргинальная и маленькая прелатеральная пластинки покрывают щечную и оперкулярную области головы. По одной паре челюстных элементов в верхней и нижней челюстях, причем верхнечелюстные несут борозды сенсорных каналов. Эндокраний хрящевой. Туловищный панцирь длинный, с уплощенной вентральной стороной, с двумя: передней и задней, медиодорсальными пластинками, двумя дорсо-латеральными и одной задней латеральной, двумя вентро-латеральными и одной задней медио-вентральной. Передних медио-вентральных (семилунарных) пластинок может быть две или одна. Верхние и нижние задние боковые пластинки могут у некоторых антиархов сливаться в одну миксилатеральную (*mixilaterale*). Экзоскелет грудных плавников состоит из многочисленных небольших пластинок, разделен на проксимальную и дистальную части, или это

Рис. 28. Антиархи.

А — *Microbrachius* (ср. девон), череп, туловищный панцирь и панцирь грудных плавников, вид сверху. Б — *Minicrania* (р. девон), череп, туловищный панцирь, вид сверху. В — *Sinolepis* (п. девон), череп, туловищный панцирь и панцирь грудных плавников, вид сверху. Г — *Chuchinolepis* (р. девон), череп, туловищный панцирь и панцирь грудных плавников, вид сбоку. Д — *Yunnanolepis* (р. девон), череп, вид сверху. Е — *Dayaoshania* (р. — ср. девон), туловищный панцирь и панцирь грудных плавников, вид снизу. Ж — *Asperaspis* (ср. девон), туловищный панцирь, вид снизу. З — *Remigolepis* (п. девон), череп, туловищный панцирь и панцирь грудных плавников, вид сверху. И, К — *Asterolepis* (ср. — п. девон): И — череп, вид сверху; К — реконструкция, вид сбоку. Л — *Kirgizolepis* (п. девон), череп и туловищный панцирь, вид сбоку (А — Hemmings, 1978; Б — Zhu, Janvier, 1996; В — Liu, Pan, 1958; Г — Zhu, 1996; Д — Zhang, 1980; Е — Ritchie et al., 1986; Ж — Пателеев, 1993; З, Л — Panteleyev, 1992; И — Lukševics, 2001; К — Ivanov et al., 1996).



разделение отсутствует. Из плавников имеются кроме грудных один дорсальный и гетероцеркальный хвостовой, брюшные и анальный отсутствуют. Тело в задней свободной от панциря части покрыто налегающей чешуей, среди которой четко обозначен коньковый ряд, и самая крупная из них находится в основании дорсального плавника. Орнамент пластинок очень разнообразный, от бугристого, гребенчатого до ямчатого.

Разнообразие. Юннанолепиды — своеобразная группа примитивных антиархов, у которых не был развит брахиальный отросток для крепления дермального скелета грудных плавников, но участвует скапулокоракоид и может сохраняться спинальная пластинка. Экзоскелет грудных плавников состоит из мозаики мелких пластинок и не разделен на проксимальную и дистальную части.

У астеролепид крупное орбитальное окно, длинный туловищный панцирь, сравнительно короткие грудные плавники, где иногда отсутствует разделение на дистальную и проксимальную части, хвостовая часть тела относительно короткая.

Туловищный панцирь ботриолепид значительно короче узких грудных плавников, хвостовая часть узкая и длинная.

Замечания. Ряд авторов разделяют антиарх на два отряда — *Yunnanolepiformes* и *Euantiarcha*, основываясь на строении экзоскелета грудных плавников, крыши черепа и передне-вентральной части туловищного панциря. Вариабельность строения панциря антиарх в основном наблюдается в особенностях экзоскелета грудных плавников и центральной части брюшной стороны туловищного панциря, на последней может встречаться одна или пара передних пластинок, а центральная часть покрыта большой медио-вентральной пластинкой, или она отсутствует. Происхождение этой группы плакодерм дискуссионно, чаще считают, что они имели общих предков с артродирами. Родственные связи с другими плакодермами реконструируют по-разному: одни исследователи предполагают их родство с ренанидами и акантоторацидами, другие, что более правдоподобно, сближают антиарх и артродир.

КЛАСС CHONDRICHTHYES. ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ.

Общая характеристика. Челюстноротые позвоночные, разнообразные по морфологии, локомоции и типу питания. Среди хрящевых рыб есть активные хищники, склерофаги, планктонофаги. Тело от веретеновидного (акулы и химеры) до дорсо-вентрально уплощенного (скаты). Хорошо развиты головной мозг и сенсорные органы, в том числе электрорецепторы. Плавательного пузыря нет, повышение плавучести достигается накапливанием жира, главным образом в печени. Жабры открываются наружу в виде щелей или прикрыты общей кожной складкой. Кишечник короткий, с развитым спиральным клапаном, увеличивающим поверхность всасывания. Сердце с большим артериальным конусом. Яйца крупные и заключены в плотную роговую капсулу. Оплодотворение внутреннее, у самцов на брюшных плавниках имеются парные копулятивные органы — класперы (птеригоподии). Встречаются яйцекладущие, яйцеживородящие и живородящие формы. Хрящевые рыбы — преимущественно морские животные.

Состав (табл. 5). Два подкласса — *Elasmobranchii* (Пластинчатожабрные) и *Subterbranchialia* (Субтербранхиалии). Раньше последних без отряда иниоптеригий рассматривали в ранге подкласса *Holosephalia* (Цельноголовые).

Возраст. Силур (?). Ранний девон — современность.

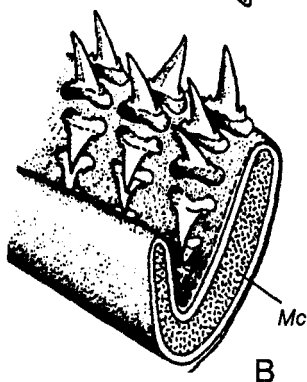
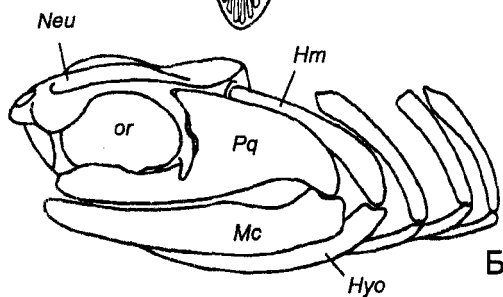
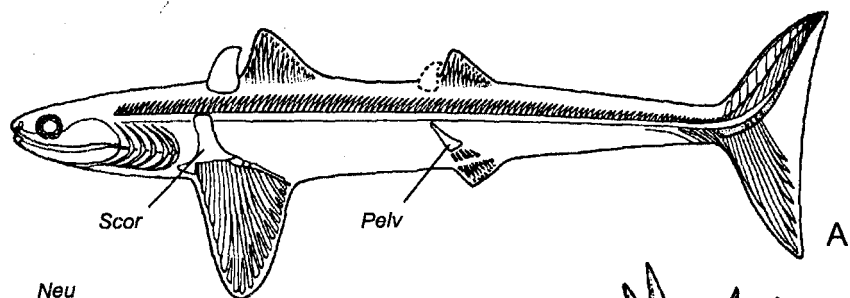
Особенности строения (рис. 29). Внутренний скелет хрящевой в течение всей жизни, хорошо развитый, может быть усилен призмами фосфата кальция между клетками хряща (обызвествлен). Вследствие развития роstrума рот смещен на вентральную сторону. Череп амфистилический, гиостилический или автостилический. Непарные плавники развиты или могут отсутствовать. Хвост гетероцеркальный или в виде длинного тонкого бича. Плавники поддерживаются внутренним скелетом (базалиями и радиалиями) и цератотрихиями в дистальной части. Кожа покрыта плакоидными чешуями, иногда голая. Экзоскелет представлен изолированными плакоидными чешуями и дендиклями или их производными в виде зубов, шипов и редко небольших пластинок. Основание экзоскелетных элементов, как правило, сложено бесклеточной костной тканью, а крона — дентином, который покрыт слоями энамелоида.

Таблица 5. Филогения хрящевых рыб

Геологический возраст														Таксон			
Pz						Mz						Kz					
D			C			P		T			J				K		
1	2	3	1	2	3	1	2	1	2	3	1		2		3	1	2
														Eugeneodontiformes			
														Petalodontiformes			
														Squatinactiformes			
														Cladoselachiformes			
														Symmoriiformes			
														Xenacanthiformes			
														Ctenacanthida			
														Hybodontida			
														Synechodontiformes			
														Galeomorphii			
														Squalomorphii			
														Squatinomorphii			
														Batomorphii			
														Chondrencheyiiformes			
														Iniopterygiiformes			
														Helodontiformes			
														Bradyodontiformes			
														Chimaeriformes			

Рис. 29. Строение скелета хрящевых рыб.

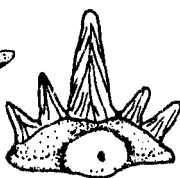
А — *Cladoselache* (п. девон), реконструкция скелета. Б — *Cobelodus* (карбон — р. пермь), мозговой и висцеральный череп, вид сбоку. В — расположение зубных рядов в челюсти акулы. Г–Ж — типы крон зубов, лингвальный вид: Г — диплодонтный тип (*Orthacanthus*), Д — фебодонтный тип (*Phoebodus*), Е — кладодонтный тип (*Danaea*), Ж — ородонтный тип (*Protacrodus*). З — *Phoebodus* (ср. — п. девон), соединение зубов в ряду и обозначение сторон зуба. И — *Heterodontus* (совр.), верхняя челюсть, вид снизу. К–Р — морфологические типы чешуй (слева — сечение, справа — вид с наружной стороны): К — простой одонтод; Л, М — протакродонтидный тип; Н, О — ктенакантидный тип; П, Р — элестолепидный тип (нерастущая чешуя) (А — Schaeffer, Williams, 1977; Б — Zangerl, Williams, 1975; В — Herman et al., 1987; Г — Fritsch, 1889; Д — Long, 1993; Ж, М — Gross, 1938; З — Ginter, Ivanov, 1992; И — Никольский, 1971; К, Л, Н, П — Karatajute-Talimaa, 1992; О — Turner, 1993; Р — Karatajute-Talimaa, 1973).



Г окклюзарная



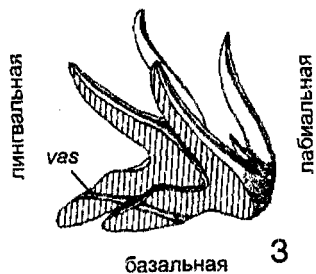
Д



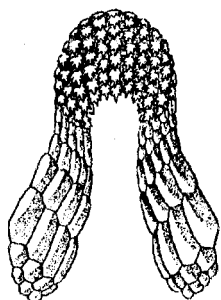
Е



Ж



З



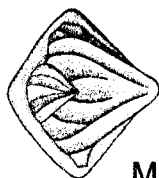
И



К



Л



М



Н



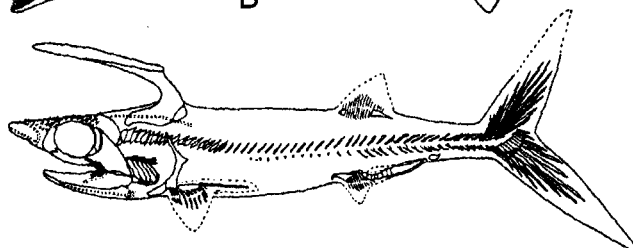
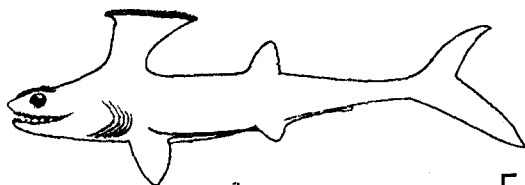
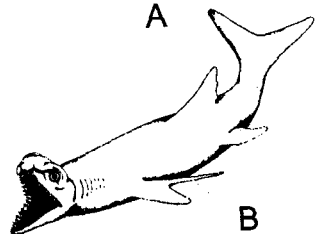
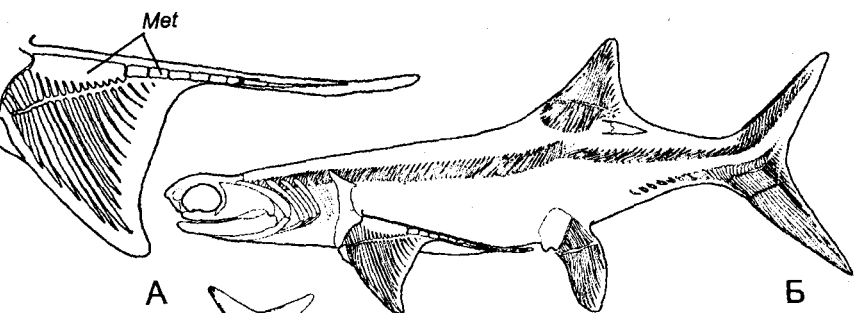
О



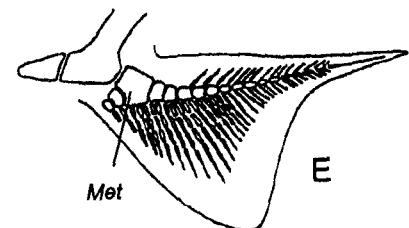
П



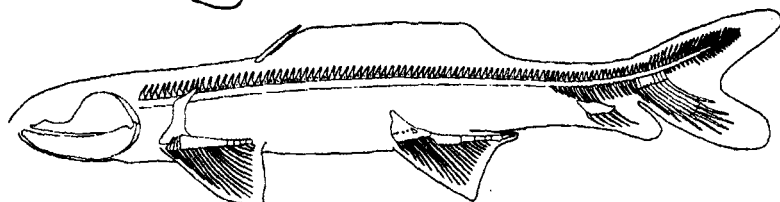
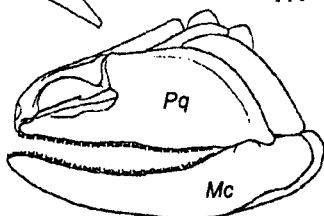
Р



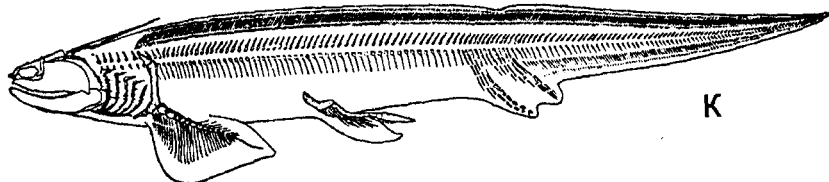
Ж



Д



И



К

Замечания. Происхождение хрящевых рыб не ясно. Предки, вероятно, общие с акантодами. В ордовике и силуре встречаются чешуи, напоминающие чешую хрящевых, и ряд авторов относит эти таксоны к данному классу. Но достоверные находки представителей этого класса известны с раннего девона, когда найдены обызвествленный неврокраний и зубы, а начиная со среднего девона — уже более полные скелеты.

ПОДКЛАСС ELASMOBRANCHII. ПЛАСТИНЧАТОЖАБЕРНЫЕ

Состав. Девять отрядов — Cladoselachiformes (Кладоселяхиды), Symmoriiformes (Симморииды), Xenacanthiformes (Ксенакантиды), Desmiodontiformes (Десмиодонтиды), Coronodontiformes (Коронодонтиды), Eugeneodontiformes (Евгенеодонтиды), Orodontiformes (Ородонтиды), Petalodontiformes (Петалодонтиды), Squatinactiformes (Скватинактиды) и одна когорта Euselachii (Эвселяхии).

Возраст. Ранний девон — современность.

Особенности строения (рис. 29–33). Череп амфистилический или чаще гиостилический. Жаберный аппарат находится между неврокранием и скелетом плечевого пояса. Жаберные дуги разделены промежутками. Жаберные полости открываются самостоятельно на внешней поверхности, до семи жаберных щелей с каждой стороны тела. Жаберные лепестки крепятся по всей длине дуги. Брызгальце расположено между челюстной и подъязычной дугами. Нёбноквадратные хрящи подвижно соединены с неврокранием и никогда не сливаются с ним. Челюсти с постоянным зубозамещением. Зубы располагаются в ростовых (поперек челюстей) и функциональных (вдоль челюстей) рядах. В зубах четко обособлены коронка и основание. Выделяют четыре типа коронки: диплодонтный — центральная вершина зна-

Рис. 30. Симморииды (А–Д) и ксенакантиды (Е–Ж).

А, Б — *Cobelodus* (карбон — р. пермь): А — скелет грудного плавника, вид сбоку; Б — скелет. В — *Symmorium* (п. девон — пермь), реконструкция. Г — *Stethacanthus* (п. девон — р. пермь), реконструкция. Д — *Falcatus* (р. карбон), реконструкция скелета. Е, Ж — *Orthacanthus* (п. карбон — пермь): Е — скелет грудного плавника, вид сбоку; Ж — фрагмент плавникового шипа. З — *Xenacanthus* (п. карбон — пермь), череп. И — *Diplodoselache* (р. карбон), скелет. К — *Expleuracanthus* (п. карбон — р. пермь), скелет (А, Б — Zangerl, Case, 1976; В — Mapes, Hansen, 1984; Г — Coates, Sequeira, 2001, с изменениями; Д — Lund, 1985; Е — Schneider, Zajic, 1994; Ж — Fritsch, 1889; З, К — Schaeffer, Williams, 1977; И — Dick, 1981).

чительно меньше боковых, фебодонтный — главные вершины почти равны, кладодонтный — центральная вершина значительно выше боковых, пирамидальный (ородонтный) — коронка единая, вершины слабо обособлены или не обособлены. На основании зуба могут находиться элементы сочленения зубов в ростовом ряду в виде бугорков или пластинчатых отростков. Скапулокоракоид находится на некотором расстоянии от невро-кrania. Скелет грудных плавников аксиального типа (скелетные элементы ориентированы по оси).

Отряд Cladoselachiformes. Кладоселяхиды

Общая характеристика. Прimitивные хищные акулы средних размеров и крупные. Длина веретеновидного тела достигает двух метров.

Состав. Одно семейство, два рода.

Возраст. Поздний девон.

Особенности строения (рис. 29, А). Рот имеет терминальное положение. Крупные орбиты с тремя рядами склеротических пластинок. Неврокраний короткий с длинными посторбитальными отростками. Череп амфистилический, не́бноквадратный хрящ плотно соединен с неврокранием, меккелев хрящ тонкий. Мандибулярное соединение двойное. Зубы небольшие, кладодонтного типа. Гетеродонтность в челюстях не обнаружена. Пять пар жаберных дуг и щелей. Парные плавники устроены примитивно и содержат многочисленные нечленистые радиалии, которые прикрепляются непосредственно к скапулокоракоиду или к короткому метаптеригию. В передней части грудного плавника радиалии широкие, в задней могут ветвиться на дистальных концах. В краевых частях плавников развиты цератотрихии. Два небольших спинных плавника с короткими шипами, не покрытыми энамелоидом. Анальный плавник отсутствует. Хвостовой плавник внутри гетероцеркальный, усиленный в верхней лопасти рядом радиалий в виде широких хрящевых пластинок, а снаружи он почти гомоцеркальный. У самцов не развиты птеригоподии. Тело в основном голое, дентикли встречены вокруг глаз и вдоль краев плавников.

Отряд Symmoriiformes. Симморииды

Общая характеристика. Хищные морские акулы, чаще крупные, реже средних размеров, с вытянутым телом. Четко выражен половой диморфизм. Длина тела до трех метров.

Состав. Три семейства, 10 родов.

Возраст. Средний девон — поздняя пермь.

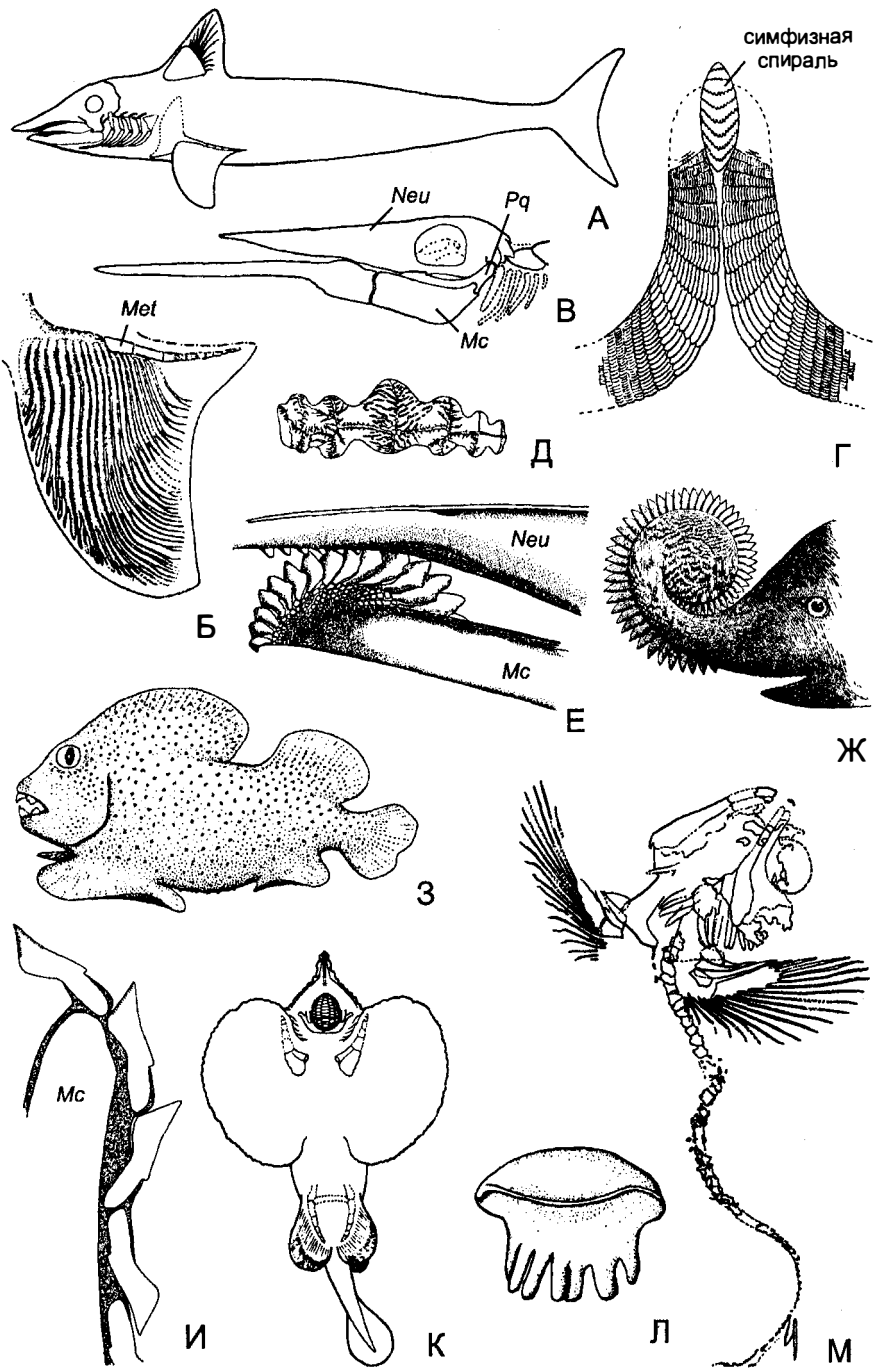
Особенности строения (рис. 30, А–Д). Рот имеет терминальное или несколько вентральное положение. Ростр обычно короткий. Неврокраний короткий, с большими орбитами, его посторбитальные отростки направлены вниз и поддерживают небноквадратный хрящ. Зубы с кладодонтной короной, лингвально направленным основанием, несущим элементы сочленения зубов в ряду. Гетеродонтность в челюстях почти не выражена. У стетакантид самцы имеют крупный дорсальный шип, который несет щеткоподобный комплекс дентиклей и расположен за неврокранием и над поясом грудных плавников. Этот комплекс может нависать над головой (*Falcatus*, *Damocles*) или смещен назад (*Stethacanthus*, *Orestiacanthus*). При этом дорсальная поверхность головы покрыта рядами таких же дентиклей. Скапулокорактоид несет крупную дорсальную лопасть скапулы и обособленную поверхность для сочленения метаптеригия. Радиалии парных плавников разделены на проксимальные и дистальные части. Грудной плавник с длинной метаптеригиальной осью, значительно выступающей за плавник в виде тонкого стержня. Ось состоит из крупного базального элемента в проксимальной части, образованного слиянием мелких базальных и осевых элементов. Брюшные плавники с овальным хрящом пояса без выраженных отростков, не содержат осевых элементов; у самцов метаптеригии преобразованы в птеригоподии. Спинной плавник один, без плавникового шипа, расположен над брюшными плавниками, в задней его части находится треугольный базальный элемент. Анального плавника нет. Хвостовой плавник гетероцеркальный, но внешне гомоцеркальный с длинными лопастями. Радиалии дорсальной лопасти простые, не сливаются, межрадиальные элементы присутствуют только в вентральной лопасти. Обызвествленные ребра отсутствуют. Мелкие обызвествленные кольца расположены вдоль каналов боковой линии. Тело в основном голое, дентикли могут находиться у каналов боковой линии и на голове и дорсальном комплексе у стетакантид.

Отряд Xenacanthiformes. Ксенакантиды

Общая характеристика. Хищные акулы средних размеров и крупные с веретеновидной формой тела. Вероятно, были как морские, так и пресноводные представители. Длина тела достигала 2,5 метров.

Состав. Два семейства, 14 родов.

Возраст. Поздний девон — поздний триас.



Особенности строения (рис. 30, Е–К). Орбиты небольшие, ростр не выражен. Череп амфистилический. Зубы диплодонтоного типа, часто с боковой режущей кромкой на вершинах и хорошо развитыми бугорками сочленения на основании. Скапулоко-ракоид узкий, с выступающей поверхностью прикрепления метаптеригия. Центральная ось метаптеригия сегментирована у парных плавников. Грудные плавники или унисериальные у примитивных представителей, или бисериальные с редуцированными дومتаптеригиальными радиалиями — у поздних форм. Брюшные плавники всегда унисериальные. Спинной плавник один, удлинённый. Он обособлен, доходит до конца брюшных плавников и несет шип спереди у ранних ксенакантид (*Diplodoselache*). У поздних представителей (*Xenacanthidae*) плавник начинается над грудным и доходит до хвостового, отделяясь от него узкой вырезкой, при этом шип прикрепляется к затылочной части нев록rania или к скелету пояса грудного плавника. Шипы несут два ряда дентиклей на задней поверхности. Хвостовой плавник гетероцеркальный, у поздних форм вторично дифицеркальный за счет значительного удлинения хордальной лопасти и обособления гипохордальной лопасти в так называемый второй анальный плавник. При этом радиалии в верхней лопасти симметрично расположены над и под хордой. Ребра хорошо развиты. Самцы имеют длинные птеригоподии. Чешуи, если присутствуют, лепидомориевого типа.

Отряд *Eugeneodontiformes*. Евгенеодонтиды

Общая характеристика. Морские специализированные хрящевые рыбы, различные по размерам и разнообразные по строе-

Рис. 31. Евгенеодонтиды (А–Ж), петалодонтиды (З–Л) и скватинактиды (М).

А, В — *Fadenia* (п. карбон — пермь): А — реконструкция скелета; В — скелет грудного плавника, вид сбоку. В — *Ornithoprion* (п. карбон), череп, вид сбоку. Г — *Agassizodus* (карбон), нижняя челюсть, вид сверху. Д — *Campodus* (карбон — пермь), зуб, окклюзарный вид. Е — *Sarcoprion* (п. пермь), реконструкция передней части головы, вид сбоку. Ж — *Helicoprion* (р. пермь), реконструкция головы. З — *Belantsea* (р. карбон), реконструкция. И — *Petalodus* (карбон), поперечное сечение зубного ряда. К — *Janassa* (карбон — пермь), реконструкция, вид снизу. Л — *Polyrhizodus* (карбон), зуб, лабиальный вид. М — *Squatinactis* (р. карбон), скелет (А — Zangerl, 1981; В — Bendix-Almgreen, 1976; В — Zangerl, 1966; Г — Moy-Thomas, 1939; Д, Ж — Обручев, 1953; Е — Nielsen, 1952; З — Lund, 1989; И — Zangerl et al., 1993; К — Schaumberg, 1979; Л — Lund, 1983; М — Lund, Zangerl, 1974).

нию зубной системы и типам питания, но в основном склерофаги. Длина тела у таксонов с сохранившимся скелетом до 1,5 м.

Состав. Четыре семейства, 23 рода.

Возраст. Средний карбон — ранний триас.

Особенности строения (рис. 31, А–Ж). Хорошо развит длинный ростр. Узкий, сжатый латерально неврокраний с вытянутой анторбитальной и короткой отико-окципитальной частями. Нёбноквадратный хрящ небольшой и самостоятельный, или срастается с неврокранием, или редуцирован, при этом верхнечелюстные зубы находятся на нижней поверхности неврокrania. Меккелев хрящ длинный и узкий. Как правило, верхняя челюсть выступает над нижней, но встречаются формы с длинным ростральным хрящом в нижней челюсти (*Ornithoprion*). В челюстях наблюдается значительная гетеродонтность. Нижняя челюсть в симфизной части несет ряд крупных, часто остроконечных зубов, расположенных на дугообразном основании или образующих сложную спираль (*Helicoprion*), которая входила в симфизное углубление верхней челюсти. Многочисленные боковые ряды состоят из мелких, вытянутых, многовершинных зубов с коронкой давящего типа. Зубы сложены тубулярным дентином или остеодентином, покрытым паллиальным ортодентином и энамелоидом. Скапулокоракоид узкий, с парой дополнительных передне-брюшных хрящевых элементов. Грудные плавники с многочисленными длинными радиалиями, в основном несегментированными, но иногда разделенными на короткую проксимальную и длинную дистальную части. Радиалии крепились к скапулокоракоиду или к короткому метаптеригию, свободная часть которого выступает сзади плавника. Спинальный плавник единственный, находится над грудными плавниками, без шипа, но с крупным базальным элементом в основании. Брюшные и анальный плавники отсутствуют. Хвостовой плавник внешне гомоцеркальный. Невральные и гемальные элементы верхней лопасти хвостового плавника сливаются в крупные пластинки. Базалии нижней лопасти могут срастаться в пластинку. Чешуи в виде отдельных одонтодов или их комплексов.

Отряд *Petalodontiformes*. Петалодонтиды

Общая характеристика. Специализированные морские хрящевые — склерофаги, с укороченным, иногда скатопоподобным телом.

Состав. Два семейства, около 20 родов.

Возраст. Ранний карбон — поздняя пермь.

Особенности строения (рис. 31, З–Л). Рот имеет венгральное положение. Жаберные дуги находятся позади невротокралия. В челюстях заметна гетеродонтность, может быть развита симфизная серия. Зубы лабио-лингвально уплощены. Коронка сплошная, иногда зазубрена, с режущим краем, встречены формы с давящим типом коронки (*Janassa*). Основание направлено базально или базо-лингвально. Зубы состоят из остеодинтина с покровным слоем ортодинтина. Грудные и два спинных плавника широкие и округлые, первые с сегментированной осью и могут быть ориентированы в горизонтальной плоскости. Анального плавника нет. У самцов имеются небольшие птеригоподии. Хвостовой плавник небольшой, с короткой верхней лопастью. Тело покрыто звездчатыми или грибоподобными дентиклями.

Отряд Squatinactiformes. Скватинактиды

Общая характеристика. Специализированные небольшие хрящевые со скатопоподобным телом.

Состав. Одно семейство, один род.

Возраст. Ранний карбон.

Особенности строения (рис. 31, М). Уплощенная форма тела, большая голова. Рот расположен терминально. Грудные плавники крупные, с простыми, несегментированными многочисленными радиалиями и крупным базальным элементом, к которому присоединены некоторые радиалии. Проптеригий и мезоптеригий слиты. Короткий хвостовой плавник с задним шипом. Брюшные, дорсальные и анальный плавники отсутствуют. Зубы кладодонтные, с двойным рядом вершин в коронке. На теле имеется небольшое количество лепидомориевых чешуй.

Когорта Euselachii. Эвселяхии

Состав. Два отряда — Stenacanthida (Ктенакантиды) и Hybodontida (Гибодонтиды), и подкогорта — Neoselachii (Неоселяхии).

Отряд Stenacanthida. Ктенакантиды

Общая характеристика. Наиболее примитивные эвселяхии средних размеров, вероятно, в основном хищники. Длина тела достигала одного метра.

Состав. Три семейства, около 15 родов.

Возраст. Средний девон — поздняя пермь.

Особенности строения (рис. 32, А–Г). Неврокраний с широким отико-окципитальным отделом. Зубы или кладодонтного типа, или с пирамидальной коронкой. Грудной плавник унисериальный, с хорошо выраженной метаптеригиальной сегментированной осью, небольшими про- и мезоптеригиями, осевые элементы могут сливаться. Передний спинной плавник поддерживается базалией и немногочисленными радиалиями, которые могут отсутствовать, в заднем спинном плавнике к крупной базалии прикрепляются многочисленные радиалии. Два спинных плавника с шипами и базальными крупными пластинками. Первый плавник меньше по размеру и не содержит радиалии. Плавниковые шипы с орнаментированной внешней поверхностью и вогнутой задней, иногда несущие дентикли, дистальный конец шипа покрыт слоем ортодентина. Хвостовой плавник с внешне симметричными лопастями, с неслившимися элементами в нижней лопасти, а верхняя лопасть без радиалий. Присутствует небольшой анальный плавник. Ребра необызвествлялись. Чешуйный покров состоит из растущих чешуй “ктенакантного” типа. Радиалии парных плавников и вентральной лопасти хвостового плавника расположены двумя поперечными рядами.

Отряд *Hybodontida*. Гибодонтиды

Общая характеристика. Акулы, разнообразные по типу питания, преимущественно хищники, но встречались и склерофаги. Кроме морских были и пресноводные представители. Произошли, вероятно, от ранних ктенакантов.

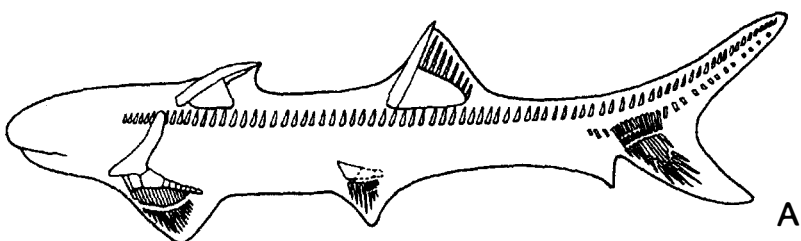
Состав. Пять семейств, около 20 родов.

Возраст. Поздний девон — поздний мел.

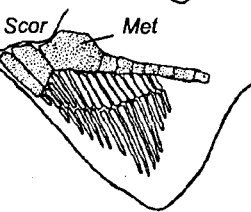
Особенности строения (рис. 32, Д–М). Ростр слабо развит.

Рис. 32. Ктенакантиды (А–Г) и гибодонтиды (Д–М).

А–В — *Ctenacanthus* (карбон): А — скелет; В — скелет грудного плавника, вид сбоку; В — поперечное сечение плавникового шипа. Г — *Sphenacanthus* (карбон), зуб, лингвальный вид. Д — *Onychoselache* (р. карбон), реконструкция скелета. Е, Ж, И, Л, М — *Hybodus* (юра — мел): Е — скелет грудного плавника, вид сбоку; Ж — поперечное сечение плавникового шипа; И — зуб, лабиальный вид; Л — череп, вид сбоку; М — реконструкция. З — *Asteracanthus* (юра), головной шип. К — *Lissodus* (триас — мел), зуб, лабиальный вид (А — Moy-Thomas, 1936; В, Е, Л — Schaeffer, Williams, 1977; В, Ж — Maisey, 1975; Г — Soler-Gijon, 1997; Д — Dick, Maisey, 1980; З, М — Maisey, 1982; И — Maisey, 1983; К — Duffin, 1985).



А



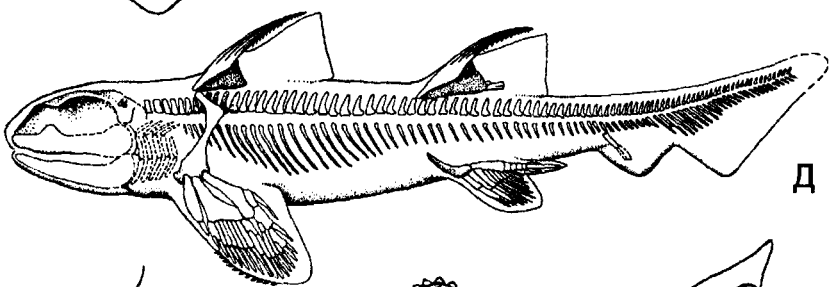
Б



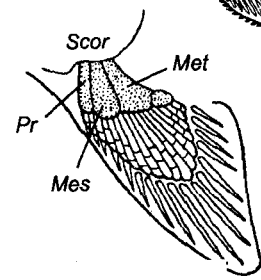
В



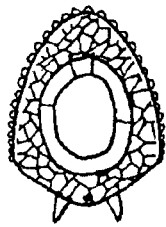
Г



Д



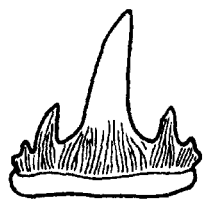
Е



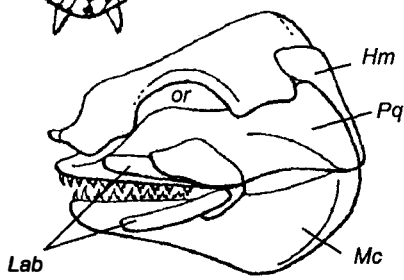
Ж



З



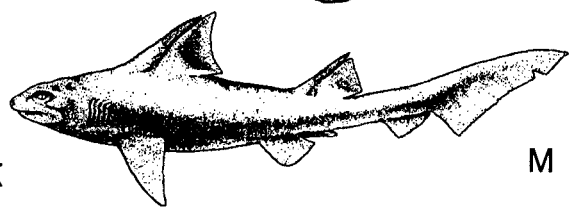
И



Л



К



М

Нёбноквадратный хрящ без массивной верхней лопасти, отсутствует его сочленение с посторбитальным отростком неврокrania, но развито их соединение в этмоидном отделе. На голове могли находиться две пары головных шипов. Зубы с кладодонтной или сплошной пирамидальной короной и с основанием без элементов сочленения в ряду. Грудные плавники с тремя хорошо развитыми, почти равными по величине базальными элементами: про-, мезо- и метаптеригий. Радиалии состоят из проксимальных и дистальных частей. У древних форм (*Tristychius*) метаптеригиальная ось может быть длинной, с частично бисериальным расположением радиалий. Брюшные плавники унисериальные, у самцов длинные птеригоподии. Дистальная часть парных плавников с цератотрихиями. Два спинных плавника близки по размеру, с крупными шипами в передней части и с небольшими базальными пластинками в основании. Радиалии присутствуют только во втором плавнике. Шипы округлые в сечении, с двумя рядами дентиклей на задней поверхности, дистальная часть шипа значительно выступает за плавниковую складку. Хвостовой плавник гетероцеркальный, анальный — маленький. Ребра хорошо развиты. Туловище покрыто чешуями как растущего, так и нерастущего типов.

Подкогорта *Neoselachii*. Неоселяхии

Состав. Четыре надотряда — *Squalomorphii* (Скваломорфы), *Squatinomorphii* (Скватиноморфы), *Galeomorphii* (Галеоморфы) и *Batomorphii* (Батоморфы, или Скаты), и один отряд *Synechodontiformes* (Синеходонтиды), не относящийся ни к одному надотряду. Последние, возможно, были предками более поздних групп. В некоторых работах предложено разделить неоселяхий на два надотряда — *Galea* и *Squalea*.

Возраст. Ранняя пермь — современность.

Особенности строения (рис. 33). Череп амфи- или гиостилический. Губные хрящи присутствуют у многих представителей. Ротр, как правило, хорошо развит, может выступать за неврокраний, и рот имеет чаще вентральное положение. На неврокрании пара затылочных мышцелков. Отсутствует посторбитальное соединение нёбноквадратного хряща и неврокrania. Зубы и чешуи как минимум с одним слоем волокнистого энамелоида. Тела позвонков хорошо развиты, частично или полностью обызвестляются. Левая и правая половины поясов парных плавников сливаются вентрально по средней линии. Грудные плавники с тремя базальными элементами, вытянуты в каудальном на-

правлении. Метаптеригий не сегментирован, короткий, не образует заметной оси. Радиалии уменьшены, а в дистальной части плавников развиты цератотрихии. Только самые передние радиалии достигают свободного края плавника у большинства форм, кроме скатов. Брюшные плавники с длинным базальным элементом — базиптеригием. Два спинных плавника часто имеют базальные пластинки, у некоторых — гладкие плавниковые шипы с покрывающим ортодентиновым слоем. Чешуя простая плакоидная.

Отряд *Synechodontiformes*. Синеходонтиды

Общая характеристика. Акулы средних размеров, с удлинённым телом.

Состав. Два семейства, четыре рода.

Возраст. Ранняя пермь — палеоцен.

Особенности строения (рис. 33, Д, Е). Рот имеет субтерминальное положение. Череп амфистилический. Челюсти длинные, раскрывающиеся широко. Зубы кладодонтного типа или в коронке вершины почти не выражены, кроме центральной; основание зубов незначительно лингвально направлено. Брюшные плавники крупные, лишь немного меньше грудных. Два спинных плавника с небольшими шипами, верхняя часть которых покрыта энамеллоидом. Анальный плавник сравнительно крупный, хвостовой — узкий, гетероцеркальный. Тела позвонков хорошо развиты.

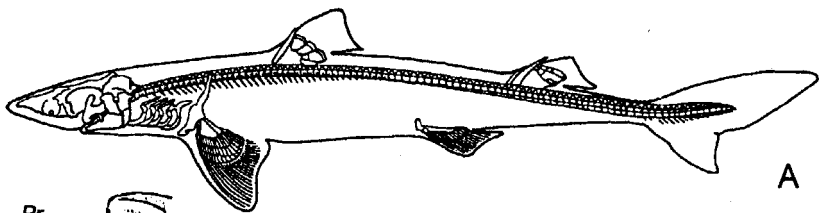
Надотряд *Squalomorpha*. Скваломорфы

Общая характеристика. Акулы, разнообразные по форме тела и типу питания. Длина тела до восьми метров.

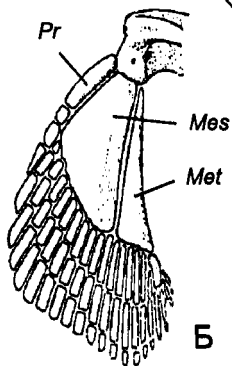
Состав. Три отряда — *Hexanchiformes* (Многожаберникообразные), *Squaliformes* (Катранообразные), *Pristiophoriformes* (Пилоносообразные). Восемь семейств, около 30 родов, из которых большинство современные.

Возраст. Ранняя юра — современность.

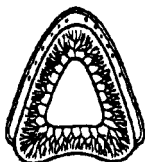
Особенности строения (рис. 33, А–В, И). Ростр широкий, без отростков, но с прецеребральной полостью, часто ложковидный, у пристифорид — очень длинный, с остроконечными дентиклями по боковым краям. Неврокраний с длинной отикальной областью, без лобной и теменной фонтанелей. Соединение нёбноквадратного хряща и неврокrania палатобазальное. Как правило, утрачено посторбитальное соединение нёбноквадратного хряща



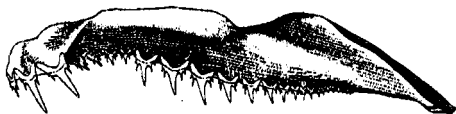
A



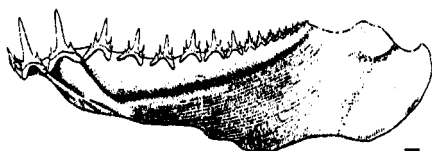
Б



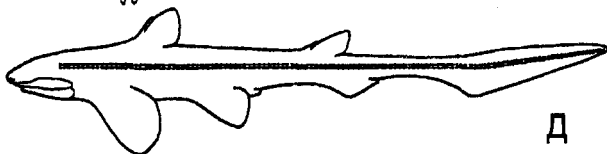
В



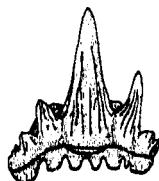
Г



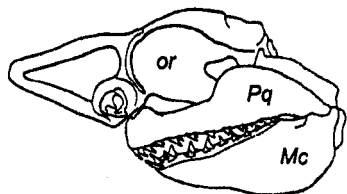
Д



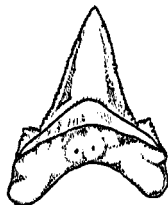
Е



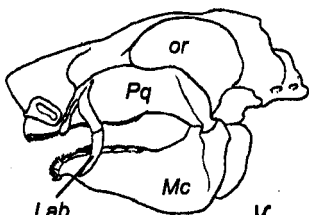
Ж



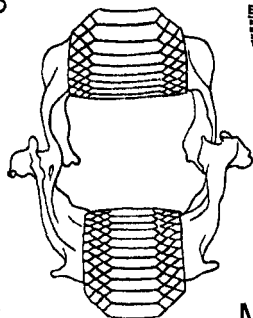
И



К



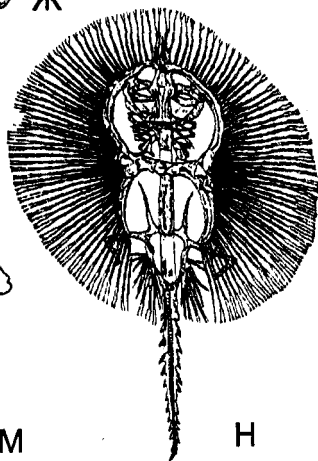
М



Н



О



П

и неврокrania. Брызгальце обычно крупное. Жаберных щелей до семи. Ряды зубов обособлены друг от друга, гетеродонтность выражена в разной степени. Зубы очень разнообразны, коронка может быть фебодонтного типа или асимметричная, лабио-базально уплощенная, или коническая, островершинная. Тела позвонков могут быть частично обызвествлены. Спинных плавников у большинства два, у гексанхид — один. Плавниковые шипы присутствуют у сквалид. Проптеригий грудных плавников может не контактировать с радиалией. Радиалии во всех плавниках короткие, незначительно сегментированы. Анальный плавник в основном отсутствует, есть только у гексанхид.

Надотряд *Squatinomorphii*. Скватиноморфы

Общая характеристика. Скатопоподобные придонные морские акулы. Размеры до 1,5 м.

Состав. Один отряд *Squatiniformes* (Скватинообразные), одно семейство, один род.

Возраст. Поздняя юра — современность.

Особенности строения (рис. 33, Л). Тело уплощено в дорсо-вентральном направлении. Рот большой, имеет терминальное положение. Глаза и брызгальца находятся на дорсальной стороне, жаберные щели расположены вентро-латерально. Синаркуалия рудиментарна. Зубы с одной остроконечной вершиной в коронке. Грудные и брюшные плавники широкие, ориентированы латерально, но не сросшиеся с головой. Базальные элементы грудных плавников короткие, самый широкий из трех — мезоптеригий. Радиалии многосегментные. Передние треугольные лопасти грудного плавника заходят вперед за жаберные щели. В небольших спинных плавниках имеются базальный элемент и несколько коротких радиалий. Хвостовой плавник гипоцеркальный,

Рис. 33. Скваломорфы (А–В, И), галеоморфы (Г, Ж, К), синеходонтиды (Д, Е), скватиноморфы (Л) и батоморфы (З, М, Н).

А–В — *Squalus* (совр.): А — скелет; В — скелет грудного плавника, вид сверху; В — поперечное сечение плавникового шипа. Г — *Odontaspis* (совр.), верхняя и нижняя челюсти, вид сбоку. Д, Е — *Palaeospinax* (юра): Д — реконструкция; Е — зуб, лабиальный вид. Ж — *Otodus* (палеоген), зуб, лингвальный вид. З — *Burnhamia* (эоцен), зуб, лингвальный вид. И — *Heptranchias* (совр.), череп, вид сбоку. К — *Heterodontus* (совр.), череп, вид сбоку. Л — *Squatina* (совр.), внешний вид. М — *Myliobatis* (совр.), челюсти, вид ротовой полости. Н — *Spathobatis* (п. юра), скелет (А, В, Д — Schaeffer, Williams, 1977; Б — Jarvik, 1965; Г — Leriche, 1905; Е — Duffin, 1987; Ж — Железко, Козлов, 1999; З, М — Nolf, 1988; И, К — Daniel, 1934; Н — Кэрролл, 1992).

нижняя лопасть незначительно больше верхней. Тело покрыто мелкими плакоидными чешуями.

Надотряд *Galeomorphii*. Галеоморфы

Общая характеристика. Активно плавающие акулы. Разнообразны по типу питания, но доминируют в надотряде хищные представители. Длина тела до 20 м.

Состав. Четыре отряда — *Heterodontiformes* (Разнозубообразные), *Orectolobiformes* (Воббегонгообразные), *Lamniformes* (Ламнообразные), *Carcharhiniformes* (Кархаринообразные); 18–20 семейств, около 70 родов, большинство из них современные.

Возраст. Ранняя юра — современность.

Особенности строения (рис. 33, Г, Ж, К). Череп в основном гиостилический. Роstralная часть у большинства хорошо развита, с боковыми отростками, у гетеродонтид роstr редуцирован. Неврокраний с короткой отикальной частью и редуцированными посторбитальными отростками. У ламноидных акул отсутствуют губные хрящи. Гетеродонтность значительная. Зубы в соседних рядах, как правило, не контактируют друг с другом. Они разнообразны, чаще с хорошо выраженными вершинами и высокой центральной, реже — с коронкой давящего типа (*Heterodontidae*). Тела позвонков полностью обызвествляются. Про- и мезоптеригий грудных плавников могут сливаться, у некоторых форм метаптеригий удлинены наподобие короткой оси. Радиалии существенно сегментированы во всех плавниках, часто достигают свободного края. Спинных плавников два, у большинства — с многочисленными базалиями, без шипов и базальной пластинки, только гетеродонтиды имеют небольшие плавниковые шипы. Анальный плавник присутствует во всех группах. Хвостовой плавник гетероцеркальный, часто с расширенной верхней лопастью.

Надотряд *Batomorphii*. Батоморфы (Скаты)

Общая характеристика. Рыбы с уплощенной формой тела, большинство представителей — придонные всеядные, встречаются склерофаги и хищники. Могут иметь электрические органы. Размеры до 7 м.

Состав. Три отряда — *Rajiformes* (Скатообразные), *Torpediniformes* (Электрические скаты) и *Myllobatiformes* (или *Dasyatiformes*, Хвостоколообразные); 16–18 семейств, более 50 родов. Иногда выделяют пять отрядов — кроме упомянутых выше

Pristiformes (Пилорылообразные) и Rhinobatiformes (Рохлеобразные).

Возраст. Ранняя юра — современность.

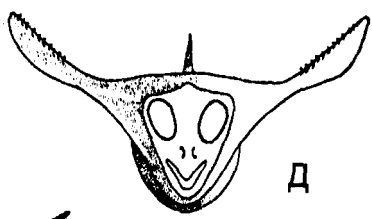
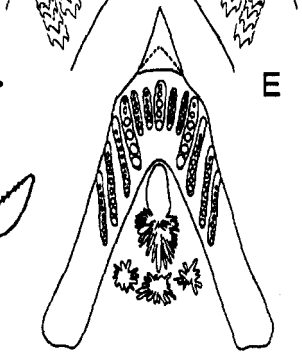
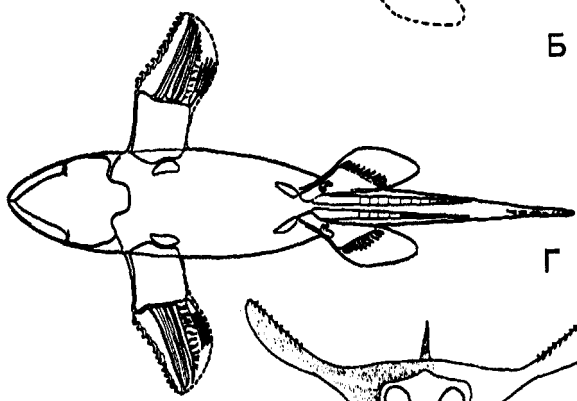
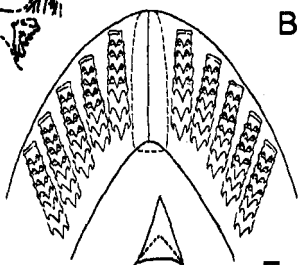
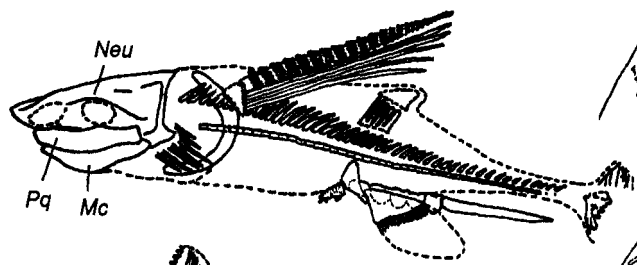
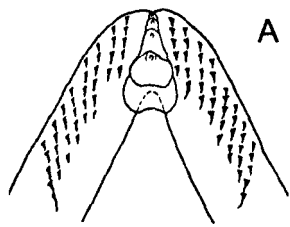
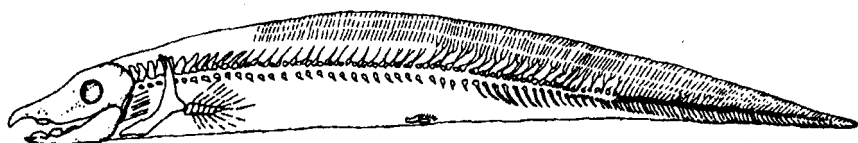
Особенности строения (рис. 33, З, М, Н). Тело уплощенное дорсо-вентрально, широкое. Ростр хорошо развит. Рот и жаберные щели находятся на брюшной стороне, глаза и брызгальца — на спинной. Присутствует предглазничный хрящ на носовой капсуле. Нёбноквадратный хрящ без орбитального отростка, отсутствует соединение его и неврокrania в орбитальной области. Челюстную подвеску образует только большая гиомандибула, присоединяющаяся к неврокранию в области ушной капсулы, а с другой стороны — к челюстному суставу. Церагоиалии утрачивают связь с гиомандибулой, но поддерживают челюстную дугу и несут многочисленные гиоидные лучи. Зубы в основном давящего типа, плотно прилегают друг к другу, образуя паркетную структуру в челюстях; коронка уплощенная, реже остроконечная. Синаркуалия длинная и массивная. Пояс грудных плавников соединен с позвоночником. Грудной плавник значительно увеличен, сливается с головой над жаберными щелями и туловищем. Длинный проптеригий вытянут вперед и часто контактирует с преорбитальной областью неврокrania. Радиалии многочисленные и сегментированные, веером расходятся от направленных вперед про- и мезоптеригия и направленного назад метаптеригия. Анальный плавник, а часто и лопасти хвостового отсутствуют. Намечается тенденция к редукции спинных плавников. Тело голое или покрыто шиповидными чешуями.

ПОДКЛАСС SUBTERBRANCHIALIA. СУБТЕРБРАНХИАЛИИ

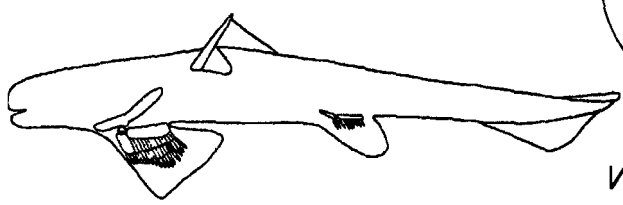
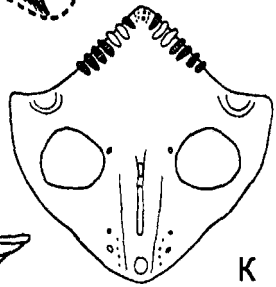
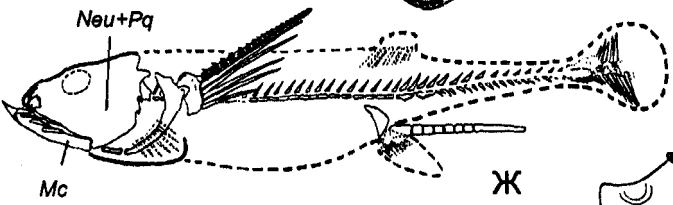
Состав. Один надотряд Holocerphali (Цельноголовые), а также три самостоятельных отряда вне надотрядной принадлежности — Iniopterygiformes (Иниоптеригии), Chondrenchelyiformes (Хондренхелиды) и Polysentoriformes (Полисенториды).

Возраст. Поздний девон — современность.

Особенности строения (рис. 34, 35). Крупная голова. Нёбноквадратный хрящ у большинства сливается с неврокранием (голостилический тип). Единственная пара наружных жаберных отверстий, но под каждой складкой расположены четыре жаберные щели с каждой стороны тела. Жаберные дуги собраны в небольшом пространстве позади неврокrania и впереди пояса грудных плавников. Брызгальце отсутствует. Зубы состо-



3



И

ят из тубулярного дентина, без эмалеподобного вещества, часто образуют зубные пластинки. Пояс грудных плавников находится непосредственно за неврокранием. Грудные плавники с крупной передней радиалией. В парных плавниках радиалии короткие. Анальный плавник, как правило, отсутствует. Кожа голая или покрыта дентиклями, реже пластинками.

Отряд *Iniopterygiformes*. Иниоптеригии

Общая характеристика. Небольшие необычные химероподобные рыбы с коротким телом и крупной головой.

Состав. Два семейства, пять родов.

Возраст. Средний — поздний карбон.

Особенности строения (рис. 34, Б–Ж). Рот терминально расположен и иногда окружен звездчатыми пластинками. Неврокраний короткий. У некоторых форм нёбноквадратный хрящ может быть самостоятельным, в других случаях он сливается с неврокранием. Зубная система состоит или из мелких зубов и симфизной спирали, или из рядов слившихся зубов, заполняющих все челюсти. В полости рта могут находиться дополнительные звездчатые пластинки, образованные из слившихся дентиклей. Дорсальная поверхность головы иногда покрыта полигональными дентиклями. Имеется подвижное соединение вентрального отростка скапулокоракоида с жаберными дугами. Синаркуалия отсутствует. Крупные грудные плавники имеют почти дорсальное положение, высоко соединены со скапулокоракоидом; в их основании большой прямоугольный базальный элемент, к которому крепятся ряды радиалий. Первая радиалия грудного плавника у самцов несет острые крючковидные дентикли. Брюшной плавник с одним крупным базиптеригиальным элементом и короткими радиалиями. Спинной плавник маленький, без шипа, с единым базальным элементом. Церато-

Рис. 34. Хондренхелиды (А), иниоптеригии (Б–З) и хелодонтиды (И, К).

А — *Harpagofututor* (р. карбон), реконструкция скелета самки. Б, Е — *Promexyele* (ср. — п. карбон): Б — реконструкция скелета самца, вид сбоку; Е — нижняя челюсть, вид сверху. В–Д — *Iniopteryx* (ср. — п. карбон): В — нижняя челюсть, вид сверху; Г — реконструкция скелета самца, вид снизу; Д — реконструкция, вид спереди. Ж, З — *Sibyryhynchus* (ср. — п. карбон): Ж — реконструкция скелета самца, вид сбоку; З — нижняя челюсть, вид сверху. И, К — *Helodus* (р. карбон): И — реконструкция скелета; К — череп, вид снизу (А — Lund, 1982; Б — Stahl, 1980; В–З — Zangerl, Case, 1973; И — Patterson, 1965; К — Moy-Thomas, 1936 и Stahl, 1999, с изменениями).

трихии развиты в дистальной части плавников. У самцов птеригоподии сегментированы. Хвостовой плавник небольшой, округлый, дифицеркальный.

Отряд Chondrenchelyiformes. Хондренхелиды

Общая характеристика. Небольшие хрящевые рыбы с удлиненной формой туловища.

Состав. Одно семейство, три рода.

Возраст. Ранний — поздний карбон.

Особенности строения (рис. 34, А). Череп голостилический, как у большинства представителей этого подкласса, а скелет туловища напоминает поздних ксенакантид. В верхней челюсти до четырех пар зубных пластинок, в нижней — до трех, передняя пара из небольших пластинок, имеются непарные симфизные пластинки. Две половины пояса грудных плавников не срастаются по средней линии. Парные плавники небольшие. Грудные плавники бисериального типа с короткими радиалиями. Длинный спинной плавник сливается с хвостовым без перерыва, последний дифицеркальный. Анальный плавник отсутствует. Позвоночник состоит из сегментированных аркуалий. Чешуи плакоидные.

Надотряд Holocerphali. Цельноголовые

Состав. Три отряда — Helodontiformes (Хелодонтиды), Bradyodontiformes (Брадиодонты) и Chimaeriformes (Химерообразные).

Возраст. Поздний девон — современность.

Особенности строения (рис. 34, И, К; 35). Череп типично голостилический. В челюстях зубы давящего типа или зубные пластинки, расположенные по краям. Наблюдается тенденция к редукции количества зубов и зубных пластинок. Передние позвонки сливаются в крупную синаркуалию. Хорда может быть окружена обызвествленными кольцами, настоящие позвонки не развиты. Грудной плавник без метаптеригиальной оси, дибазальный, имеет стандартное вентро-латеральное положение. Брюшной плавник содержит одну базалию. У самцов имеются крупные птеригоподии. Может быть два спинных плавника, первый с хорошо развитым шипом, который подвижно крепится к синаркуалии. Хвостовой плавник дифицеркальный или гетероцеркальный. Каналы боковой линии окружены мелкими обызвествленными кольцами.

Отряд Helodontiformes. Хелодонтиды

Общая характеристика. Вероятно, морские хрящевые рыбы — склерофаги, средних размеров с удлинённым телом.

Состав. Одно семейство, пять родов.

Возраст. Поздний девон — поздний карбон. Ранняя пермь (?).

Особенности строения (рис. 34, И, К). Зубная система состоит из многочисленных зубов с давящей коронкой, зубные ряды расположены поперек продольной оси челюстей. Пояс грудных плавников без срастания по средней линии. В грудном плавнике несегментированные короткие радиалии расположены между двумя базальными элементами. Единственный спинной плавник с небольшим шипом. Хвостовой плавник гетероцеркальный. Тело покрыто плакоидной чешуей.

Отряд Bradyodontiformes. Брадиодонты

Общая характеристика. Специализированная группа морских склерофагов средних размеров и крупных.

Состав. От трех до шести семейств, более 20 родов.

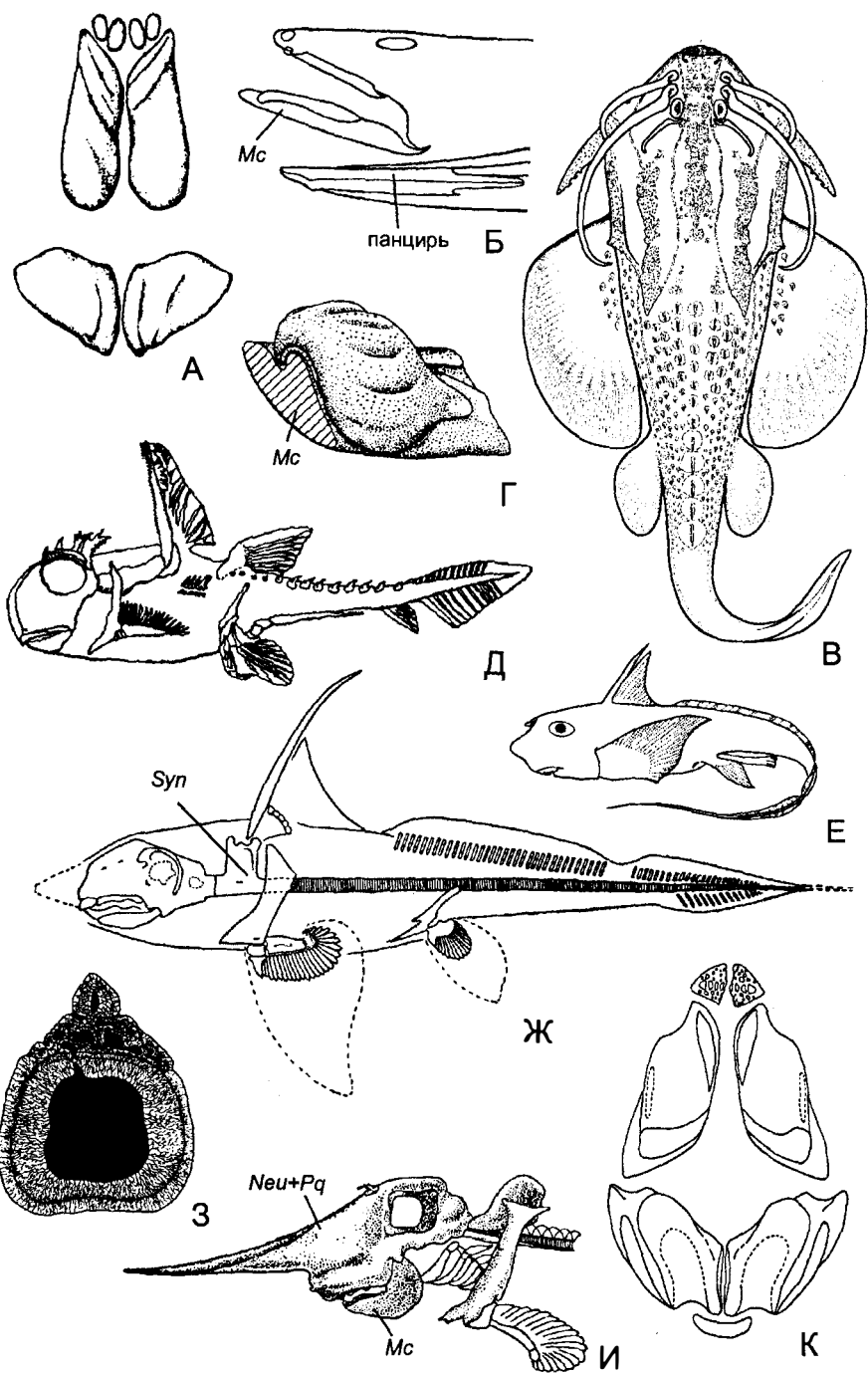
Возраст. Поздний девон — поздняя пермь.

Особенности строения (рис. 35, А–Г). Зубная система представлена медленно растущими непарными симфизными и парными зубными пластинками. У различных групп их число в челюстях меняется: от одной до четырех пар в каждой челюсти. В основном зубные пластинки сложены тубулярным дентином в коронке, которая может быть плоской или выпуклой. У менаспид тело в передней части покрыто многочисленными пластинками разных размеров, которые образуют панцирь, похожий на панцирь плакодерм. На остальной части их тела расположены чешуи, от просто устроенных плакоидных до сложных комплексных элементов. У этой группы брадиодонтов имеются шипы на заднем крае черепа и челюстях. Широкий грудной плавник ориентирован в горизонтальной плоскости.

Замечания. Современные авторы часто разделяют этот отряд на четыре самостоятельных — Cochliodontiformes, Psammodontiformes, Copodontiformes и Menaspiformes.

Отряд Chimaeriformes. Химерообразные

Общая характеристика. Своеобразная группа морских субтербранхиалий. Склерофаги. Длина тела от 6 см до 2 м.



Состав. Четыре семейства, около 20 родов, из них пять современных.

Возраст. Ранний карбон — современность.

Особенности строения (рис. 35, Д–К). Туловище короткое, резко сужается за брюшными плавниками. Орбиты крупные, может быть развит ростр. Этмоидный отдел короткий и высокий. Развита ростральная и лабиальная хрящи. В верхней челюсти одна–три пары зубных пластинок, в нижней — одна, иногда с непарной симфизной. Отсутствует зубозамещение. Зубные пластинки расположены на краях челюстей и состоят из остеодентина, в который погружены триторы из тубулярного дентина. Нижнечелюстной сустав находится под передним краем орбиты. Синаркуалия крупная, с подвижным приращением плавникового шипа. Парные плавники с мясистым основанием. Радиалии грудных плавников короткие, несегментированные, у большинства представителей расположены между двумя базальными элементами, один из которых может отсутствовать у древних форм. Брюшной плавник с одной базалией. Спинных плавников два, в основании каждого, как правило, находится одна базалия, ее может не быть во втором широком плавнике. К ней присоединяются многочисленные радиалии. Хвост удлинённый, часто с бичевидным окончанием, хвостовой плавник гетероцеркальный. У самцов на голове присутствует удерживающий класпер — тентакулюм, прикрепленный к неврокранию. Чешуи образуют сплошной покров или расположены только вдоль каналов боковой линии.

Рис. 35. Брадиодонты (А–Г) и химерообразные (Д–К).

А — *Deltoptychius* (р. карбон), челюсти, вид ротовой полости. Б, В — *Menaspis* (п. пермь): Б — реконструкция передней части тела, вид сбоку; В — реконструкция, вид сверху. Г — зубная пластинка кохлиодонтида. Д — *Echinochimaera* (р. карбон), реконструкция скелета. Е, З — *Chimaera* (совр.): Е — внешний вид; З — поперечное сечение плавникового шипа. Ж — *Ischyodus* (п. юра), реконструкция скелета. И — *Acanthorhina* (р. юра), передняя часть скелета. К — *Halonodon* (р. юра), челюсти, вид ротовой полости (А — Patterson, 1965; Б, В — Bendix-Almgreen, 1971; Г — Patterson, 1992; Д — Lund, 1986; Е — Билер, 1983; Ж — Heimberg, 1949; З — Duffin, Reynders, 1995; И — Fraas, 1910, с изменениями; К — Duffin, 1984).

КЛАСС OSTEICHTHYES. КОСТНЫЕ РЫБЫ

Общая характеристика. Костные рыбы — самый многочисленный и широко распространенный класс рыб. В современной фауне их более 25 тысяч видов. Форма тела и хвоста крайне разнообразна и находится в зависимости от образа жизни и характера локомоции. Пищевая специализация варьирует в широких пределах, имеются разнообразные животнойдные и растительноядные формы. Ротовое отверстие расположено вентрально или терминально. Характерно наличие пяти жаберных щелей, прикрытых общей жаберной крышкой. У большинства костных рыб под жаберной крышкой лежит объемистая оперкулярная полость, выполняющая функцию насоса (оперкулярное дыхание) и освобождающая ротоглоточную полость от участия в дыхательных движениях. У многих форм имеются специальные гидростатические (повышающие плавучесть) органы: плавательный пузырь — непарный полый вырост дорсальной стенки пищевода, легкие — парные вентральные выросты в задней части глотки. У ряда видов они используются как органы воздушного дыхания. У кладистий и лопастеперых рыб есть легочный круг кровообращения. Артериальный конус в сердце претерпевает редукцию и функционально замещается расширением брюшной аорты — луковицей аорты. Спиральный клапан кишки в линии костистых рыб исчезает. Оплодотворение у большинства форм наружное, яйца обычно мелкие, без плотных оболочек. У видов с внутренним оплодотворением копулятивным органом может служить вырост анального плавника. Костные рыбы населяют всевозможные морские и пресные водоемы, в том числе пересыхающие.

Состав. Два подкласса — Actinopterygii (Лучеперые рыбы) и Sarcopterygii (Лопастеперые рыбы).

Возраст. Силур, лудлов — современность.

Особенности строения. Внутренний скелет хрящевой или костный, в наружном скелете всегда присутствуют окостенения. Хорда заходит в отверстие задней стенки черепа, достигая гипофизарной ямки. Череп гиостилический или автостилический. Эндокраний состоит из двух блоков (неподвижных у лучеперых рыб, подвижных у лопастеперых), между которыми имеется поперечная вентральная щель. В крыше черепа несколько блоков костей, подвижно соединенных друг с другом. Номенклатура

костей крыши зависит от подхода к их гомологизации (см. замечания). Обычно присутствуют медиально расположенные парные носовые (*nasale*), лобные (*frontale*) и теменные (*parietale*) кости. По бокам от них и в роstralной части черепа расположены более мелкие костные элементы. Заднюю часть черепа покрывают экстраскапулярные кости (*extrascapulare*). В щечной области имеются мелкие кости около орбит и более крупные чешуйчатая (*squamosum*), скуловая (*jugale*), квадратноскуловая (*quadratojugale*) и предкрышечная (*praeoperculum*) кости. В челюстях основное озубление несут в верхней челюсти: предчелюстная (*prae-maxillare*) и верхнечелюстная (*maxillare*) кости, а в нижней — зубная кость (*dentale*). Зубы различного строения, характерно постоянное зубозамещение. Внутри нижней челюсти (с лингвальной стороны) присутствуют предсочленовная (*praearticular*) и венечная (*coronoideum*) кости. Заднюю часть нижней челюсти слагают угловая (*angulare*) и надугловая (*suprangulare*) кости. Челюстное сочленение выполняют эндоскелетные кости: квадратная (*quadratum*) и сочленовная (*articulare*). Нёбо покрыто дермальными костями: парными нёбными (*palatinum*), наружными (*ectopterygoideum*) и внутренними (*entopterygoideum*) крыловидными костями, парным или непарным сошником (*vomer*) и непарным парасфеноидом (*parasphenoideum*). Жаберные щели закрыты крышечными костями (*operculum* и *suboperculum*) и костными бранхиостегальными лучами (*branchiostegalia*), а с вентральной стороны — гулярными костями (*gularia*). В полости внутреннего уха находятся минерализованные отолиты, форма которых является важным таксономическим признаком. Дермальные кости пояса грудных плавников представлены клейтрумом (*cleithrum*), ключицей (*clavicula*), межключицей (*interclavicula*), несколькими костями (*supracleithrum*, *posttemporale*), связывающими клейтрум и череп. В плавниках развиты костные лучи — лепидотрихии. Пояс брюшных плавников относительно слабо развит и обычно не имеет связи с осевым скелетом. Сенсорные каналы (органов боковой линии) открываются на поверхности костей порами, реже небольшими бороздами. Туловищный покров состоит из налегающих друг на друга чешуй. Они могут быть ромбоидного (ромбовидные), циклоидного (округлые) и ктеноидного (с зубчиками по наружному краю) типов.

Замечания. Существует два подхода к гомологизации дермальных костей крыши черепа костных рыб. Одни авторы, в основном палеоихтиологи, предлагают называть лобными парные кости, окружающие пинеальное отверстие, а теменными — расположенную

за ней пару костей. Другие, сопоставляя крышу черепа костных рыб и тетрапод и используя номенклатуру, разработанную для последних, относят переднюю из указанных пар к теменным, а заднюю — к заднетеменным. В данном издании для рыб принят первый вариант, для тетрапод — второй; переходные формы (отряд *Elpistostegalia*) сочетают оба варианта (см. рис. 45, В).

ПОДКЛАСС АСТИНОПТЕРЫГИИ. ЛУЧЕПЕРЫЕ РЫБЫ

Состав (табл. 6). Два инфракласса — *Cladistia* (Кладистии) и *Actinopteri* (Актиноптеры). Ранее актиноптеригий подразделяли на пять надотрядов: *Palaeonisci*, *Chondrostei*, *Polypteri*, *Holostei* и *Teleostei*. В современной систематике *Holostei* не используются, а *Polypteri* выделены в самостоятельный инфракласс *Cladistia*.

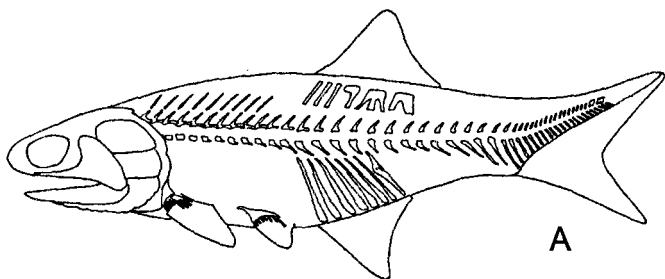
Возраст. Силур, лудлов — современность.

Таблица 6. Филогения костных рыб

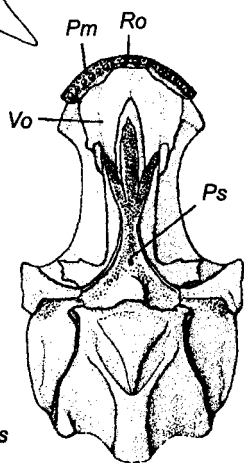
Геологический возраст													Таксон
Pz				Mz						Kz			
S	D	C	P	T			J				K		
				1	2	3	1	2	3	1	2		
													Cheirolepidida
													Palaeonisciformes
													Chondrostei
													Lepisosteiformes
													Pycnodontiformes
													Semionotiformes
													Amiiformes
													Teleostei
													Cladistia
													Sarcopterygii

Рис. 36. Строение скелета костных рыб (на примере палеонисков).

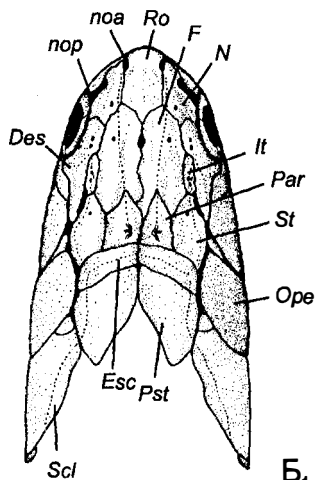
А, В — *Mimia* (п. девон): А — скелет, В — нижняя челюсть, вид с внутренней стороны. Б — *Howqualepis* (п. девон — р. карбон), череп: Б₁ — вид сверху, Б₂ — вид снизу, Б₃ — вид со стороны нёба, Б₄ — вид сбоку, Б₅ — вид спереди (А, В — Gardiner, 1984; Б — Long, 1988).



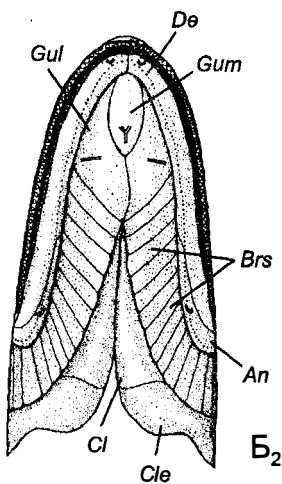
A



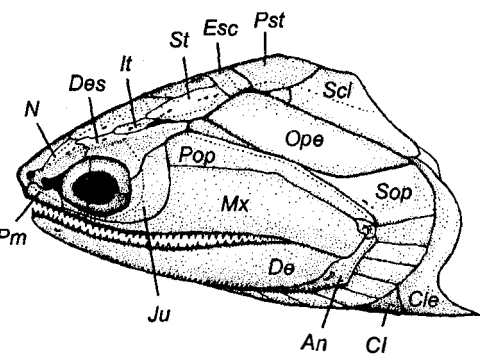
B₃



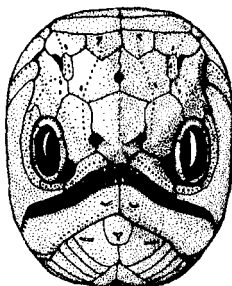
B₁



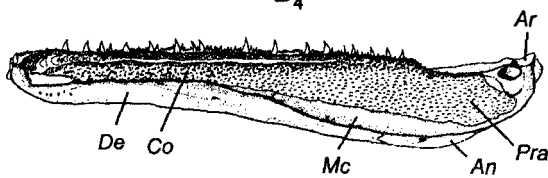
B₂



B₄



B₅



B

Особенности строения (рис. 36; 39, А, Б). Череп гиостилический, с многочисленными дермальными костями, у продвинутых форм развита амфистилия. Две пары внешних носовых отверстий (передние и задние), находящихся близко друг от друга в вырезке на носовой кости. Орбиты большие, имеют переднебоковое положение. Склеротических пластинок обычно не более четырех. Мозговая коробка с вентральной щелью, маркирующей два неподвижных блока. В передней части черепа часто крупная роstralная кость (rostrale). Длинные верхнечелюстная и зубная кости в основном формируют челюсти. Крышечная кость крупная, branхиостегальные лучи многочисленные, присутствует до трех гулярных костей. Аддукторная полость небольшая у ранних форм и крупная у поздних. Зубы могут быть с акродиновой вершиной. Имеется три крупных отолита. Первично один спинной плавник, но вторично могут возникать еще два. Спинной и анальный плавники обычно крупные, часто значительно больше грудных и брюшных. Парные плавники без осевых элементов, как у саркоптеригий, не покрыты чешуей. Брюшной плавник близко расположен к грудному. Пояс брюшного плавника редуцирован. Тонкое основание хвостового плавника, который может быть гетероцеркальным, дифицеркальным или гоцеркальным. Лепидотрихии плавников могут быть членистые, на концах с цератотрихиями. Фулькры развиты на переднем крае плавников, отсутствуют только у костистых рыб. Чешуя у древних форм ромбическая, ганоидная, у продвинутых — костная циклоидная или ктеноидная.

Инфракласс Cladistia. Кладистии

Отряд Polypteriformes. Многоперообразные

Общая характеристика. Рыбы с угревидным телом. Обитатели пресных тропических водоемов. Современные многоперы питаются беспозвоночными и мелкой рыбой. Имеется своеобразное «легкое», открывающееся в кишечник с брюшной стороны и участвующее в воздушном дыхании. Длина тела до 1,2 м.

Состав. Одно семейство, пять родов (из них три ископаемые).

Возраст. Поздний мел — современность.

Особенности строения (рис. 37, Л–Н). Череп уплощенный. Орбиты приближены к верхней челюсти; щечные кости сливаются с верхнечелюстными под орбитой. Крупная предкрышечная кость контактирует с верхней челюстью. Нижняя челюсть имеет предсочленовную кость, но отсутствует надугловая. Зубы с акродиновой вершиной. Грудной плавник с мясистым основа-

нием, имеет уникальный внутренний скелет, состоящий из двух расходящихся, тонких базальных элементов: верхний прикрепляется к самостоятельной лопатке, а нижний — к коракоиду. Между базалиями находится хрящевая пластинка; от этого базального комплекса веером расходятся многочисленные радиалии. Крупная дистальная лопасть плавника состоит из лепидотрихий. Брюшной плавник с четырьмя радиалиями, соединен с небольшим окостенением пояса; может вторично утрачиваться. Анальный плавник небольшой, число радиалий меньше, чем число лепидотрихий. Спинной плавник состоит из многочисленных отдельных плавничков, каждый из которых с одним крупным шипом и мягкими лучами. Хвостовой плавник почти симметричный, верхняя лопасть без коньковых чешуй. Осевой скелет костный, имеются верхние и нижние ребра. Чешуя толстая, ганоидная.

Инфракласс Actinopteri. Актиноптеры

Состав. Два надотдела — Chondrostei (Хрящекостные) и Neopterygii (Неоптеригии), а также отряды Cheirolepida (Хейролепиды) и Palaeonisciformes (Палеониски), не относящиеся к упомянутым надотделам.

Возраст. Силур, лудлов — современность.

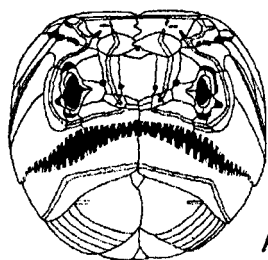
Отряд Cheirolepida. Хейролепиды

Общая характеристика. Мелкие и средние морские примитивные актиноптеригии с веретенновидным телом. Вероятно, хищники. Длина тела до полуметра.

Состав. Одно семейство, два рода.

Возраст. Силур (?). Ранний — поздний девон.

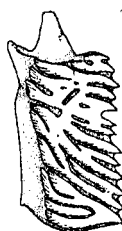
Особенности строения (рис. 37, А, Б). Череп со стандартным для ранних актиноптеригий набором костей. Орбиты большие. В передней части черепа мозаика из мелких рostrальных костей. Пинеальное отверстие расположено на непарной задней рostrальной кости, спереди от лобных. Между скуловой и предкрышечной нет дополнительных костей. Две экстраскапулярные кости. Крышечная и подкрышечная сравнительно небольшие, между предкрышечной и крышечной костями появляется дополнительное окостенение. Боковые гулярные кости крупные. Парасфеноид узкий, без отростков. В нижней челюсти ряд небольших венечных костей. Зубы без акродина. Грудной плавник с широким основанием. Гетероцеркальный хвостовой плав-



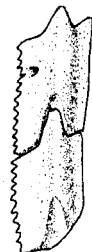
A



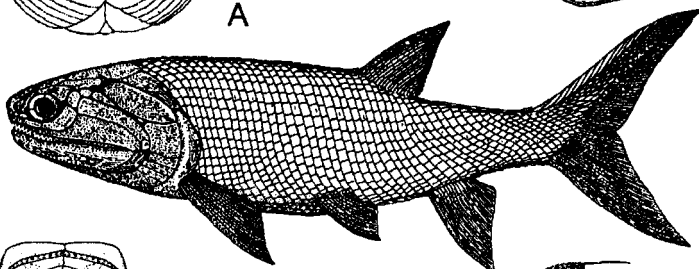
Б



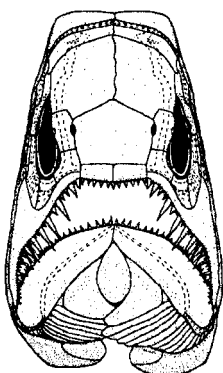
В



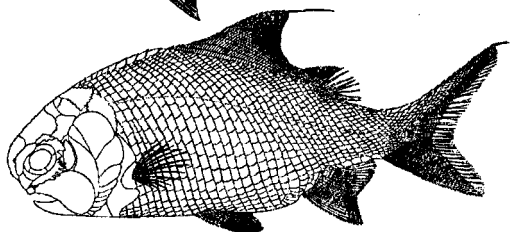
Г



Д



Е



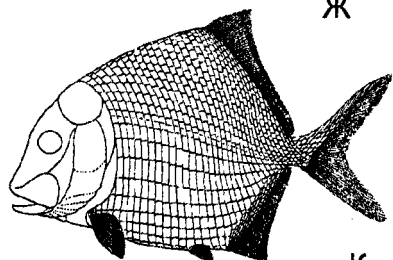
Ж



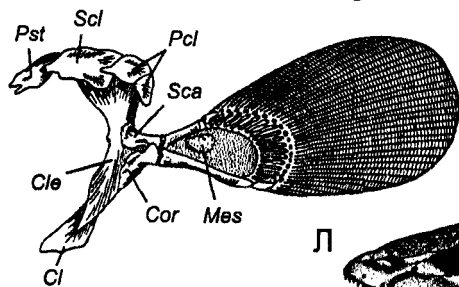
З



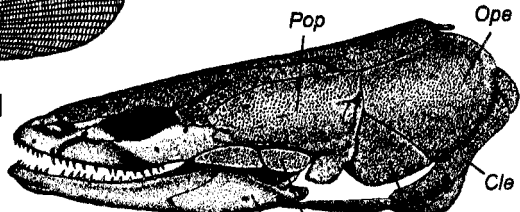
И



К



Л



М



Н

ник с фулькрами на переднем крае. Спинной, анальный и парные плавники длинные, треугольной формы. Чешуйный покров состоит из мелких, слабо налегающих чешуй, напоминающих акантодовые, с ганоиновой кроной, развитой шейкой и выпуклым основанием.

Отряд Palaeonisciformes. Палеониски

Общая характеристика. Примитивные лучеперые рыбы, преимущественно небольших и средних размеров, с телом разнообразной формы — от удлинённо-веретеновидного до высокого округлого. Хищники или всеядные. Вероятно, могли быть стайными. Изначально обитали в морских бассейнах, но с карбона достоверно известны пресноводные представители. Длина тела могла достигать двух метров.

Состав. Около 20 семейств и 150 родов. Систематика отряда дискуссионна.

Возраст. Ранний девон — ранний мел.

Особенности строения (рис. 36; 37, В–К). Череп с хорошо развитыми покровными костями. Орбиты и рот большие. Склеротических пластинок четыре. Эндокраний окостеневал в виде сплошной коробки. Дермальные кости покрыты ганоином. Крупная зубная кость занимает большую часть боковой поверхности черепа, неподвижно объединена с предкрышечной костью и нёбноквадратным хрящом в единый комплекс, которого нет у более продвинутых лучеперых. В крыше черепа отсутствуют чешуйчатая и заднеглазничная кости. Палатоквадратум прикрепляется к эндокранию в двух местах: этмоидном и базиптеригоидном. Крупная гиомандибула помещается вдоль заднего края нёбноквадратного хряща. Предкрышечная кость занимает почти горизонтальное по-

Рис. 37. Хейролепиды (А, Б), палеониски (В–К) и кладистии (Л–Н).

А, Б — *Cheirolepis* (ср. девон): А — череп, вид спереди; Б — чешуя, вид с наружной стороны. В, Г — *Moythomasia* (п. девон), чешуя: В — вид с наружной стороны; Г — вид с внутренней стороны. Д — *Mansfielddiscus* (р. карбон), реконструкция. Е — *Elonichthys* (р. пермь), череп, вид спереди. Ж — *Aesopichthys* (р. карбон), реконструкция. З — *Kazanichthys* (п. пермь), зуб, внешний вид. И — *Amblypterina* (п. пермь), зуб, внешний вид. К — *Platysomus* (п. пермь), реконструкция. Л–Н — *Polypterus* (совр.): Л — грудной пояс и плавник; М — череп, вид сбоку; Н — реконструкция (А — Pearson, 1982; Б — Pearson, Westoll, 1979; В, Г — Gardiner, 1984; Д — Long, 1988; Е — Schindler, 1993; Ж — Poplin, Lund, 2002; З, И — Esin, 1997; К — Берг и др., 1964; Л — Наумов, 1973; М — Bjerring, 1985; Н — Ромер, Парсонс, 1992).

ложение. Отсутствует интероперкулярная кость. Бранхиостегальные лучи связаны с челюстной дугой, а не с гиоидной. Развит небольшой симплектикум, соединяющий дорсальную и вентральную части гиоидной дуги. Небольшое спиракулярное отверстие. Движение нёба за счет черепно-гиоидного соединения. Зубы с акродином на вершине. Гетероцеркальный хвостовой плавник с чешуей в эпихордальной лопасти. Спинной плавник один, редко может появиться вторичный второй, меньших размеров. Парные и анальный плавники треугольной формы. Все плавники обычно с парными фулькрами на переднем крае, укрепляющими его. Число радиалей в непарных плавниках обычно меньше числа лепидотрихий. Осевой скелет состоял из невральных и гемальных дуг. Тела позвонков и ребра, как правило, не окостеневали, в отличие от высших лучеперых. Хорда сохраняется. Чешуя ромбическая, ганоидная, может отсутствовать на боковых частях тела, но всегда имеется на верхней лопасти хвостового плавника. В плотном чешуйном покрове хорошо выделяются боковые и коньковые чешуи. Боковая чешуя с дорсальным отростком, который входит в выемку верхней чешуи в вертикальном ряду.

Надотдел Chondrostei. Хрящекостные

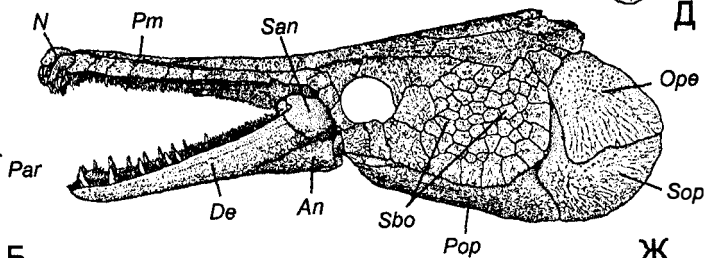
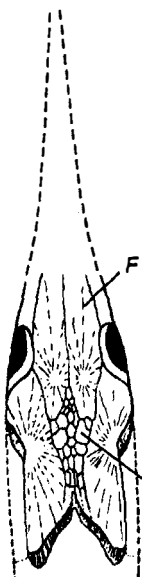
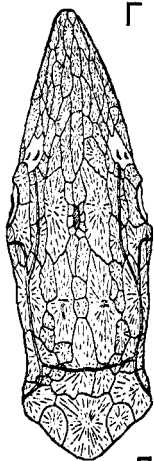
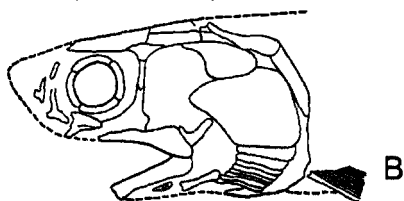
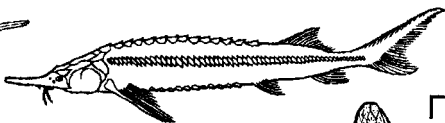
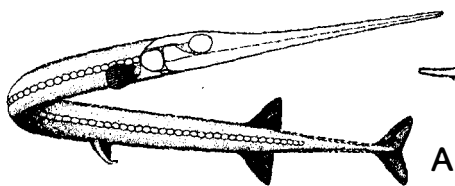
Состав. Два отряда — Saurichthyiformes (Заурихтииды) и Acipenseriformes (Осетрообразные).

Возраст. Ранний триас — современность.

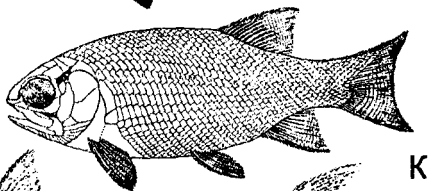
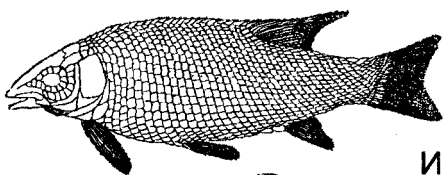
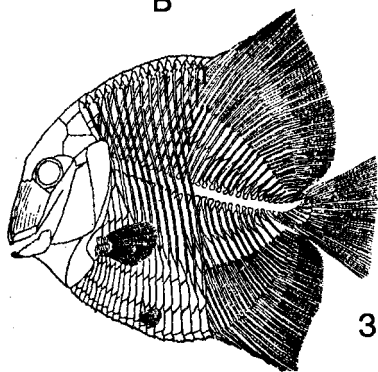
Особенности строения (рис. 38, А–Д). Эндохондральные окостенения слабо развиты или отсутствуют. В черепе не полностью развиты дермальные окостенения, особенно в рostrальной части. Предчелюстная и верхнечелюстная редуцированы. Нёбно-квадратные хрящи контактируют по средней линии черепа. Оперкулярная серия костей значительно уменьшена, или некоторые могут отсутствовать, подкрышечная обычно доминирует.

Рис. 38. Заурихтииды (А, Б), осетрообразные (В–Д), панцирные щуки (Е, Ж), пикнодонтиды (З) и семионтиды (И–Л).

А, Б — *Saurichthys* (р. триас): А — реконструкция; Б — череп, вид сверху. В — *Chondrosteus* (р. юра), череп и пояс грудного плавника, вид сбоку. Г, Д — *Acipenser* (совр.): Г — внешний вид; Д — череп, вид сверху. Е, Ж — *Lepisosteus* (совр.): Е — внешний вид; Ж — череп, вид сбоку. З — *Gyronechus* (п. юра), скелет. И — *Lepidotes* (п. юра), реконструкция. К — *Parasemionotus* (р. триас), реконструкция. Л — *Caturus* (п. юра), скелет (А — Turner, 1982; Б — Яковлев, 1977; В — Watson, 1925; Г — Вилер, 1983; Д — Обручев, Казанцева, 1964; Е — Ромер, Парсонс, 1992; Ж — Grande, Bemis, 1998; З, И — Берг, Обручев, 1964; К — Schaeffer, 1965; Л — Schaeffer, 1956).



Б



Достаточно крупные межгиальный хрящ и симплектикум в челюстной подвеске. Последний соединен спереди с верхней и нижней челюстями и сзади с гиомандибулой и гиоидом; квадратум не развит. Парасфеноид протягивается далеко назад. Есть брызгальце. Все плавники, кроме хвостового, сравнительно небольшие, спинной смещен назад. Хвостовой плавник гетероцеркальный или иногда дифицеркальный. Радиалий в плавниках меньше, чем членистых лучей. Чешуйный покров редуцирован до нескольких рядов крупных чешуй, называемых жучками, и конькового ряда в основании хвостового плавника или может отсутствовать.

Отряд Saurichthyiformes. Заурихтииды

Общая характеристика. Рыбы с сильно удлинённым телом и с вытянутым, заостренным рылом. Известен половой диморфизм. Хищники, возможно засадчики. Как морские, так, вероятно, и пресноводные. Длина до 1,8 м.

Состав. Одно семейство, пять родов.

Возраст. Ранний триас — ранняя юра.

Особенности строения (рис. 38, А, Б). Череп с небольшим количеством дермальных костей, очень длинной и узкой передней частью, задним положением орбит. В крыше черепа крупные фронтальные и дермоптеротикальные кости, между ними мозаика из мелких, в том числе теменных, костей. Верхнечелюстная и предкрышечная кости палеонискоидного типа. В оперкулярной части только одна крышечная кость. Хвостовой плавник дифицеркальный. Спинной и анальный плавники расположены близко к хвостовому и на одном уровне. Тела позвонков и ребра иногда окостеневали. Чешуйный покров частично редуцирован, сохраняются четыре продольных ряда крупных ганойдных чешуй.

Отряд Acipenseriformes. Осетрообразные

Общая характеристика. Хондростеи с удлинённым телом и длинной роstralной частью черепа. Хищники и фильтраторы. Рот имеет нижнее положение, с хемосенсорными околоротовыми усиками. Развиты электрорецепторные органы. Кишечник со спиральным клапаном. Среди представителей отряда известны морские, пресноводные, проходные и полупроходные формы. Длина тела достигает девяти метров.

Состав. Три семейства (из них одно ископаемое), 12 родов.

Возраст. Поздний триас — современность.

Особенности строения (рис. 38, В–Д). Крыша черепа может быть представлена мозаикой из мелких костей (Acipenseridae) или частично редуцирована, особенно в передней части (Chondrosteidae), иногда могут присутствовать крупные фонтанели (Polyodontidae). Хорошо развит роstr. Орбиты маленькие. Предчелюстные кости отсутствуют, предкрышечные — иногда тоже. Крышечные кости развиты у ранних форм, у поздних — редуцируются. Челюсти небольшие, без зубов или с очень мелкими зубами. Нёбноквадратный хрящ не сочленяется с черепом. Симплектикум сравнительно большой. Хорда сохраняется, тела позвонков не развиты. В плавниках число лучей больше, чем поддерживающих их элементов. Радиалии спинного и анального плавников остаются хрящевыми. Хвостовой плавник гетероцеркальный, с ганоидными чешуями в верхней лопасти. Тело голое или с пятью продольными рядами ромбических жучек.

Надотдел Neopterygii. Неоптеригии

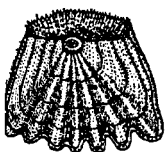
Состав. Четыре примитивных отряда — Lepisosteiformes (Панцирные щуки), Semionotiformes (Семионотиды), Ruspodontiformes (Пикнодонтиды), Amiiformes (Амиеобразные) и один крупнейший инфраотдел Teleostei (Конечнокостные, или Костистые рыбы), включающий множество отрядов продвинутых рыб. В современной систематике перечисленные таксоны принято группировать в два отдела — *Ginglymodi* (Гинглимоды) с единственным отрядом панцирных щук и *Halecostomi* (Халекостомы), объединяющий все остальные группы.

Возраст. Поздний триас — современность.

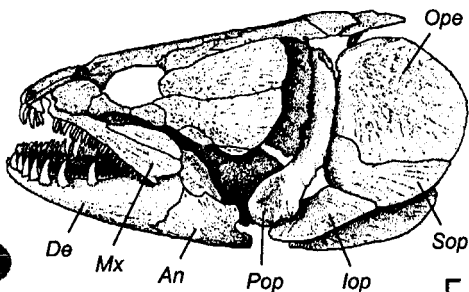
Особенности строения (рис. 38, Е–Л; 39). Череп в основном полностью окостеневает. Верхнечелюстная кость короткая, спереди имеет шарнирное соединение с эндокранием, крепится подвижно относительно предкрышечной. Ее продольная ось располагается вертикально. В челюстной подвеске развит вертикальный суспензорий. Челюстная дуга сочленяется при помощи квадратной кости и симплектикума с гиомандибулой и птеригоидными костями. Челюсти приобретают возможность бокового движения, и увеличивается объем ротовой полости. В щечной области у различных неоптеригий могут возникать дополнительные покровные кости. Присутствует межкрышечная кость, связанная с задним концом нижней челюсти и разделяющая подкрышечную кость с бранхиостегальными лучами. Из гулярных костей сохраняется срединная. Сошник непарный. Ключи-



А



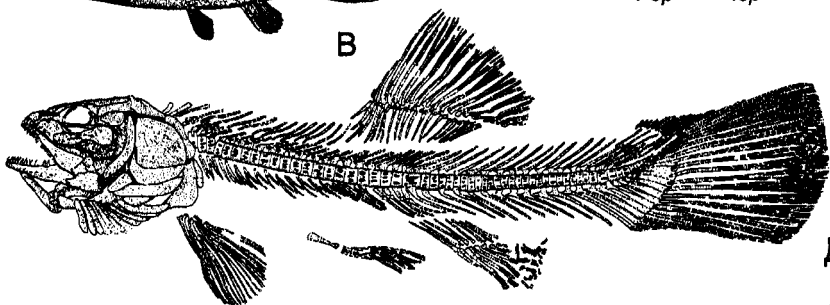
Б



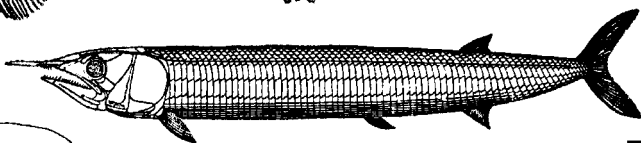
Г



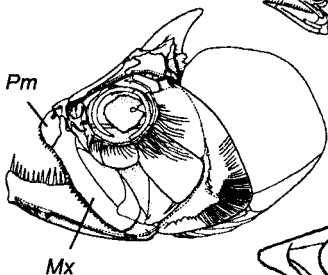
В



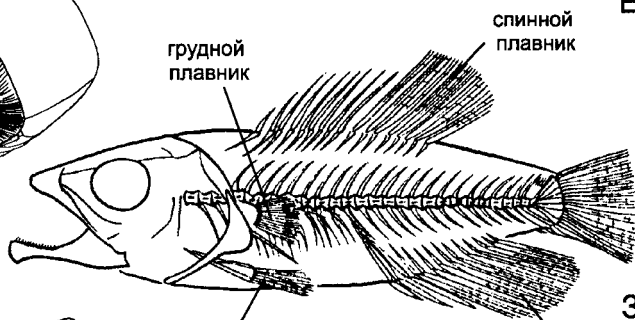
Д



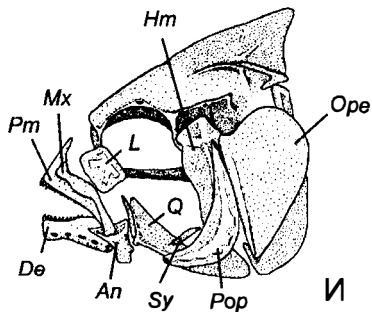
Е



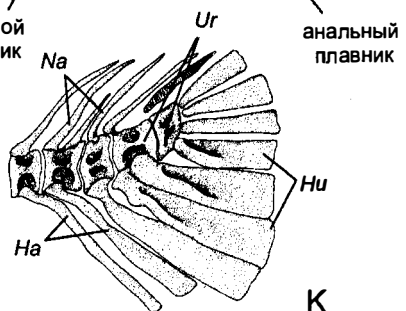
Ж



З



И



К

ца редуцирована. В плавниках число радиалий обычно соответствует числу лепидотрихий, последние членистые, на концах могут крепиться многочисленные цератотрихии. Фулькры развиты на переднем краю только непарных плавников, у телеостей отсутствуют. Хвостовой плавник меняется от гетероцеркального до гомоцеркального, за счет редукции верхней лопасти. У ранних представителей чешуя ганоидная, у поздних она лишена ганоинового слоя.

Замечания. Основные эволюционные тенденции у неоптеригий выражены в исчезновении ганоинового слоя в чешуйном покрове и фулькр в плавниках, появлении цератотрихий в плавниковой складке, приобретении мобильности в соединении челюстей с черепом, развитии гомоцеркального плавника. Облегчение чешуйного покрова обуславливает возможность окостенения внутреннего скелета, а общее изменение веса тела приводит к изменению конфигурации плавников, особенно хвостового.

Отряд *Lepisosteiformes*. Панцирные щуки

Общая характеристика. Крупные рыбы с удлинённым телом, большой головой и широкими плавниками. Хищники-засадчики. Пресноводные, редко морские формы. Длина тела до шести метров.

Состав. Одно семейство, пять родов (один из которых современный).

Возраст. Поздний мел — современность.

Особенности строения (рис. 38, Е, Ж). Череп с сильно вытянутой передней частью. Внешние носовые отверстия расположены на конце длинного рыла. Орбиты небольшие. Зубная кость редуцирована, верхнюю челюсть образует серия мелких слезно-верхнечелюстных костей (*lacrimo-maxillare*). Крупные предчелюстные кости находятся в передней части крыши черепа, за ними большие лобные и теменные. В задней

Рис. 39. Костистые рыбы (А, Б, Е-К) и амиеобразные (В-Д).

А, Б — чешуи костистых рыб: А — циклоидная, Б — ктеноидная. В, Г — *Amia* (совр.): В — внешний вид; Г — череп, вид сбоку. Д — *Amiopsis* (п. юра — п. мел), скелет. Е — *Aspidorhynchus* (п. юра), реконструкция. Ж — *Cladocycilus* (р. мел), череп, вид сбоку. З — *Kiikerishia* (олигоцен), скелет. И — *Mahengechromis* (эоцен), череп, вид сбоку. К — *Joffrichthys* (палеоцен), осевой скелет хвостового плавника (А, Б — Гиляров, 1989; В — Ромер, Парсонс, 1992; Г, Д — Grande, Bemis, 1998; Е — Берг, 1940; Ж — Patterson, Rose, 1977; З — Murray, 2000, с изменениями; И — Сычевская, 1986; К — Guo-Quing, Wilson, 1996).

части черепа шесть экстраскапулярных костей. Щечную область покрывает мозаика многочисленных мелких подглазничных костей неправильной формы, присутствует небольшая квадратноскуловая кость. Предкрышечная кость расположена под этим подглазничным полем. Брызгальца нет. В нёбе имеется парный сошник. Большую часть нижней челюсти занимает крупная зубная кость с угловой и надугловой костями. Челюстной сустав находится под орбитой. Зубы тонкие, острые. Имеются три бранхиостегальных луча, отсутствуют гулярные и межкрышечная кости. В поясе грудных плавников утрачена ключица. Окостеневшие позвонки опистоцельные. Дермальные кости покрыты слоем ганоина. Все плавники с двухрядными фулькрами в основании. Большие спинной и анальный плавники смещены назад. Хвостовой плавник округлый, широкий, гетероцеркальный. Лучи в плавниках многочисленные и несегментированные. Чешуи ромбические ганоидные, с налеганием палеонискового типа.

Отряд Semionotiformes. Семионотиды

Общая характеристика. Пресноводные рыбы средних размеров и крупные. Тело от веретеновидного до высокого. Вероятно, склерофаги.

Состав. Одно семейство, около 20 родов.

Возраст. Поздняя пермь — поздний мел.

Особенности строения (рис. 38, И–Л). Короткая верхнечелюстная кость отделена от крышечных костей, надчелюстная не развита. Орбиты окружены одним рядом мелких костей. Имеется небольшая квадратноскуловая кость. Лобные кости могут быть парными или одна непарная. Присутствует межкрышечная кость, крышечная и подкрышечная кости крупные. Нижняя челюсть короткая. Челюстная подвеска вертикальная. Рот маленький. Сошники парные. Зубы стержневидные. Хорда сохраняется, позвонки окостеневали в виде полуколец или колец, так же как и ребра. Хвостовой плавник гетероцеркальный, с усеченной верхней лопастью. Развита фулькра на всех непарных плавниках. Лепидотрихии немногочисленные, нечленистые, плотные. Чешуи ганоидные, с налеганием палеонискового типа.

Отряд Pucnodontiformes. Пикнодонтиды

Общая характеристика. Морские специализированные рыбы с высоким и латерально уплощенным телом. Склерофаги.

Состав. Три семейства, около 15 родов.

Возраст. Поздний триас — эоцен.

Особенности строения (рис. 38, 3). Рот маленький, скошен вниз. Рыло несколько вытянутое. Большие лобные кости, за ними непарная кость, закрывающая укороченную затылочную часть. Верхнечелюстная кость подвижная, не несет зубов, надчелюстная не развита. Зубы стержневидные, хватательные на предчелюстной и зубной костях и округлые, давящие на сошнике и внутренней части нижней челюсти. Давящие зубы образуют ряды; на сошнике пять продольных рядов, на сплениальной кости они выстроены в серию: один или два внутренних ряда и три или более внешних. Предкрышечная кость из двух окостенений, крышечная — небольшая, субоперкулярная и интероперкулярная кости отсутствуют, имеется один-два бранхиостегальных луча. Тела позвонков не окостеневают, но есть костные ребра, невральные и гемальные дуги. Спинной и анальный плавники крупные, с длинным основанием, грудные и брюшные плавники небольшие. Хвостовой плавник гомоцеркальный, без фулькр. Плавниковые лучи членистые, в дистальной части могут ветвиться. Чешуйный покров часто редуцирован в задней части тела, а в передне-вентральной остаются ряды крупных чешуй, соединенных по палеонисковому типу.

Отряд *Amiiformes*. Амиеобразные

Общая характеристика. Рыбы средних размеров, с вытянутым телом и короткой головой. Пресноводные хищники. Современные формы обитают в водоемах с дефицитом кислорода. Плавательный пузырь используется в качестве дополнительного органа дыхания. Средняя длина тела 40–60 см.

Состав. Одно семейство, 10 родов.

Возраст. Поздняя юра — современность.

Особенности строения (рис. 39, В–Д). Передние носовые отверстия открываются на непарной роstralной кости. В крыше черепа крупные носовые, лобные и теменные кости. Теменные и лобные кости могут быть парными или сливаться в одну. Две или три экстраскапулярные кости. Маленькая предчелюстная кость. Верхнечелюстная и зубная кости длинные. Верхнечелюстная кость подвижная, есть анторбитальная кость (*antorbitale*), несущая зубы. Крупная фонтанель перед узкой предкрышечной костью. В щечной области две пары постинфраорбитальных костей. Присутствуют межкрышечная кость, многочисленные бранхиостегальные лучи. Осевой скелет окостеневал, вклю-

чая позвонки. Спинной плавник может быть очень длинным. Хвостовой плавник укороченный, гетероцеркальный, закругленный, с неспециализированными позвонками и дугами. Чешуя у ранних форм ганоидная (*Sinamia*), у поздних — циклоидная, без ганоина (*Amia*).

Инфраотдел Teleostei. Конечнокостные (Костистые рыбы)

Общая характеристика. Разнообразные рыбы, преобладающие, начиная с палеогена, в составе морских и пресноводных ихтиофаун. Для них характерна очень широкая морфологическая и экологическая дивергенция. К костистым относится около 95% ныне живущих рыб (около 20 тысяч видов). У высших представителей костистых плавательный пузырь теряет связь с пищеводом (его заполнение происходит при помощи газовой железы), нет артериального конуса в сердце (развита луковица аорты), отсутствует спиральный клапан в кишечнике. Большинство костистых — раздельнополые рыбы. Оплодотворение наружное (внутреннее известно у небольшого числа видов), икра обычно многочисленная и мелкая. Размеры тела варьируют в пределах от 1 см до 5 м.

Состав. Четыре отряда примитивных ископаемых телеостей — Pholidophoriformes (Фолидофорообразные), Leptolepiformes (Лептолепообразные), Aspidorhynchiformes (Аспидоринхообразные) и Ichthyodectiformes (Ихтиодектообразные), а также четыре когорты современных костистых рыб — Osteoglossomorpha (Араваноидные), Elopomorpha (Тарпоноидные), Clupeomorpha (Клупеоидные) и Euteleostei (Высшие костистые рыбы), включающие 35–60 отрядов (из них 10–15 вымершие), около 4500 родов (из которых приблизительно 20% ископаемые). Близкородственные фолидофорообразные и лептолепообразные, по-видимому, являются базовыми таксонами для остальных групп костистых рыб, которые дивергировали от них независимо в разное время.

Возраст. Поздний триас — современность.

Особенности строения (рис. 39, Д–И). Скелет полностью костный (исключение — примитивные формы), у высших телеостей — из бесклеточной кости. Количество и форма костей черепа варьируют в широких пределах. Характерно наличие подвижной предчелюстной кости и непарного сошника. В нижней челюсти, как правило, только три кости: зубная, сочленовная и угловая. Позвонки амфицельные, обычно с отверстием для хорды и присосными невральными и гемальными дугами. Присут-

ствуют верхние и нижние ребра, обычно большое число межмышечных костей. Спинной плавник первично один. Число лепидотрихий спинного и анального плавников соответствует числу эндоскелетных радиалей, к которым они прикреплены. Хвостовой плавник гомоцеркальный. Чешуя, за редким исключением, костная (без ганоина): у относительно примитивных групп — циклоидная, у продвинутых — ктеноидная. Фулькры, как правило, отсутствуют.

Разнообразие. Позднетриасовые и юрские фолидофорообразные и юрско-меловые лептолепообразные включают около 50 родов небольших рыб (средняя длина 5–10 см, максимальная — 40 см). Они сохранили ряд примитивных черт: слабое окостенение тел позвонков, ромбические чешуи с ганоином и др. Некоторые фолидофорообразные имели относительно крупные зубы и, предположительно, вели хищный образ жизни. Лептолепообразные обладали крошечными зубами и пропорциями черепа напоминали современных рыб-планктонофагов.

Аспидоринхообразные — небольшая группа рыб, распространенная в морях с середины юрского до конца мелового периодов. Крупные хищники-засадчики (длина тела 1–1,5 м). Характеризуются щукообразной формой тела и удлинненными, несущими конические зубы челюстями. Сохраняют ганоидный тип чешуйного покрова.

Ихтиодектообразные и араваноидные представлены крупными морскими и пресноводными хищниками, достигающими в длину четырех метров. Обе группы появились почти одновременно в поздней юре, однако судьба их оказалась различной: ихтиодектообразные вымерли в конце мелового периода, в то время как араваноидные продолжают существовать и сейчас в тропических водоемах Африки и Южной Америки.

Тарпоноидные появились в поздней юре. Это преимущественно обитатели морей, в современной фауне представленные угреобразными (отряд *Anguilliformes*) и глубоководными рыбами. Туловище змеевидное, покрыто циклоидной чешуей или голое. Брюшных плавников обычно нет, спинной и анальный плавники часто сращены с хвостовым.

Клупеоидные и высшие костистые рыбы представляют собой два наиболее близких по происхождению таксона. Древнейшие представители этих групп известны из отложений раннего мела. Клупеоидные включают относительно примитивных сельдеобразных (отряд *Clupeiformes*). Это открытопузырные рыбы с циклоидным типом чешуи. Отличительной чертой этих рыб является то, что их плавательный пузырь проникает глубоко в

череп, заходя через боковую затылочную кость в переднеушную. Большинство сельдеобразных питается планктоном, отцеживая его на длинных жаберных тычинках. Высшие костистые рыбы включают остальные отряды. Наиболее прогрессивными из них являются “колючие” костистые (группа *Acanthomorpha*) — закрытопузырные рыбы с плавниковыми шипами и ктеноидными чешуями. Они обладают коротким, почти негнуцимся телом (движение осуществляется только за счет работы хвоста), высоко расположенными грудными и выдвинутыми вперед (за уровень грудных) брюшными плавниками. Развитие выдвижного рта и усиление глоточной зубной системы позволили этим рыбам увеличить эффективность захвата и обработки пищи.

Замечания. Отряды фолидофорообразных и аспидоринхообразных вследствие комплекса примитивных признаков нередко помещают вне инфраотдела *Teleostei*.

Для костистых рыб характерны следующие эволюционные тенденции, осуществленные независимо в нескольких линиях: увеличение подвижности верхней челюсти (верхнечелюстная кость теряет озубление и выполняет роль рычага для выдвижения крупной предчелюстной кости); развитие глоточных “челюстей” с особой мускулатурой, позволяющей раздавливать пищу на глоточных зубах жаберного скелета; укорочение осевого скелета (иногда до 14–16 позвонков); преобразование (срастание) гипуралий в пластиновидные элементы поддержки хвоста; развитие плавниковых шипов.

ПОДКЛАСС SARCOPTERYGII. ЛОПАСТЕПЕРЫЕ РЫБЫ

Состав (табл. 7). Два надотряда — *Dipnomorpha* (Дипноморфы) и *Rhipidistia* (Рипидистии), а также два отряда вне надотрядной группы: *Strunniiformes*, или *Onychodontida* (СтруниIFORMЫ) и *Actinistia* (Актинистии). В большинстве прежних литературных источников можно встретить надотряд *Crossopterygii* (Кистеперые рыбы), который включал все известные на тот момент группы саркоптеригий, кроме двоякодышащих рыб (*Dipnoi*).

Возраст. Ранний девон — современность.

Особенности строения. Мозговой череп вместе с покровными костями первично разделен на два блока (отдела) с хорошо выраженным подвижным соединением и поперечной вентральной щелью. Эндокраний составляют этмосфеноидный и отиококципитальный отделы, крышу черепа — фронто-этмоидный и париетальный щиты. Движение блоков относительно друг дру-

Таблица 7. Филогения лопастеперых рыб

Геологический возраст												Таксон
Pz								Mz			Kz	
S	D			C			P		T	J		
	1	2	3	1	2	3	1	2				
												Struniiformes
												Actinistia
												Youngolepiformes
												Diabolepidida
												Dipnoi
												Porolepiformes
												Rhizodontiformes
												Osteolepiformes
												Elpistostegalia
												Tetrapoda

га осуществляется при помощи особой подчерепной мышцы. Хорда доходит до задней поверхности этмоида. Костное небо хорошо развито. В склеротическом кольце многочисленные пластинки. У большинства небноквадратный хрящ передним отростком связан с этмосфеноидом, а гиомандибула соединяет хрящ с отико-окципитальным блоком. Дermalный пояс грудных плавников состоит из супраклейтрума, аноклейтрума, клейтрума и ключицы. Скапулокораконд крепится к клейтруму в трех местах. Парные и непарные плавники с мясистым основанием, часто покрытым чешуей. Первая базалия всегда единственная и крупнее других элементов, которые дистально дихотомически увеличиваются в числе. В парных плавниках обособлены осевые мезомеры — базалии и радиалии, и боковые мезомеры — радиалии. Спинных плавников два, если они вторично не утрачены, как у поздних двоякодышащих. В хвостовом плавнике преимущественно развита эпихордальная лопасть (эпицеркальный тип).

Зубы саркоптеригий состоят из складчатого дентина, покрытого энамеллоидом (у двоякодышащих развиты зубные пластинки). По характеру складчатости выделяют три типа зубов. Первый тип — полиплокодонтный, характеризуется простыми складками ортодентина двух порядков, между которыми расположены

костные перемычки; пульпарная полость открытая (не заполнена). Эустенодонтный тип отличается пульпарной полостью, заполненной остеодентином, и часто более сложными складками ортодентина. Дендродонтный тип характеризуется отсутствием костных балок между складками, которые контактируют между собой; пульпарная полость может быть заполнена остеодентином.

Замечания. В раннем девоне Китая недавно обнаружена группа примитивных костных рыб, к которой относятся роды *Psarolepis* и *Achoania* (рис. 40, А–Г). Для них характерно наличие пресимфизной спирали в нижней челюсти, фронто-эптоидной и париетальной частей в крыше черепа, широкого контакта верхнечелюстной и предкрышечной костей, двух пар внешних носовых отверстий, дорсального и пекторального шипов, космического слоя с большими порами на всех дермальных костях, включая шипы. Вначале их отнесли к дипноморфам и считали базальной группой для саркоптеригий, имеющей много общих признаков в строении черепа со струниIFORMами. Но в последнее время их рассматривают как ранних костных рыб, появившихся до обособления лучеперых и лопастеперых.

Отряд *Struniiformes* (*Onychodontida*). СтруниIFORMы

Общая характеристика. Рыбы в основном небольших размеров, лишь у некоторых представителей длина достигала двух метров. Хищники с веретеновидным вытянутым телом. По некоторым чертам близки к лучеперым рыбам.

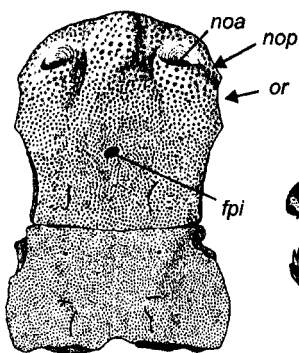
Состав. Одно семейство, четыре рода.

Возраст. Ранний — поздний девон.

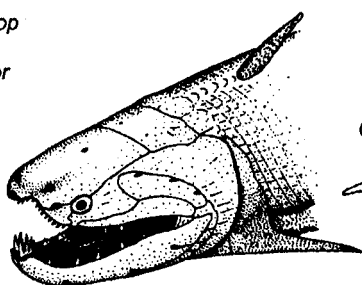
Особенности строения (рис. 40, Д–И). Носовые капсулы небольшие, имеются две пары внешних носовых отверстий. Орбиты достаточно крупные. Пинеальное отверстие отсутствует. В черепе верхнечелюстная кость контактирует с предкрышечной

Рис. 40. Примитивные лопастеперые рыбы неясного систематического положения (А–Г) и струниIFORMы (Д–И).

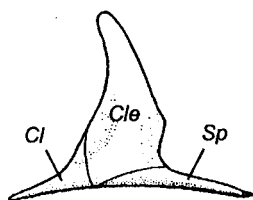
А–Г — *Psarolepis* (р. девон): А — череп, вид сверху; Б — реконструкция передней части тела; В — пояс грудного плавника, вид сбоку; Г — нижняя челюсть, вид сбоку. Д–Ж, И — *Strunius* (п. девон): Д — череп, вид сверху; Е — нижние челюсти, вид сверху; Ж — симфизная спираль, вид сбоку; И — реконструкция. З — *Onychodus* (п. девон), череп, вид сбоку (А, Г — Yu, 1998; Б — Zhu et al., 1999; В — Zhu, Schultze, 2001; Д–Ж, И — Jessen, 1966; З — Long, 2001).



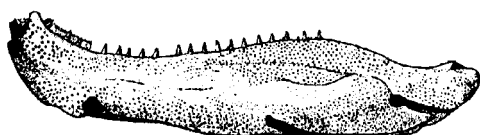
A



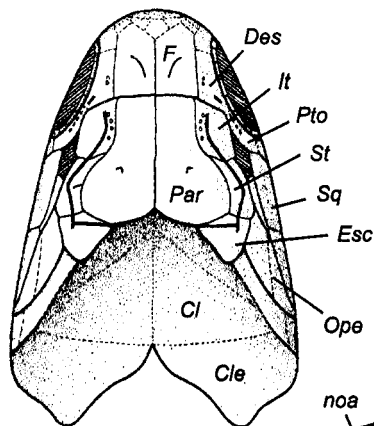
Б



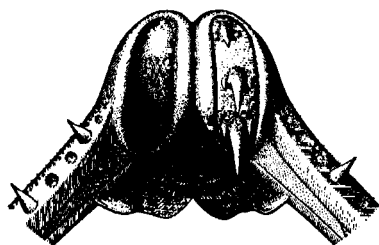
B



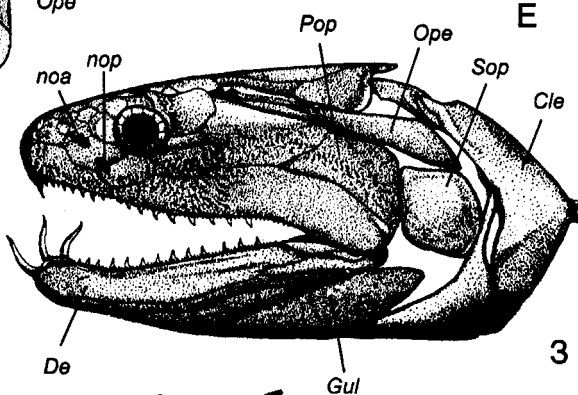
Г



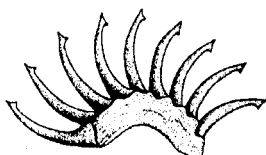
Д



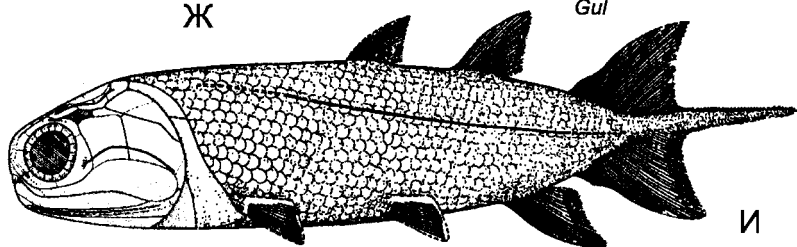
Е



3



Ж



И

(актиноптеригиевый признак). В щечной области две крупные кости: чешуйчатая и предкрышечная. Контакты в оперкулярных костях слабые. Нижняя челюсть в симфизной части имеет две парасимфизные пластинки с зубной спиралью. Зубная кость длинная, занимает большую часть нижней челюсти. Длинная субмандибулярная и крупная гулярная кости, бранхиостегальные лучи отсутствуют. Зубы сигмовидно изогнутые, в спирали они часто с гарпуновидной вершиной. Дентин слабоскладчатый в основании зуба, покрыт энамеломом, образующим тонкую ребристость на поверхности зуба. Клейтрум крупный, межключица не развита. Плавники, кроме хвостового, не имеют мясистого основания и напоминают плавники лучеперых. Спинные плавники смещены к хвостовому — симметричному, трехлопастному, с длинной центральной лопастью. Чешуя циклоидная, без космина, с бугорками на внешней поверхности.

Отряд Actinistia. Актинистии

Общая характеристика. Крупные хищные саркоптеригии, обитатели как морских, так и пресноводных бассейнов. Тело относительно короткое, часто высокое. Длина до трех метров. Единственный современный представитель — латимерия (*Latimeria*) — морская яйцеживородящая рыба, обитающая на значительных глубинах. Латимерия характеризуется наличием легкого, заполненного жировой тканью, и рострального органа, выполняющего электрорецепторную функцию.

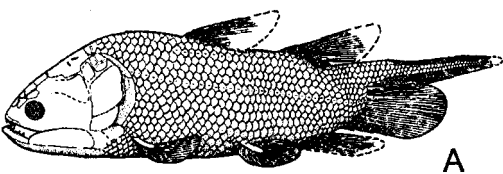
Состав. Восемь семейств; около 30 родов, один из которых современный.

Возраст. Средний девон — современность.

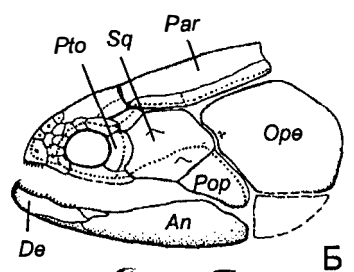
Особенности строения (рис. 41, А–Е). Череп относительно короткий. Внешних носовых отверстий два, хоаны не известны. Серия многочисленных мелких подглазничных костей покрывает часть атмосферного отдела. Между костями щеч-

Рис. 41. Актинистии (А–Е) и примитивные дипноморфы (Ж–М).

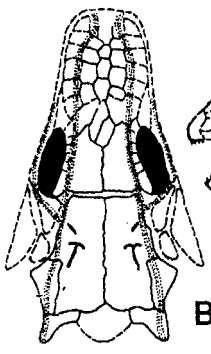
А — *Miguashaia* (п. девон), реконструкция. Б — *Gavinia* (ср. девон), череп, вид сбоку. В, Г — *Nesides* (п. девон): В — череп, вид сверху; Г — череп, вид сбоку. Д — *Latimeria* (совр.), внешний вид. Е — *Diplurus* (п. триас), скелет. Ж–К — *Youngolepis* (р. девон): Ж — череп, вид сверху; З — череп, вид сбоку; И — череп, вид снизу; К — нижняя челюсть, вид с внутренней стороны. Л, М — *Powichthys* (р. девон), череп: Л — вид сверху, М — вид снизу (А — Schultze, 1973; Б, Г — Long, 1999; В — Young et al., 1992; Д, И — Bjerring, 1993; Е — Schaeffer, 1952; Ж, З, К — Chang, 1991; Л — Jessen, 1980; М — Zhu, Schultze, 1997).



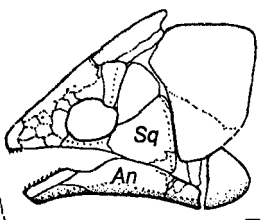
A



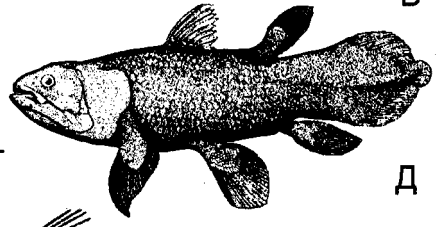
Б



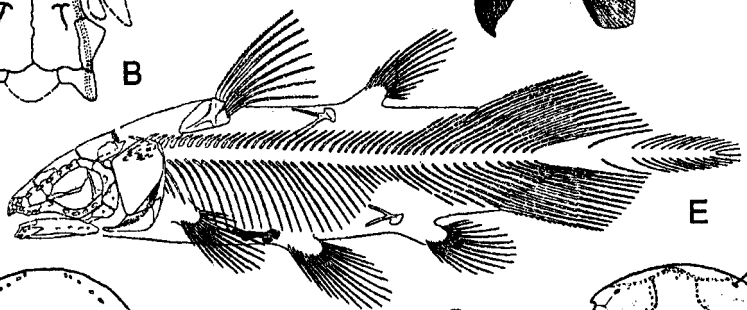
В



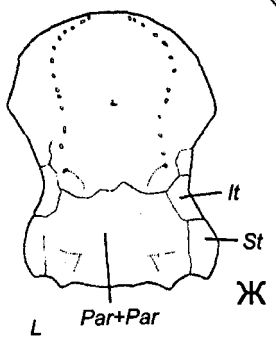
Г



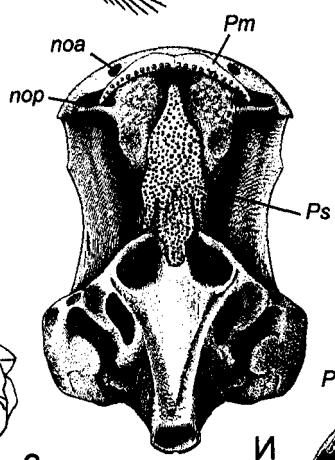
Д



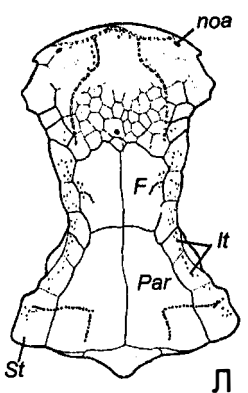
Е



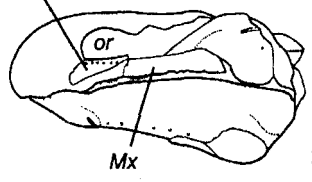
Ж



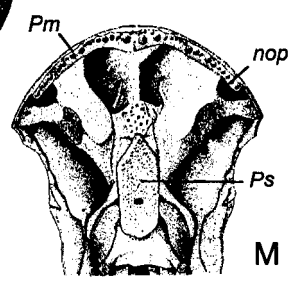
И



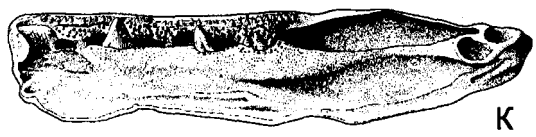
Л



К



М



N

ной области контакт слабый, или они могут не контактировать. Крыловидная кость треугольной формы. Бранхиостегальные лучи не развиты. Палатоквадратум крепится к гиомандибуле через симплектикум. Верхнечелюстная кость отсутствует, край верхней челюсти образуют боковая роstralная кость и кость, появившаяся в результате слияния слезной и скуловой костей. Нижняя челюсть включает небольшую зубную и крупную угловую кость, последняя занимает большую часть челюсти. В поясе грудных плавников присутствует дополнительная вентролатеральная кость — экстраклейтрум, крепящаяся к основанию клейтрума и характерная только для актинистий. Среди плавников только первый спинной не имеет мясистого основания, но несет длинные жесткие лучи. Радиалии парных плавников несколько редуцированы. Дистальные радиалии отсутствуют в обоих спинных плавниках, лепидотрихии крепятся непосредственно к базальным элементам. Хвостовой плавник гетероцеркальный у ранних форм (*Gavinia* и *Miguashaia*), у остальных — дифицеркальный, часто с тремя хорошо обособленными лопастями, иногда центральная длиннее остальных. Тела позвонков небольшие. У большинства форм, за исключением ранних представителей (*Miguashaia*), покровные кости и чешуя не несут космина. Чешуя циклоидная. Орнамент из мелких гребешков и бугорков.

Замечания. Палеозойские представители, особенно девонские, сильно отличаются от мезозойских и современных. У последних череп имеет узкую роstralную часть и удлинённый этмофеноидный отдел. Эволюция актинистий шла по направлению уменьшения зубной и увеличения угловой костей в нижней челюсти, укорочения отико-окципитального отдела черепа, редукции костей в щечной области и ослабления их контактов. Предки актинистий не ясны, но часто их считают близкородственными поролепиформам.

Надотряд *Dipnomorpha*. Дипноморфы

Состав. Четыре отряда — *Youngolepiformes* (Янголепиды), *Diabolepidida* (Диаболепидиды), *Dipnoi* (Двоякодышащие рыбы) и *Porolepiformes* (Поролепиформы). Янголепиды, вероятно, — базальная группа для всех дипноморфов.

Возраст. Ранний девон — современность.

Особенности строения (рис. 41, Ж–М; 42; 43, А–Ж). Череп в основном с тупым рылом и с небольшими орбитами. В передней части черепа развиты роstralные каналы электрорецеп-

торных органов. Характерно наличие зубных спиралей и крупных зубных пластинок. Грудные плавники узкие и вытянутые, с многочисленными осевыми мезомерами и радиалиями над и под осевой частью (бисериальный плавник). Оба спинных плавника расположены близко к хвостовому. Первый спинной, как правило, меньше второго и не содержит радиалий. Во втором спинном и анальном плавниках наблюдается большое количество радиалий. У некоторых форм спинной плавник сливается с хвостовым.

Замечания. Янголепиды, диаболепидиды и двоякодышащие демонстрируют серию переходов от примитивного строения черепа и челюстей, сходному с таковым у поролепиформов, к специализированному, свойственному двоякодышащим. При этом наблюдаются редукция костей, уменьшение подвижности внутрочерепного соединения и изменение типа зубной системы — от кусающего до давящего.

Отряд *Youngolepiformes*. Янголепиды

Общая характеристика. Примитивные небольшие саркоптегриги. Хищники. Посткраниальный скелет неизвестен.

Состав. Два рода.

Возраст. Ранний девон.

Особенности строения (рис. 41, Ж–М). Эндокраний в виде двух окостенений. Этмоид относительно большой и не полностью отделен от отико-окципитальной части. На нем имеется места прикрепления палатоквадратума, а на отико-окципитальной части — два углубления для крепления гиомандибулы. Орбиты маленькие. Пинеальное отверстие отсутствует. Парасфеноид покрыт зубами. Зубы со складчатостью полиплокодонтного типа. Дермальные кости покрыты космином с крупными порами. У *Powichthys* положение внешних носовых отверстий переднее, четко обособлены париетальные и постпариетальные кости черепа, окруженные серией мелких костей, сохраняются парасфенотиковые кости, на нижней челюсти развита парасимфизная спираль. Внешние носовые отверстия у *Youngolepis* имели вентральное положение, заднее из них открывается на предчелюстной и боковой ростральной костях. У представителей этого таксона скуловая кость больше слезной, развиты фронтально-этмоидный и париетальный щиты крыши черепа, сошник с зубами, крупный парасфеноид, узкие и длинные наружные крыловидные кости.

Отряд Diabolepidida. Диаболепидиды

Общая характеристика. Саркоптеригии небольших размеров, известные только по черепу и челюстям. Обладают признаками, присущими как двоякодышащим, так и поролепиформам.

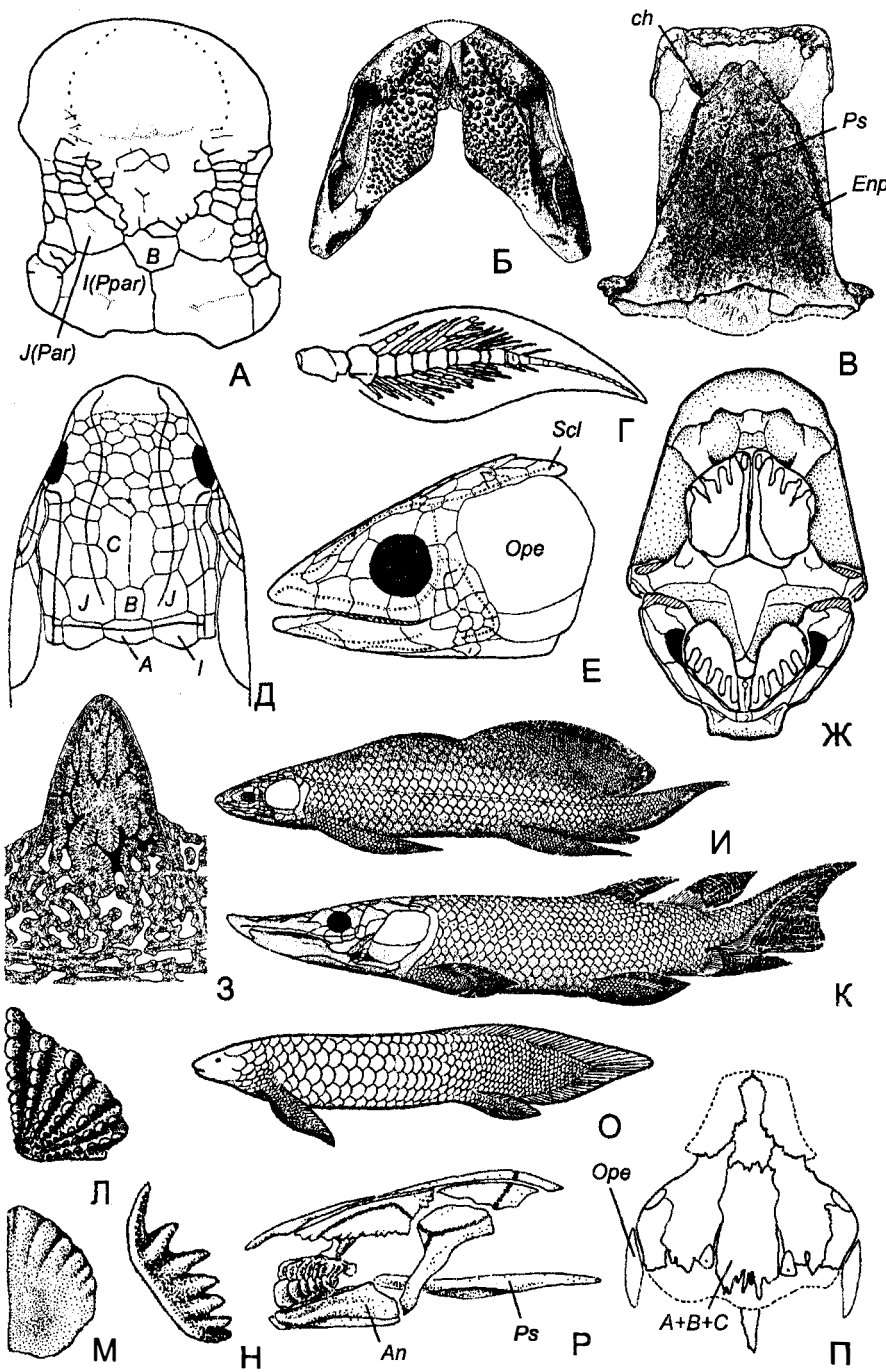
Состав. Один род.

Возраст. Ранний девон.

Особенности строения (рис. 42, А, Б). Эндокраний из двух блоков, с внутричерепным соединением и вентральной щелью; крыша черепа не разделена. Внешних носовых отверстий два, но заднее лежит на ротовом краю. Передняя часть черепа без видимых границ костей. Мелкие черепные кости в центральной и боковой частях нерегулярны, две задние крупные кости присутствуют постоянно, их интерпретируют или как постпариетальные, или по аналогии с двоякодышащими как кости *I*, еще некоторые кости гомологизируют с костями *B* и *J*. Предчелюстные кости маленькие. Сошник прикреплен к эндокранию, расположен вдоль предчелюстных костей и контактирует с парасфеноидом; последний имеет переднее положение в нёбе. Наружные крыловидные кости хорошо развиты и образуют верхнечелюстные зубные пластинки. Почти все нёбо покрыто зубами. В нижней челюсти зубная кость с дорсальной стороны равномерно покрыта зубами, предсочленовная кость (нижнечелюстная зубная пластинка) несет радиальные ряды зубов, как в зубных пластинках некоторых дипной. Крупные зубы, особенно на парасфеноиде, со складчатым основанием. В косминовом слое имеются концентрические ростовые линии (линии Вэстолла).

Рис. 42. Диаболепидиды (А,Б) и двоякодышащие (В-Р).

А, Б — *Diabolepis* (р. девон): А — череп, вид сверху; Б — нижние челюсти, вид сверху. В — *Uranolophus* (р. девон), череп, вид снизу. Г, Н-П — *Neoceratodus* (совр.): Г — грудной плавник, вид сбоку; Н — зубная пластинка, вид с наружной стороны; О — реконструкция; П — череп, вид сверху. Д — *Dipnorhynchus* (р. девон), череп, вид сверху. Е, Ж, М — *Chirodipterus* (п. девон): Е — череп, вид сбоку; Ж — реконструкция ротовой полости; М — зубная пластинка, вид с наружной стороны. З, Л — *Dipterus* (ср. девон): З — сечение зубной пластинки, Л — зубная пластинка, вид с наружной стороны. И — *Scaumenacia* (п. девон), реконструкция. К — *Griphognathus* (п. девон), реконструкция. Р — *Asiatoceratodus* (триас — мел), череп, вид сбоку. Обозначения: А, В, С, I, J — кости черепа (А, Б — Campbell, Barwick, 2001; В — Schultze, 1992; Г — Schultze, 1991; Д — Campbell et al., 1995; Е — Schultze, 1982; Ж — Campbell, Barwick, 1983; З — Bystrow, 1942; И, К — Campbell, Barwick, 1988; Л-Н — Long, 1987; О — Быстров, 1957; П, Р — Kemp, 1998).



Отряд *Dipnoi*. Двоякодышащие рыбы.

Общая характеристика. Довольно крупные саркоптеригии с разнообразной формой плавников. Склерофаги с давящими челюстями, современные формы иногда всеядные. Как морские, так и пресноводные виды. Последние могут при пересыхании водоема впадать в спячку, которую проводят в норах (*Protopterus*). Наряду с жаберным присутствует легочное дыхание. Легкое парное или непарное. Имеется легочный круг кровообращения.

Состав. Три подотряда — *Dipteroidei* (Диптероиды), *Stenodontoidei* (Ктенодонтоиды) и *Ceratodontoidei* (Цератодонтоиды); 12 семейств, более 40 родов, три из которых современные.

Возраст. Ранний девон — современность.

Особенности строения (рис. 42, В-Р). Эндокраний окостенел без разделения на блоки, у современных дипной его окостенение развито слабо. К основанию эндокrania приростали нёбные кости. Внешние носовые отверстия расположены вентрально. Хоаны занимают более наружное положение, чем у рипидистий, возможно, они не гомологичны в этих двух группах. В черепе палеозойских дипной мозаика из небольших костей, которые в основном несопоставимы с костями других саркоптеригий и обозначаются латинскими буквами. Иногда в передней части вместо мелких костей развит этмоидный щит. В крыше черепа всегда присутствует крупная центральная непарная кость. В затылочной части до пяти экстраскапулярных костей. Крышечная и подкрышечная кости крупные у девонских дипной, бранхиостегальные лучи не развиты. Предчелюстная и верхнечелюстная кости отсутствуют. Нёбноквадратный хрящ жестко соединен с мозговым черепом (автостилия) из-за перехода к склерофагии. Челюстной сустав выдвинут значительно вперед от затылочной части. Сошники могут присутствовать у ранних форм, но нёбная, наружная крыловидная и венечная кости могут отсутствовать. Парасфеноид доходит до отико-окципитального района. На нижней челюсти левая и правая зубные кости могут сливаться в симфизной части. Краевых зубов нет. Зубную систему, как правило, представляют две пары зубных пластинок с радиально расходящимися гребнями, несущими дентикли или без них. Свободные дентикли могут окружать пластинки. Основание зубных пластинок составляют энтоптеригоидные и преартикулярные кости. Хорда заходит в череп недалеко. Тела позвонков иногда окостеневают в виде законченного кольца. Пояс брюшных плавников представлен одной пластинкой. Грудные и брюшные плавники бисериальные, с многочисленными осевыми

мезомерами и радиалиями по сторонам от оси; у некоторых современных форм сохраняется только осевая часть. Брюшные и спинные плавники, если они есть, приближены к хвостовому. Хвостовой плавник гетероцеркальный или дифицеркальный. Чешуя у ранних форм может быть ромбоидной, но у большинства округлая. Она, как и дермальные кости, покрыта космином с ростовыми линиями Вэстолла.

Разнообразие. Очень разнообразны в девоне и карбоне. Девонские дипноиды существенно отличаются от мезозойских и современных. У палеозойских представителей очень вариабельно строение черепа и челюстей, известны длиннорылые формы. В эволюции двоякодышащих наблюдаются тенденции к уменьшению количества окостенений в черепе, к сохранению эндокрания хрящевым, к исчезновению спинных и анального плавников, к появлению симметричного хвостового плавника. У некоторых поздних дипноидов тело становится угревидным, парные плавники — тонкими и длинными (*Lepidosiren*, *Protopterus*).

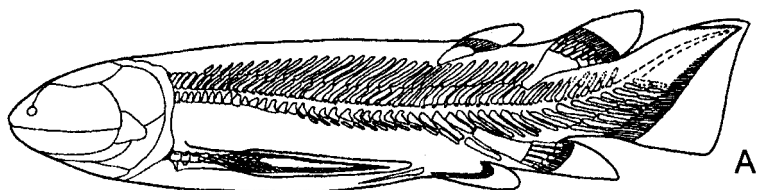
Отряд *Porolepiformes*. Поролепиформы

Общая характеристика. Хищные морские саркоптеригии средних размеров и крупные. Достоверные пресноводные представители не известны. Длина тела до 2,5 м.

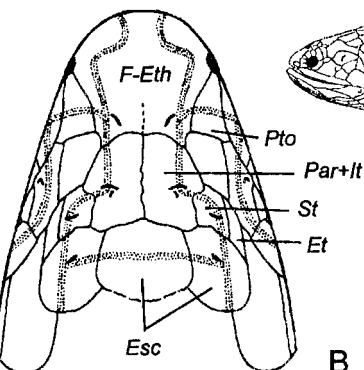
Состав. Два семейства, девять родов.

Возраст. Ранний девон — ранний карбон.

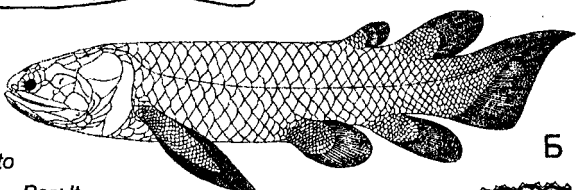
Особенности строения (рис. 43, А–Ж). Череп массивный и сравнительно короткий, с тупым рылом. Орбиты маленькие, расположены спереди боковой поверхности черепа. Два внешних носовых отверстия, расположенных дорсо-латерально и близко друг к другу, задние могут находиться близко к ротовому краю. Присутствие хоан не подтверждено. Внутрочерепное подвижное соединение двух блоков хорошо развито. Отико-окципитальный блок с крупной дорсальной фонтанелью спереди. В передней части черепа может быть обособлен фронто-этмоидный щит, образованный слиянием теменных костей и окостенений ростральной части (*Porolepis*), может присутствовать мозаика из многочисленных мелких костей (*Holoptychius*). Экстраскапулярные кости — крупные. Имеется преспиракулярная кость. Оперкулокулярная серия костей с небольшой крышечной костью. Дополнительные кости в щечной области: до трех чешуйчатых костей и преоперкулярно-субмандибулярная кость. Несколько пар branхиостегальных лучей. Симплектикум присутствует в подвеске челюстной дуги. Массивная нижняя челюсть несет пара-



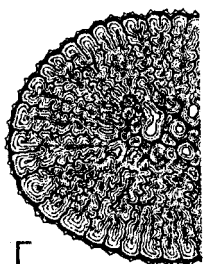
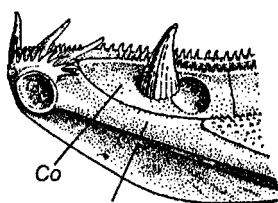
A



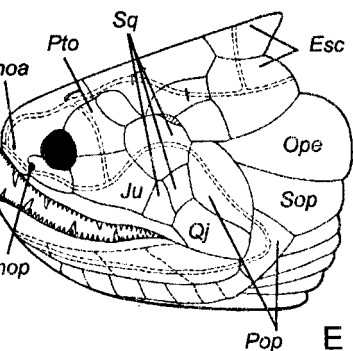
B



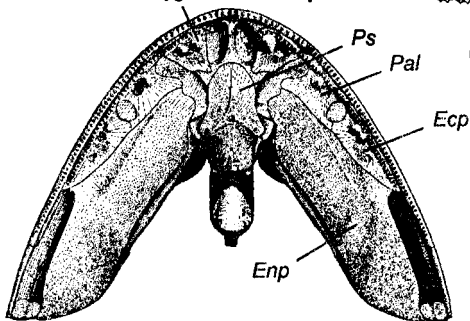
Б



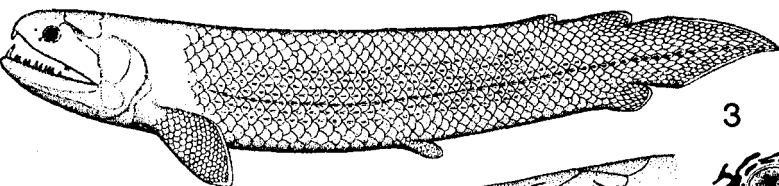
Д



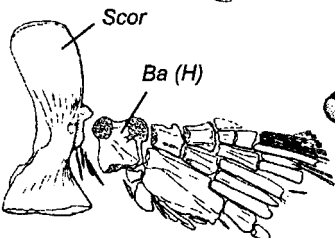
E



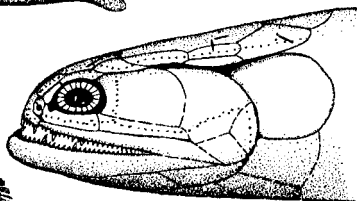
Ж



З



И



К



Л

симфизные пластинки со спиральными рядами зубов, крупных и средних. Зубы с развитой дендродонтной складчатостью. Скапулокораконд узкий. Пояс брюшных плавников в виде двух пластинок, соединенных вентрально. Узкий и длинный бисериальный грудной плавник с отростками на осевых мезомерах. Брюшные, второй спинной и анальный плавники небольшие, сходной величины, первый спинной меньше и без радиалий, хвостовой плавник крупный. Чешуя может быть ромбоидной или циклоидной. Она, как и дермальные кости, часто покрыта косминовым слоем с крупными порами.

Надотряд Rhipidistia. Рипидистии

Состав. Три отряда — Rhizodontiformes (Ризодонтиформы), Osteolepiformes (Остеолепиформы) и Elpistostegalia (Элпистостегалии).

Возраст. Средний девон — ранняя пермь.

Особенности строения. Мозговой и дермальный череп разделены на два блока (щита): атмосферноидный (фронтально-атмоидный) и отико-окципитальный. В передней части черепа одна пара внешних носовых отверстий, соответствующая переднему носовому отверстию у других саркоптеригий; внутренние отверстия (хоаны) расположены в переднебоковой части нёба, около контакта предчелюстной и верхнечелюстной костей, и ограничены сошниками и нёбными костями. Клыки присутствуют на предчелюстной, нёбной и венечной костях, а краевые зубы могут быть на зубной, предчелюстной и верхнечелюстной костях. Грудной плавник начинается одной проксимальной базалией (аналог плечевой кости тетрапод), имеющей шарнирное соединение со скапулокоракондом. Далее расположены локтевой и лучевой элементы, к локтевому крепятся локтезапястный и про-

Рис. 43. Поролепиформы (А-Ж) и ризодонтиформы (З-Л).

А, Е, Ж — *Glyptolepis* (ср. девон): А — скелет; Е — череп, вид сбоку; Ж — череп, вид снизу. Б, Г — *Holoptychius* (п. девон): Б — реконструкция; Г — нижняя челюсть, вид с внутренней стороны. В, Д — *Porolepis* (р. девон): В — череп, вид сверху; Д — поперечное сечение зуба. З — *Strepsodus* (р. карбон), реконструкция. И — *Sauripterus* (п. девон), скелет грудного плавника, вид сбоку. К — *Barameda* (р. карбон), реконструкция головы. Л — *Pycnoctenion* (р. карбон), поперечное сечение зуба (А — Ahlberg, 1995; Б — Schultze, Cloutier, 1996; В — Young et al., 1992; Г — Jessen, 1966; Д — Bystrow, 1939; Е — Schultze, Arsenault, 1987; Ж — Jarvik, 1972; З — Andrews, 1985; И — Andrews, Westoll, 1970, с изменениями; К — Long, Ahlberg, 1999; Л — Воробьева, Обручева, 1977).

межуточный элемент, а к ним — радиалии и лепидотрихии. Плечевой, локтевой и локтезапястный элементы составляют основную ось плавника, являясь осевыми мезомерами. В брюшном плавнике к окостенению пояса последовательно причленяются элементы: бедренный, к нему — малый и большой берцовый, далее мелкие радиалии и лепидотрихии. Хорошо развиты тела позвонков, состоящие из плевро- и гипоцентров.

Замечания. По наличию хоан и некоторым другим признакам рипидистий часто объединяют с их потомками — четвероногими (Tetrapoda) в крупный голофилетический таксон Choanata (Хоанаты), или Tetrapodomorpha (Тетраподоморфы).

Отряд Rhizodontiformes. Ризодонтиформы

Общая характеристика. Очень крупные хищные рипидистии, некоторые, вероятно, были засадчиками. Длина вытянутого веретеновидного тела до семи метров, длина нижней челюсти до одного метра.

Состав. Одно семейство, девять родов.

Возраст. Поздний девон — средний карбон.

Особенности строения (рис. 43, 3–Л). Череп крупный, с коротким рылом и большими, удаленными друг от друга орбитами, покрыт сравнительно тонкими дермальными костями, слабо контактирующими между собой. Теменные кости длинные, экстракапулярные — большие. Крышечная и подкрышечная кости не имели хорошо развитых поверхностей налегания. Парасфеноид сравнительно крупный. Внутрочерепное соединение хорошо развито между лобными и теменными костями, а также между теменными и экстракапулярными костями. Внешних носовых отверстий может быть две пары (*Barameda* и др.) или редко одна (*Gooloogongia*). Хоаны достоверно не известны. В склеротическом кольце многочисленные мелкие пластинки. Нижняя челюсть может выступать вперед за носовую часть черепа, имеются мандибулярные клыки, длинная зубная и серия небольших межзубных костей. Зубы со складчатостью полиплокодонтного типа, но со слабо извилистой первичной складкой, они глубоко сидят в челюстях. Разветвленная система сенсорных каналов на черепе, на теле в чешуйном покрове проходит несколько линий каналов параллельно главному. Клейтрум имеет сложный контакт с ключицей и расширенную брюшную часть. Присутствует межключица. Скапулокораконд крепится к клейтруму в трех участках. Грудные плавники хорошо развиты, с многочисленными дополнительными элементами и имеют от четырех до пяти

осевых мезомеров. Они уникальны по своему строению для саркоптеригий: к массивному плечевому элементу присоединяются кроме локтевого и последующих за ним костей еще и крупные передние радиалии. Последние ветвятся и подразделяются на несколько частей. Брюшные, анальный и спинные плавники, как правило, небольшие, последние расположены близко к хвостовому плавнику. Во всех плавниках длинные нерасчлененные лучи, покрытые чешуей так, что остаются небольшие свободные края плавника. Чешуя крупная, циклоидная, без космина, с центральным бугорком на внутренней поверхности. Орнамент костей и чешуй состоит из извилистых ребер или реже бугорков.

Замечания. Ризодонтиды известны хуже других рипидистий. По строению черепа они напоминают поролепид. Некоторые авторы рассматривают ризодонтид как предковую группу для всех рипидистий. Кроме того, существует мнение, что ризодонтиды (как и эллистостегалии) произошли от примитивных остеолепиформ.

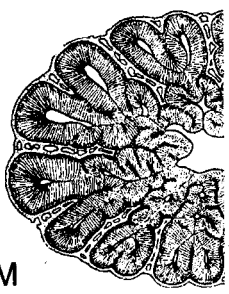
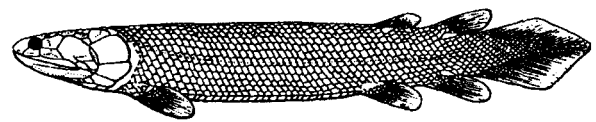
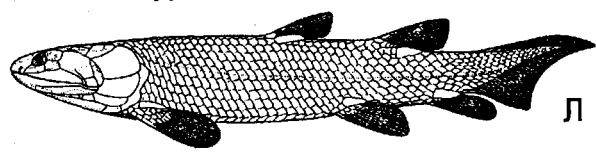
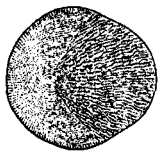
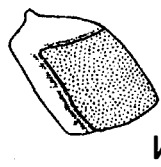
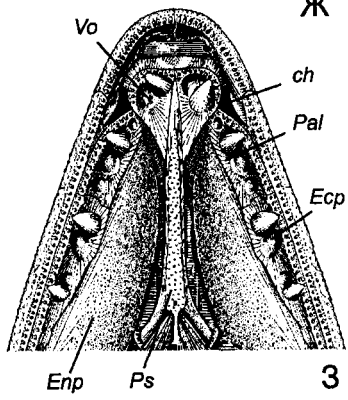
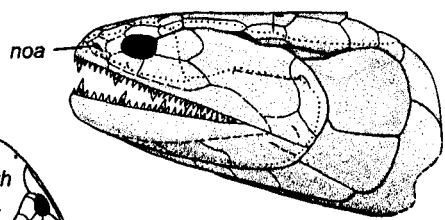
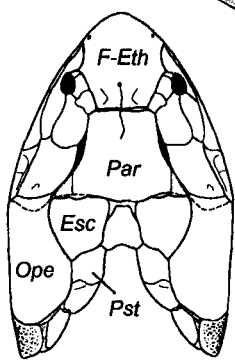
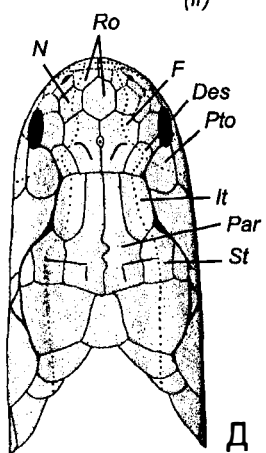
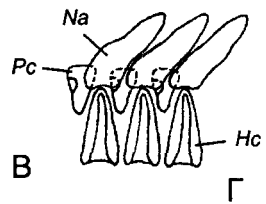
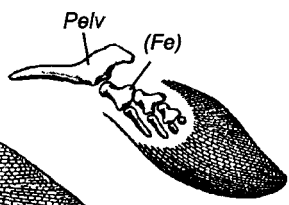
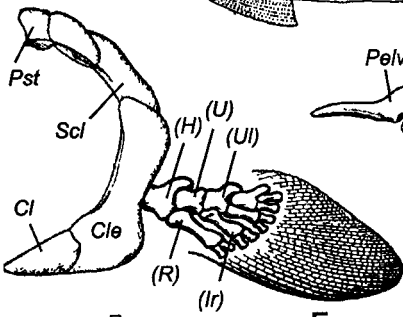
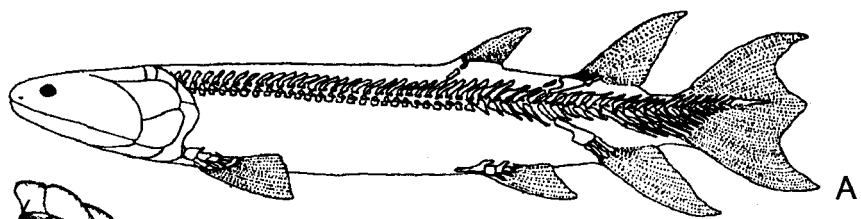
Отряд Osteolepiformes. Остеолепиформы

Общая характеристика. Саркоптеригиевые рыбы от небольших до крупных. Хорошие пловцы, хищники. Длина веретеновидного удлинённого тела до одного метра.

Состав. Четыре семейства, около 30 родов.

Возраст. Средний девон — ранняя пермь.

Особенности строения (рис. 44). В черепе выражено внутречерепное подвижное соединение этмосфеноидного и отико-окципитального блоков, проявляющееся и в крыше черепа. Могут обособляться фронтально-этноидный и отико-окципитальные щиты, между которыми контакт в виде прямой линии. Орбиты небольшие, имеют переднебоковое положение в черепе. Пинеальное отверстие находится между лобными костями. Внешних носовых отверстий одна пара, соответствующая передней паре отверстий у других саркоптеригий. Их могут окружать тектальные кости. Иногда имеется постростральная серия из многочисленных костей. Верхнечелюстная кость контактирует с крупной чешуйчатой. За экстраскапулярными костями присутствуют задневисочные. Развита спиракулярная щель. Крышечная и подкрышечная кости крупные, брахиостегальные лучи отсутствуют, остается лишь одна субмандибулярная кость. Парасфеноид у ранних остеолепид широкий, несущий мелкие дентикли, у продвинутых форм — тонкий и длинный, значительно разделяет небольшие сошники. Пара-



симфизные пластинки нижней челюсти редуцированы. Зубная складчатость полиплокодонтного и эустеноптероидного типа. В поясе грудных плавников присутствует межключица. Скапулокораконд небольшой, с хорошо развитым гленоидным шарниром. Парные плавники с короткими лопастями. Грудные плавники имеют типичное для рипидистий строение с четырьмя осевыми мезомерами: плечевым, локтевым, локтезапястным (с дорсальным отростком) и дистальной радиалией. В брюшном присутствовали три осевых элемента. Задний спинной и анальный плавники несут достаточно длинный базальный элемент и по три радиалии. Лепидотрихии мелко расчлененные. Плавники, кроме хвостового, могут быть с закругленной или заостренной плавниковой складкой. Хвостовой плавник может быть гетероцеркальным или дифицеркальным, последний с одной или тремя лопастями, которые могут быть равными или неравными. Позвоночник состоит из невральных дуг, интерцентров и плевроцентров, присутствуют дорсальные ребра. Крупные плавниковые чешуи имеются в основании всех плавников, кроме хвостового. Чешуя или ромбоидная, с косминовым слоем, или округлая, лишенная космина, но с бугорками и ребрами на наружной поверхности и с центральным бугорком на внутренней.

Разнообразие. Остеолепидиды — наиболее примитивное семейство остеолепиформов. Характеризуются коротким и широким черепом, косминовой ромбоидной чешуей, гетероцеркальным хвостовым плавником.

У продвинутых представителей этого отряда — тристихоптерид — вытянутый череп, развитые передние клыки, постспиракулярная кость, циклоидная чешуя без космина и преимущественно дифицеркальный хвостовой плавник.

Рис. 44. Остеолепиформы.

А-В, З — *Eustenopteron* (п. девон): А — скелет; Б — скелет пояса и грудного плавника; В — скелет брюшного плавника; З — череп, вид снизу. Г, Е — *Medoevia* (п. девон): Г — позвонки, вид сбоку; Е — череп, вид сверху. Д, Ж — *Marsdenichthys* (п. девон), череп: Д — вид сверху, Ж — вид сбоку. И — ромбоидная чешуя, вид с наружной стороны. К — циклоидная чешуя, вид с наружной стороны. Л, Н — *Osteolepis* (ср. девон): Л — реконструкция, Н — поперечное сечение зуба. М — *Gyroptychius* (ср. девон), реконструкция (А — Andrews, Westoll, 1970; Б, В, Н — Быстров, 1957; Г, Е — Lebedev, 1995; Д, Ж — Long, 1985; З — Bjerring, 1978, с изменениям; И — Jarvik, 1985; К — Jarvik, 1950; Л, М — Воробьева, 1977).

Отряд *Elpistostegalia* (*Panderichthyida*). Элпистостегалии

Общая характеристика. Крупные саркоптеригии с дорсо-вентрально уплощенным телом и четко обособленной головой. Вероятно, были хищниками-засадчиками. Обладают чертами тетраподной организации, являются переходной группой саркоптеригий к наземным позвоночным — тетраподам.

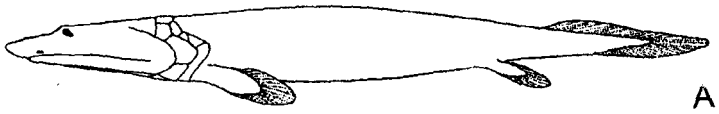
Состав. Одно семейство, три рода.

Возраст. Средний — поздний девон.

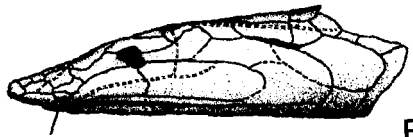
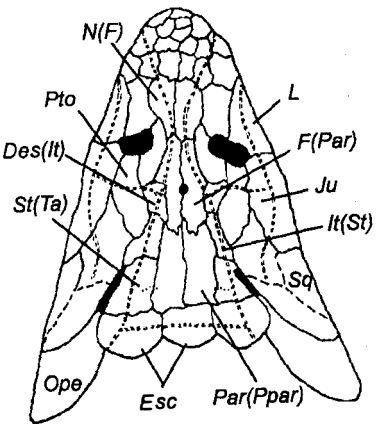
Особенности строения (рис. 45, А–Е). Череп плоский, с дорсально расположенными и сближенными между собой небольшими орбитами и удлинённой преорбитальной частью. Над орбитами выступают “надбровные” гребни. Носовые капсулы относительно маленькие, внешние носовые отверстия находятся почти на краю верхней челюсти. В передней части черепа мозаика мелких костей. Носовые (лобные) кости впереди орбит, их контакт с лобными (теменными) находится в межорбитальной области черепа. Внутричерепное соединение не выражено в дермальных костях. Слезная и скуловая кости крупные. Верхнечелюстная длинная и узкая, не контактирует с чешуйчатой, их разделяют скуловая и квадратноскуловая кости. Экстраскапулярных костей обычно три. Развита спиракулярная щель. Сошники смещены к центру нёба. Длинный и узкий парасфеноид проходит почти через все нёбо, крыловидные кости крупные. Гиомандибула очень длинная, стержневидная. Срединная гулярная кость большая. Зубы со складчатостью полиплокодонтного типа, но со слабо выраженными костными балками между складок, как в зубах лабиринтодонтных тетрапод. В поясе грудных плавников крупный клейтрум. Хорошо развиты парные плавники с мясистой лопастью и длинными, ветвящимися лепидотрихиями. Спинные и анальный плавники отсутствуют, брюшные сближены с дифицеркальным хвостовым плавником. Грудные плавники с небольшим количеством окостенений, в осевой части три эле-

Рис. 45. Элпистостегалии (А–Е) и ихтиостегалии (Ж–Л).

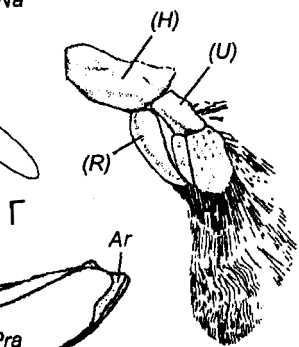
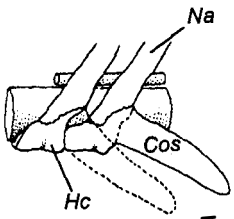
А–Е — *Panderichthys* (ср. девон): А — реконструкция; Б — череп, вид сбоку; В — череп, вид сверху; Г — позвонки, вид сбоку; Д — нижняя челюсть, вид с внутренней стороны; Е — скелет грудного плавника. Ж–Л — *Ichthyostega* (п. девон): Ж — реконструкция; З — череп, вид сверху; И — позвонки, вид сбоку; К — скелет передней конечности; Л — нижняя челюсть, вид с внутренней стороны (А — Vorobyeva, Schultze, 1991; Б — Schultze, 1997; В — Ahlberg et al., 2000; Г, И, К — Ahlberg, Milner, 1994; Д, Л — Ahlberg, Clack, 1998; Е — Воробьева, 1992; Ж — Jarvik, 1996; З — Long, 1990).



A



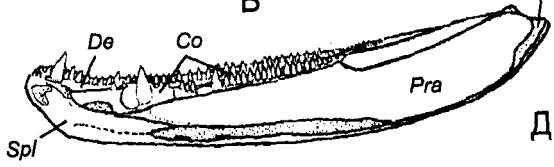
Б



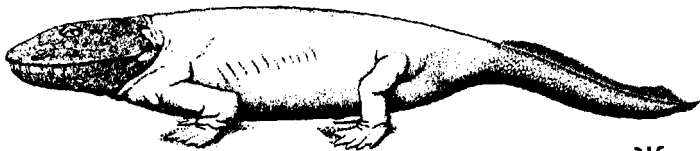
В

Г

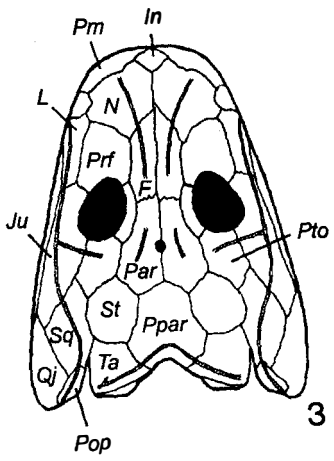
Д



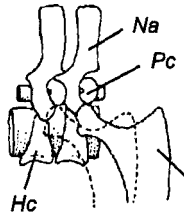
Е



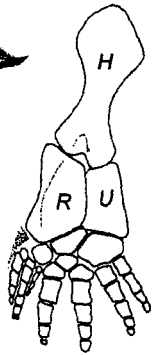
Ж



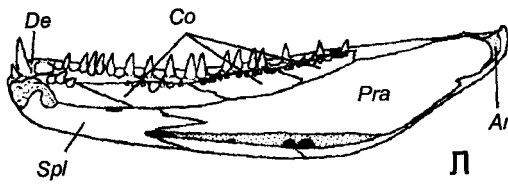
3



И



К



Л

мента: плечевой, локтевой и дистальный; боковых элементов два — лучевой и боковая радиалия. Плечевая базалия связана шарнирно с хорошо выраженной гленоидной впадиной скапулокоракоида. Отсутствуют чешуи в основании плавников. В позвоночнике парные элементы невральнoй дуги контактируют с полукольцевидными гипоцентрами. Ребра хорошо развиты. Чешуи ромбоидные, без космина.

Замечания. По общему плану строения черепа эллипстостегалии очень похожи на ранних тетрапод, особенно ихтиостегалий, но отличаются от последних костями носовой и оперкулярной частей, а эндокраний, как и у других саркоптеригий, состоит из двух блоков. Раньше эллипстостегалий включали в состав отряда остеолепиформ. Сейчас их рассматривают, как самостоятельный отряд, при этом отчетливо прослеживается эволюционная линия: остеолепиформы — эллипстостегалии — тетраподы.

Недавно гипотеза переходного положения эллипстостегалий получила дополнительное подтверждение. В 2006 г. из позднедевонских отложений арктической части Канады был описан новый род этих рыб — *Tiktaalik*, который характеризовался уникальным комплексом тетраподных черт. Уплощенный сверху череп с дорсально расположенными орбитами не имел оперкулярных и экстраскапулярных костей. Он был подвижно сочленен с позвоночником, в котором выделялся шейный отдел, связь черепа с плечевым поясом была утеряна. От ранних тетрапод *Tiktaalik* отличался присутствием парных плавников.

НАДКЛАСС ТЕТРАПОДА. ЧЕТВЕРОНОГИЕ

Общая характеристика. Надкласс четвероногих объединяет земноводных (Amphibia) и высших позвоночных (Amniota), к которым относятся современные пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. Земноводные сохраняют тесную связь с водной средой. Они размножаются, откладывая икру в воду, и их развитие происходит со стадией личинки, живущей в воде и дышащей жабрами. Высшие позвоночные — преимущественно сухопутные животные. Личинок не имеют. Для них характерно размножение на суше путем откладки крупных яиц или рождения детенышей. Во взрослом состоянии большинство тетрапод дышат легкими, имеют два круга кровообращения (большой и малый), трехкамерное или четырехкамерное сердце. Представители этой группы освоили все среды обитания: водную, наземную и воздушную.

Состав. Класс Amphibia (Земноводные) и пять классов высших позвоночных — Anapsida (Анапсиды), Eureptilia (Настоящие пресмыкающиеся), Aves (Птицы), Theromorpha (Зверообразные), Mammalia (Млекопитающие), а также отряд Ichthyostegalia (Ихтиостегалии) — группа переходных от рыб к амфибиям форм.

Возраст. Поздний девон — современность.

Особенности строения. Череп автостилический. У большинства форм нижние элементы жаберных дуг преобразованы в скелет гортани и подъязычного аппарата, верхние исчезли, за исключением гиомандибулы. Последняя превращена в слуховую косточку, или стремя (stapes) — палочковидный элемент, проводящий звуковые колебания от барабанной перепонки к органу слуха (внутреннему уху). Осевой скелет усилен за счет образования сочлененных отростков (зигапофизов), осуществляющих связь между невральными дугами соседних позвонков. В позвоночнике обособлены шейный и крестцовый отделы. Плечевой пояс вследствие редукции части покровных костей (задневисочной и надклеитрума) утратил связь с черепом. Таким образом, голова приобрела необходимую в наземных условиях подвижность по отношению к туловищу. Эндоскелетные элементы плечевого пояса обычно представлены парными лопаткой (scapula) и одним или двумя коракоидами (procoracoideum и coracoideum), а также непарной грудной (sternum) — скелетным элементом, расположенным между коракоидами. Комплекс покровных костей может включать пар-

ные клейтрум (cleithrum) и ключицу (clavicula) и непарную межключицу, или надгрудник (interclavicula, или episternum). Тазовый пояс состоит из трех пар костей: подвздошной кости (ilium), дорсально сочлененной с крестцовым отделом позвоночника, лобковой (pubis) и седалищной (ischium) костей, занимающих вентральное положение. В отличие от плавников большинства рыб конечности тетрапод имеют членистое строение. В них выделяются три подвижно сочлененных друг с другом отдела — стилоподий, зейгоподий и автоподий. В передней конечности эти отделы называются плечом, предплечьем и кистью, в задней соответственно — бедром, голенью и стопой. Скелет плеча представлен плечевой костью (humerus), скелет предплечья — лучевой (radius) и локтевой (ulna) костями, скелет кисти — костями запястья (carpalia), пясти (metacarpalia) и фалангами пальцев. Скелет задней конечности включает бедренную кость (femur), кости голени — большую берцовую (tibia) и малую берцовую (fibula), и кости стопы — предплюсневые кости (tarsalia), плюсневые кости (metatarsalia) и фаланги пальцев.

Отряд Ichthyostegalia. Ихтиостегалии

Общая характеристика. Наиболее примитивные тетраподы, сочетающие в себе черты рыб и амфибий. Тяжеловесные формы с крупной головой, коренастыми конечностями, умеренно длинным туловищем и хвостом с невысокой плавниковой складкой. Пресноводные жабродышащие животные, вероятно, практически не выходившие на сушу. Конечности совмещали функции ползания по дну водоема и плавания. Длина тела до 1 м.

Состав. Два семейства, около десяти родов.

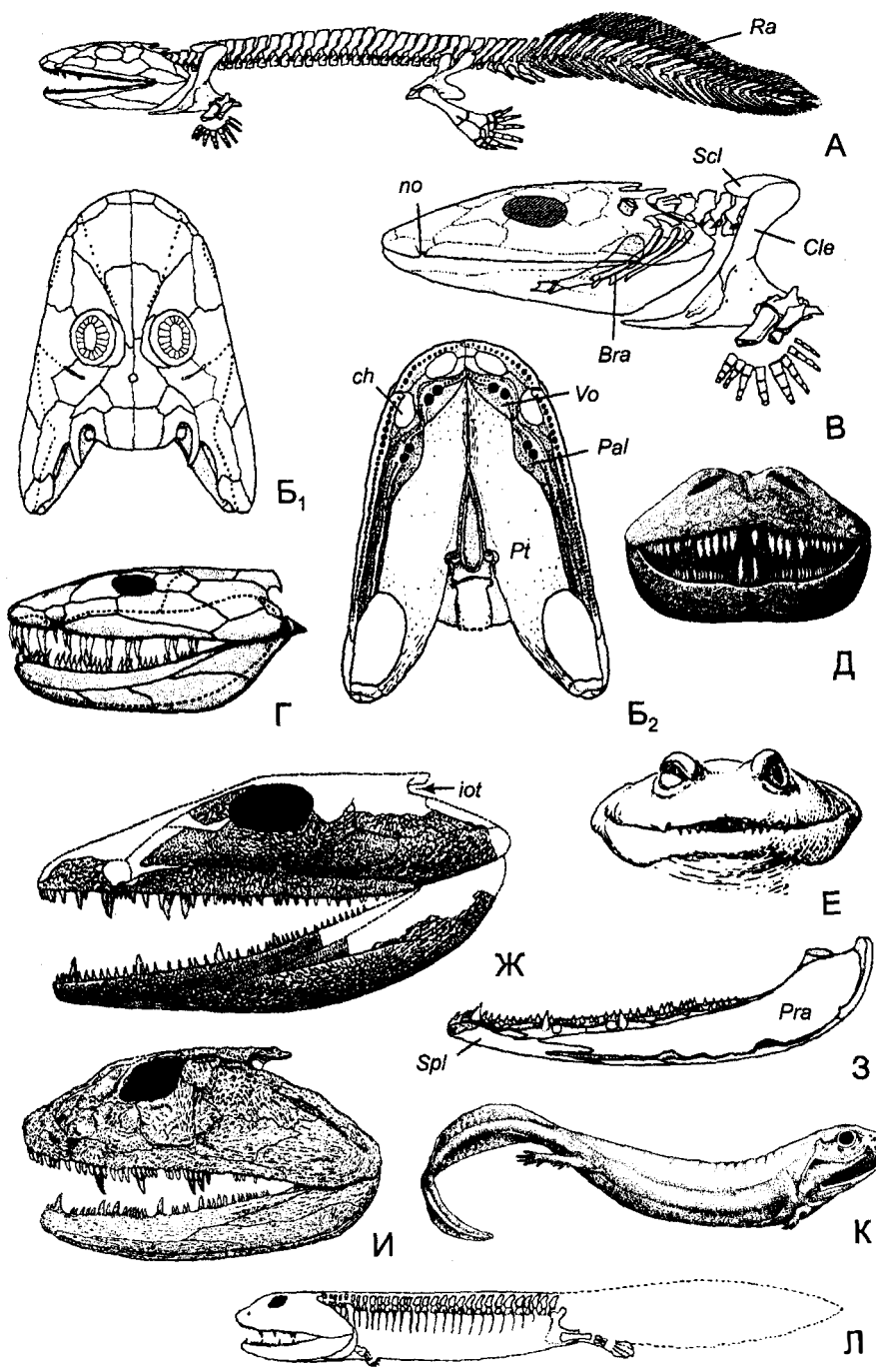
Возраст. Поздний девон.

Распространение. Европа, Гренландия и, возможно, Австралия.

Особенности строения (рис. 45, Ж–Л; 46). Череп стегальный,

Рис. 46. Ихтиостегалии (А–З) и ранние тетраподы неясного систематического положения (И–Л).

А–В — *Acanthostega* (п. девон): А — скелет; В₁ — череп, вид сверху; В₂ — череп, вид снизу; В — череп и плечевой пояс, вид сбоку. Г–Е — *Ichthyostega* (п. девон): Г — череп, вид сбоку; Д — череп, вид спереди; Е — реконструкция внешнего вида. Ж, З — *Ventastega* (п. девон): Ж — череп, вид сбоку; З — нижняя челюсть, вид с внутренней стороны. И–Л — *Crassigyrinus* (р. карбон): И — череп, вид сбоку; К — реконструкция; Л — скелет (А — Clack, 1995; Б, В — Clack, Coates, 1993; Г, Д — Jarvik, 1996; Е — Schultze, 1997; Ж — Ahlberg et al., 1994; З — Ahlberg, Clack, 1998; И — Panchen, 1991; К — Milner et al., 1986; Л — Ahlberg, Milner, 1994).



широкий, с приблизительно равными по длине предглазничной и заглазничной частями. В крыше черепа отсутствует межвисочная кость, заднетеменная кость непарная. Ушная вырезка небольшая, здесь, скорее всего, располагалось брызгальце, а не барабанная перепонка, как у более продвинутых тетрапод. В области ушной вырезки сохранены мелкие окостенения жаберной крышки — предкрышечная и подкрышечная кости. У некоторых форм (*Acanthostega*) известны окостенения жаберных дуг. На черепе органы боковой линии были заключены в костные каналы, как у рыб. Мозговая коробка полностью окостенела, за исключением носовых и слуховых капсул. Как у рипидистий, ее обонятельно-клиновидный (атмосфеноидный) отдел обособлен от затылочно-ушного (отико-окципитального) при помощи шва. Затылочный мышцелок вогнутый, хорда проникала сквозь него в череп, где достигала области гипофиза. Небо открытое спереди (в районе предчелюстных костей) и закрытое сзади, межкрыловидные ямы не развиты. Наружные ноздри расположены у края челюстей, хоаны открываются вблизи от них, прямо за зубным рядом. Зубы лабиринтодонтного типа. Челюстные зубы крупные, конические. На сошниках, нёбных и наружных крыловидных костях имеется продольный ряд более мелких зубов. Позвонки рахитомные, слабо пережимающие хорду. Позвоночник плохо дифференцирован: шейный, а иногда и крестцовый отделы (например, у *Acanthostega*) не выражены. В туловищном отделе не менее 20, в хвостовом около 30 позвонков. Ребра расширены; у *Ichthyostega*, налегая друг на друга, они образуют подобие панциря. Хвостовой плавник поддерживался внутренним скелетом (невральными и гемальными дугами) и костными несегментированными лучами кожного происхождения. Пояса конечностей массивные. В плечевом поясе хорошо развиты ключица, межключица и клейтрум, иногда сохраняется аноклейтрум (*Acanthostega*) как реликт прошлой связи пояса с черепом. Коракоид объединен с лопаткой в скапулокоракоид. Тазовый пояс слагают подвздошная, лобковая и седалищная кости, он был либо закреплен на позвоночник (*Ichthyostega*), либо лежал свободно в мускулатуре тела (*Acanthostega*). Количество пальцев варьирует от пяти до восьми.

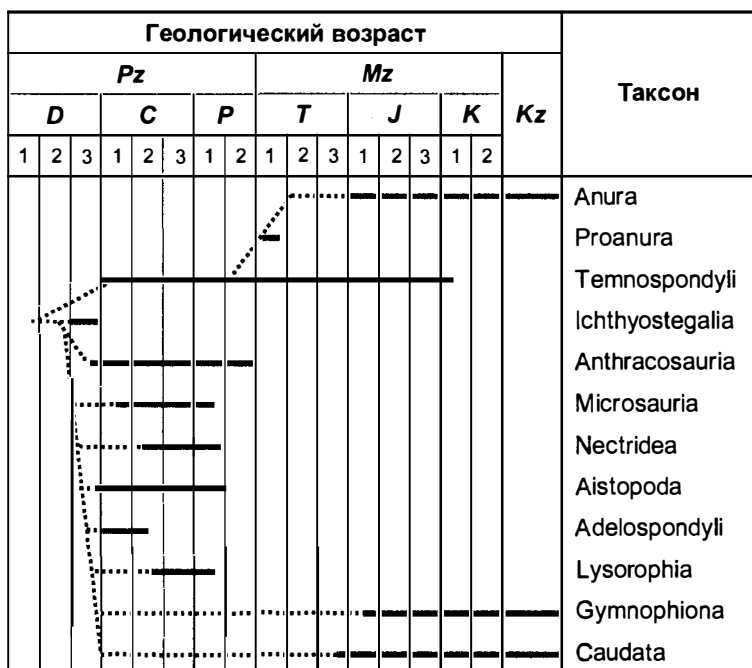
Замечания. Некоторые признаки специализации, такие как утрата межвисочной кости и наличие непарной заднетеменной кости, не позволяют рассматривать ихтиостегалий в качестве непосредственных предков более продвинутых тетрапод — амфибий.

КЛАСС АМФИБИИ. ЗЕМНОВОДНЫЕ

Общая характеристика. Низшие тетраподы, жизнь которых тесно связана с водной средой. Большинство земноводных откладывают икру, которая не имеет плотных оболочек и развивается в воде (анамниотическое яйцо). Вылупляющиеся из икры личинки обитают в воде и по строению практически не отличаются от рыб (имеют плавники, жабры, органы боковой линии, двухкамерное сердце и т. д.). Их развитие идет с превращением (метаморфозом), в ходе которого исчезают особенности водной организации и приобретаются черты наземных животных (тетраподные черты). Постепенно формируются конечности наземного типа, исчезают жабры и закладываются легкие, развиваются легочный круг кровообращения и трехкамерное сердце (два предсердия и один желудочек), дифференцируется позвоночник. Однако у многих водных амфибий половозрелые особи могут сохранять некоторые личиночные черты, такие формы называются педоморфными (или неотеническими). Подавляющее большинство взрослых земноводных дышат легкими. Их вентиляция осуществляется при помощи объемистой ротовой полости, которая работает как насос, проталкивая воздух в легкие (нагнетающий механизм дыхания, сформированный на базе гулярного аппарата рыб). Кожа амфибий слабо ороговевает и характеризуется большим количеством слизистых желез, которые поддерживают ее во влажном состоянии, обеспечивая интенсивный газообмен — кожное дыхание. Особенности строения кожи амфибий таковы, что они не могут уходить далеко от воды или, по крайней мере, должны держаться влажных местообитаний. Большинство амфибий заселяют пресноводные водоемы и разнообразные околородные биотопы, многие живут во влажных тропических лесах. Лишь незначительное число видов приспособилось к жизни в засушливом климате. Взрослые амфибии практически всегда являются хищниками — охотниками на относительно мелких животных (они не способны расчленять пищу и заглатывают добычу целиком). Личинки хищные или у некоторых форм, например у лягушек, растительноядные.

Состав (табл. 8). Три подкласса — *Batrachomorpha* (Дугопозвонковые), *Lepospondyli* (Тонкопозвонковые) и *Batrachosauria* (Батрахозавры), а также отряд *Microsauria* (Микрозавры) и некоторые другие амфибии (*Crassigyrinus*) спорного систематического

Таблица 8. Филогения низших тетрапод.



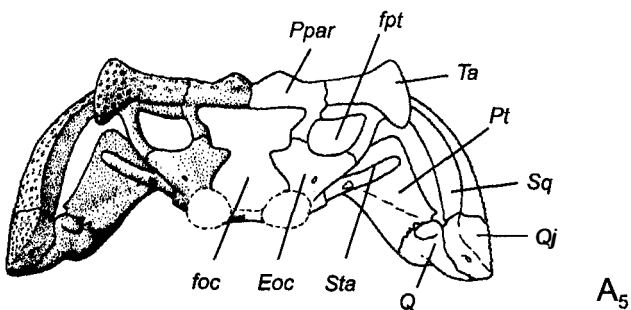
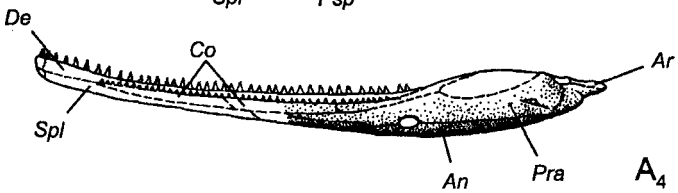
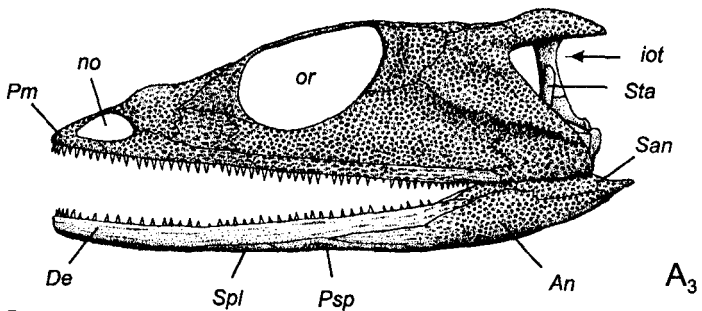
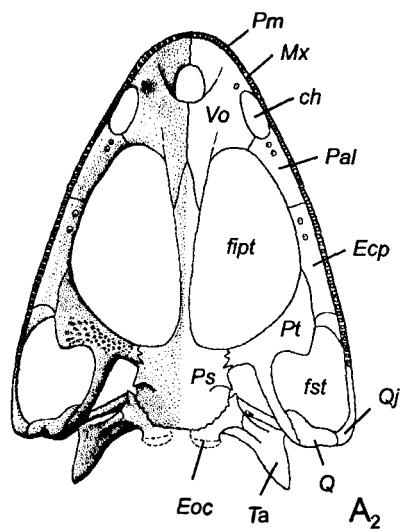
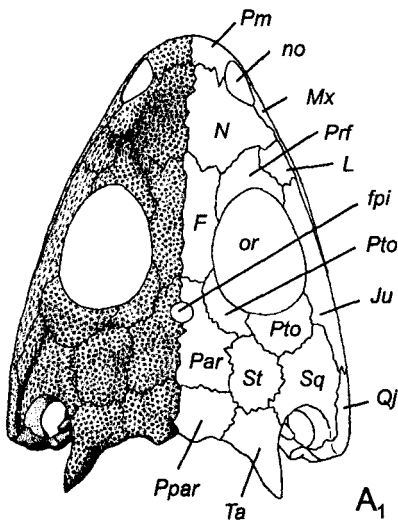
го положения. Конкретные филогенетические связи между подклассами не ясны.

Возраст. Поздний девон — современность.

Особенности строения (рис. 47, 48). Череп изначально стегальный, с терминально расположенными ноздрями, небольшими глазницами и теменным отверстием. Набор покровных костей несколько уменьшен в сравнении с рипидистиями (утрачены многие окостенения в области рыла и большая часть костей жаберной крышки). На чешуйчатой кости многих амфибий имеется небольшая вырезка (ушная вырезка) — место крепления барабанной перепонки. По строению височной области различают два типа черепов: 1 — латитабулярный тип характеризуется уменьшенной табличной костью, которая отделена от теменной кости разросшейся надвисочной; 2 — ангустиитабулярный тип

Рис. 47. Строение черепа амфибий (на примере темноспондила).

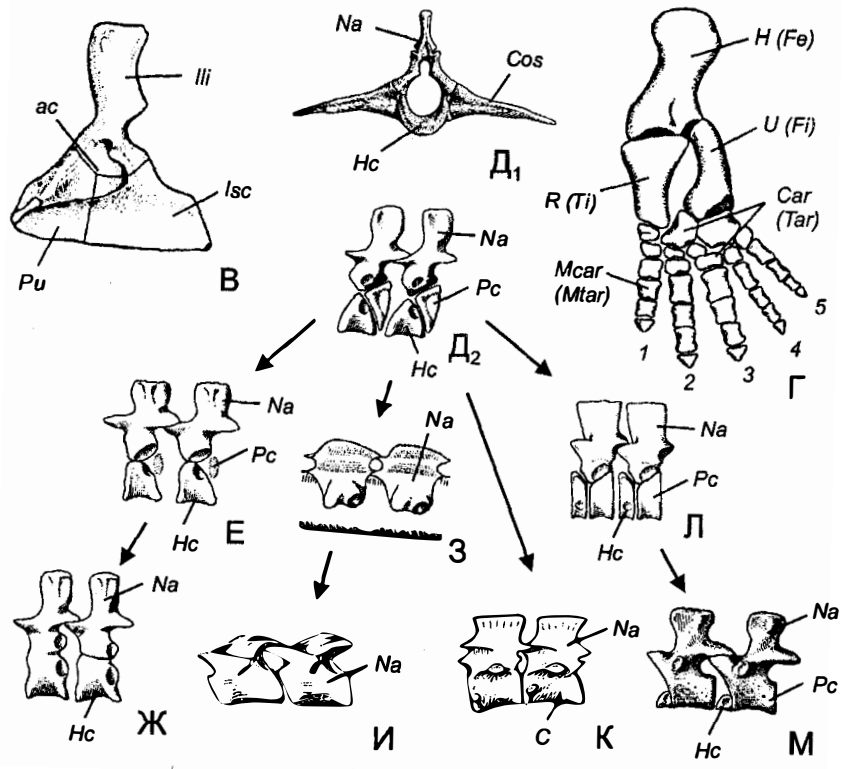
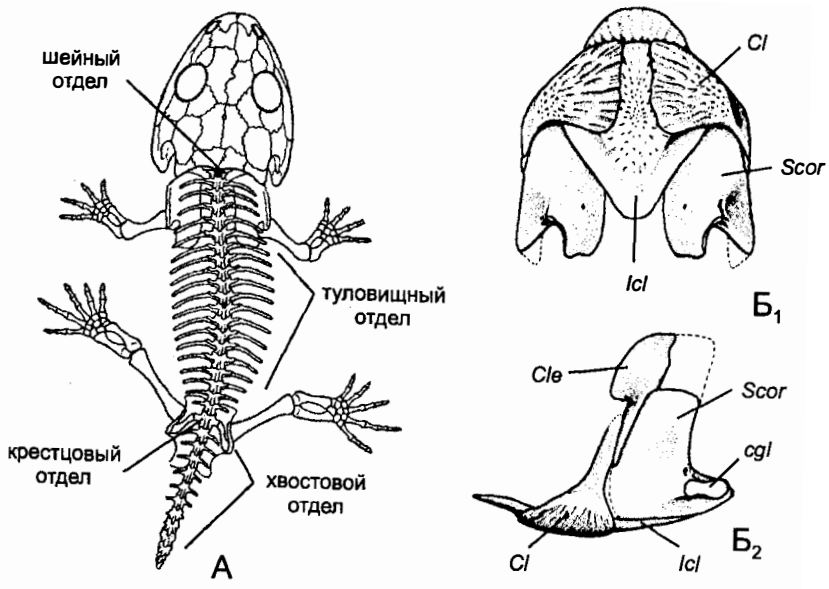
A — *Lapillopsis* (р. триас): A₁ — череп, вид сверху; A₂ — череп, вид снизу; A₃ — череп, вид сбоку; A₄ — нижняя челюсть, вид с внутренней стороны; A₅ — череп, вид сзади (A — Yates, 1999).



отличается наличием крупной табличной кости, образующей широкий контакт с теменной. По форме череп земноводных обычно широкий и уплощенный сверху; это связано с большими размерами ротовой полости, участвующей в нагнетании воздуха в легкие. Мозговая коробка без интракраниального сустава. У примитивных групп амфибий стремя сохранить большие размеры и выполняет функцию закрепления мозговой коробки на крышу черепа (в ее щечной области), у продвинутых амфибий это маленькая палочковидная звукопроводящая косточка, расположенная между барабанной перепонкой и внутренним ухом. Зубы амфибий первично размещались двумя рядами (один — на челюстных костях, другой — на костях нёба), вторично — могут отсутствовать. Зубы конические, дифференцированные только по величине, акродонтные или плевродонтные по характеру крепления. По строению различают три основных типа зубов: 1) лабиринтодонтные — цельные зубы со складчатым дентином; 2) педицилярные — зубы, основание и вершина которых соединены подвижной зоной неминерализованной ткани, дентин не складчатый; 3) непедицилярные — цельные зубы, дентин не складчатый. Затылочный сустав у некоторых форм земноводных одиночный, у большинства — парный (в последнем случае его сочленовные поверхности расположены на широко расставленных боковых затылочных костях). Шейный отдел позвоночника состоит из одного позвонка, редко из двух позвонков, различающихся по форме: передний из них называется атлантом (*atlas*), задний — эпистрофеем (*epistropheus*, или *axis*). В крестцовом отделе у большинства амфибий имеется только один позвонок. Изначально (и у большинства таксонов) позвонки двояковогнутые (амфицельные), с отверстием для хорды. Они крайне вариabельны по составу слагающих их элементов, что издавна кладется в основу разделения земноводных на соподчиненные группы. Выделяют следующие основные типы позвонков: 1) рахитомный — наиболее примитивный тип, унаследованный от рипидистий;

Рис. 48. Строение посткраниального скелета амфибий.

А — *Micropholis* (р. триас), скелет. Б — *Dendrerpeton* (п. пермь), плечевой пояс: Б₁ — вид снизу, Б₂ — вид сбоку. В — темноспондил *Eryops* (п. пермь), тазовый пояс, вид сбоку. Г — схема строения конечности тетрапод (в скобках — кости задней конечности). Д-М — типы позвонков амфибий (Д₁ — вид спереди, Д₂-М — вид сбоку): Д — рахитомный, Е, Ж — стереоспондильный, З, И — апсидоспондильный, К — лепоспондильный, Л — эмболомерный, М — гастрокентральный (А — Быстров, 1957; Б — Holmes et al., 1998; В — Ромер, Парсонс, 1992; Г — Jarvik, 1952; Д-М — Быстров, 1957 и др.).



тело позвонка образовано тремя окостенениями: передним непарным гипоцентром (серповидным элементом, подстилающим хорду) и задним парным плевроцентром (двумя элементами, лежащими по бокам от хорды); невральные дуги сохраняют самостоятельность; 2) стереоспондильный — плевроцентры редуцированы, гипоцентр увеличен и образует полное дисковидное тело позвонка; невральные дуги соединены с ним швами; 3) эмболомерный — тело позвонка состоит из двух самостоятельных дисков, один образован гипоцентром, другой — сросшимися плевроцентрами; невральная дуга вклинивается между ними; 4) гастроплоцентральный — тип позвонка, развившийся из эмболомерно в результате усиления плевроцентрального диска и редукции гипоцентрального диска; последний теряет связь с невральной дугой и в виде серповидного тела (интерцентра) лежит внизу позвонка; 5) апсидоспондильный (= нотоцентральный) — плевроцентров и гипоцентра нет, тело позвонка сформировано разросшимся основанием невральной дуги; 6) лепоспондильный — тип позвонка, тело которого, в отличие от всех вышеперечисленных типов, развивается без хрящевой стадии; оно закладывается вокруг хорды как единое тонкое костное кольцо.

Замечания. В настоящее время широкое распространение получила идея объединения всех современных амфибий (отряды Хвостатые, Безногие и Бесхвостые) в особый класс *Lissamphibia* (Лиссамфибии). Она основана на морфологическом сходстве современных земноводных и, в частности, на спорном постулате, что всем им свойственны педицилярные зубы. Эта точка зрения практически не аргументирована палеонтологическими данными, и поэтому такое объединение представляется искусственным.

ПОДКЛАСС ВАТРАСНОМОРФНА (APSIDOSPONDYLI). ДУГОПОЗВОНКОВЫЕ

Состав. Три отряда — *Temnospondyli* (Темноспондильные), *Proanura* (Первичнобесхвостые) и *Anura* (Бесхвостые). Последние два отряда происходят от одной из групп темноспондиллов (*Eurozoidea*) и обычно объединяются в надотряд *Salientia* (Прыгающие).

Возраст. Ранний карбон — современность.

Особенности строения. Скелет в основном костный, но в эволюции наблюдается тенденция к его вторичному охрящевению. Череп изначально латитабулярный. Ушная вырезка обычно хоро-

шо выражена. У примитивных форм позвонки рахитомные, у продвинутых — стереоспондильные или апсидоспондильные. У всех батрахоморфов передние конечности четырехпалые, задние — пятипалые. Фаланговая формула обычно 2:3:3:3 для кисти и 2:3:3:3:3 для стопы, иногда число фаланг может быть уменьшено.

Отряд *Temnospondyli*. Темноспондильные

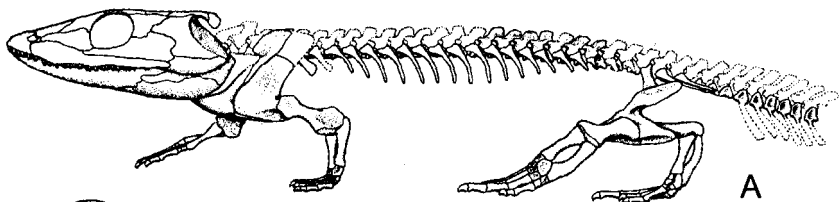
Общая характеристика. Многочисленные саламандроподобные или крокодилоподобные батрахоморфы, освоившие разнообразные пресноводные, околородные и даже прибрежморские местообитания. Преимущественно рыбаодные хищники, от средних до крупных (длина тела 0,5–3 м).

Состав. Около 15 надсемейств (*Golosteoidea*, *Eryopoidea*, *Capitosauroida*, *Trematosauroida*, *Plagiosauroida* и др.); приблизительно 170 родов. Раньше выделяли два подотряда — *Rhachitomi* (Рахитомные) и *Stereospondyli* (Стереоспондильные), которые, как теперь известно, представляют собой не филогенетические линии, а соответственно примитивный и продвинутый уровни организации темноспондиллов.

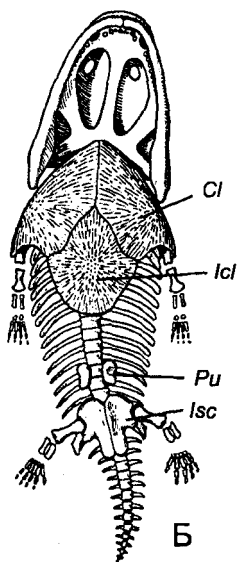
Возраст. Ранний карбон — ранний мел.

Распространение. Все материки, включая Антарктиду.

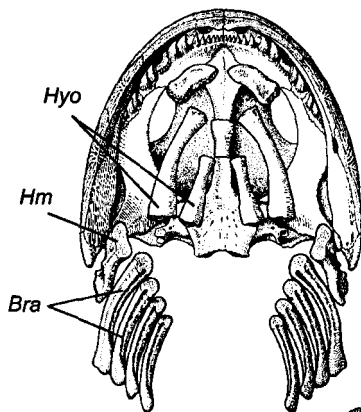
Особенности строения (рис. 47, 49). Череп обычно очень крупный, стегальный, с почти полным набором характерных для ранних тетрапод покровных костей. В крыше черепа ранних форм сохраняется межвисочная кость. Заднетеменная кость парная. Щечная область неподвижна. Теменное отверстие обычно развито. Органы боковой линии, как правило, имелись, они располагались на поверхности костей черепа в открытых бороздах (а не в замкнутых каналах, как у рыб), что, возможно, является признаком вторичноводности. Мозговая коробка у продвинутых родов преимущественно хрящевая. Небо с широко расставленными хоанами, сзади оно открыто большими межптеригоидными ямами. Зубы лабиринтодонтные. Челюстные зубы относительно мелкие. На краевых костях неба, как правило, имеются крупные клыки, парные или соседствующие с ямкой замещающего зуба. У примитивных родов затылочный сустав одинарный, у продвинутых — парный. Позвонки состоят из нескольких костных элементов, преобладающим из которых постепенно становится гипоцентр; у примитивных форм они рахитомные, у продвинутых — стереоспондильные. Шейный отдел представлен комплексом атлант-эпистрофей, состоящим из нескольких автономных элементов (гипоцентров, плевроцентров и дуг позвонков). В крест-



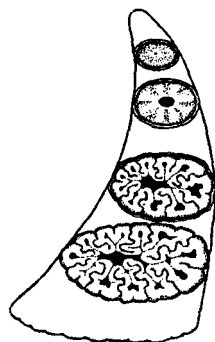
A



Б



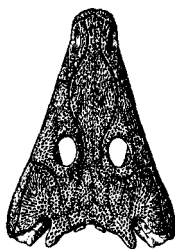
В



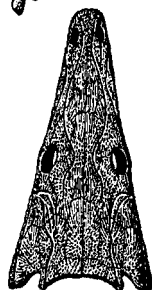
Г



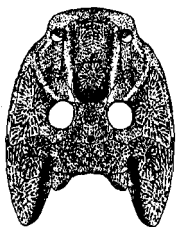
Д



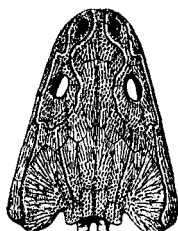
Е



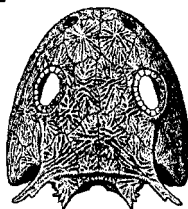
Ж



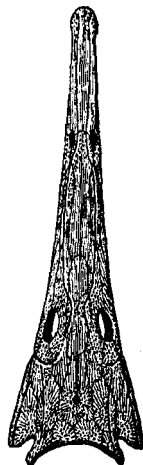
З



И



К



Л



М



Н

цовом отделе один позвонок. Ребра короткие. Ключица и межключица плоские и широкие, они образуют подобие грудного щита. Скапулокораконд частично остается хрящевым. В тазовом поясе лобковый элемент обычно также сложен хрящом. Много хрящевых элементов присутствует и в скелете конечностей (в области запястья и предплюсны). Брюхо обычно покрыто V-образными рядами костных чешуек, аналогичные чешуйки часто имеются и на спине.

Разнообразие. Голостеиоды (*Golosteioidea*) — примитивные карбоновые темноспондилы, имеющие ряд признаков, характерных для ихтиостегалий: череп умеренно длинный, межвисочной кости нет, затылочный мыщелок непарный. У ранних представителей ушная вырезка отсутствует. Голостеиоды были вторичноводными животными с длинным туловищем (до 40 предкрестцовых позвонков) и относительно маленькими конечностями.

Эриопиды (*Eryopoidea*) — большая группа рахитомных темноспондиллов (*Eryops*, *Stegops*, *Clamorosaurus*), доминировавшая среди земноводных в позднем карбоне и ранней перми. К ней относятся разнообразные водные, полуводные, а также полуназемные формы. Последняя группа включает роды темноспондиллов, наиболее приспособленные к жизни на суше. Череп у таких “сухопутных” родов сравнительно высокий, иногда с крупным отверстием в височной области (*Sacops*). Ушные вырезки большие. Каналы боковой линии обычно отсутствуют. Лобковые элементы тазового пояса костные. Конечности массивные, относительно длинные. Спина часто покрыта панцирем из одного-двух рядов костных пластин.

Капитозавроиды (*Capitosauroida*) — пресноводные пермско-триасовые темноспондилы, преимущественно пассивные хищники придонной зоны. Череп умеренно вытянутый и уплощенный (*Benthosuchus*), часто очень крупный. У некоторых форм (*Mastodonsaurus*) длина головы достигала 125 см при общей

Рис. 49. Темноспондильные амфибии.

А — *Dendrerpeton* (п. пермь), скелет. Б — *Metoposaurus* (п. триас), скелет, вид снизу. В — *Dvinosaurus* (п. пермь), череп, вид снизу. Г — строение лабиринтодонтного зуба. Д-М — черепа темноспондиллов, вид сверху: Д — *Batrachosuchus* (р. триас), Е — *Benthosuchus* (р. триас), Ж — *Trematosaurus* (р. триас), З — *Clamorosaurus* (п. пермь), И — *Metoposaurus* (п. триас), К — *Stegops* (ср. карбон), Л — *Aphaneramma* (р. триас), М — *Plagiosternum* (ср. триас). Н — *Eryops* (п. пермь), реконструкция (А — Holmes et al., 1998; Б, М — Быстров, 1957; В — Bystrow, 1947; Г, Д, Ж, И-Л — Bystrow, 1938; Е — Bystrow, 1935; З — Губин, 1982; Н — Шмальгаузен, 1964).

длине тела около 3 м. Предглазничная область черепа удлинена, глазницы лежат в задней его половине и приближены к медиальной линии. Позвонки рахитомные или стереоспондильные. Конечности небольшие относительно размеров туловища.

Трематозавроиды (*Trematosauroidea*) — широко распространенные нижнетриасовые темноспондилы, активные хищники прибрежной зоны морей. У типичных форм (*Trematosaurus*, *Arhaneramma*) череп узкий, клиновидно вытянутый (длина до 70 см). Глазницы расположены латерально. Каналы боковой линии хорошо развиты.

Плагхозавроиды (*Plagiosauroidea*) — уклоняющаяся группа вторичноводных темноспондиллов, известная в основном из триасовых отложений Европы (*Plagiosternum*). Эти амфибии отличаются резко расширенным черепом, ширина которого нередко в 2,5 раза превышает его длину. Предглазничный отдел черепа короткий. Глазницы очень большие. Ушная вырезка обычно отсутствует. Каналы боковой линии развиты. Тела позвонков имеют особое строение. Они представляют собой цилиндры (часто без хордального канала), образованные за счет слияния плевроцентров с гипоцентром. Спина часто покрыта панцирем из орнаментированных костных пластинок.

Замечания. До недавнего времени темноспондиллов принято было объединять с батрахозаврами в особую группу *Labyrinthodontia* (Лабиринтодонты). Действительно, все эти животные имеют ряд сходных черт. К ним относятся: стегальный череп с большим числом покровных костей, лабиринтная складчатость дентина, парные клыки на краевых костях нёба, ушная вырезка по заднему краю черепа, многоэлементные позвонки и т. д. Однако все эти признаки являются примитивными, унаследованными от общих предков, поэтому они не могут быть использованы для филогенетических построений. Различия в строении конечностей и их поясов, наблюдаемые у темноспондиллов и батрахозавров, указывают на то, что эти группы амфибий разошлись в эволюции на очень ранних ее этапах, возможно, еще на уровне рыб.

Надотряд *Salientia*. Прыгающие

Состав. Два отряда — *Proanura* (Первичнобесхвостые) и *Anura* (Бесхвостые). Первый отряд несомненно является предковым для второго.

Возраст. Ранний триас — современность.

Особенности строения (рис. 50, А–В). Скелет частично хрящевой. Число костей крыши черепа сильно уменьшено: отсут-

ствуют слезная, предлобная, заднелобная, заглазничная, височные, заднетеменная и табличная кости. Имеется височное отверстие, слитое с глазницей в орбито-темпоральное окно. Лобная кость сращена с теменной (fronto-parietale); теменного отверстия нет. Ушная вырезка широкая, слуховая косточка тонкая (характерна хорошо развитая барабанная перепонка). Некоторые отделы мозговой коробки не окостеневают: отсутствуют основная клиновидная, основная затылочная и верхняя затылочная кости. Зубы плевродонтные, конические, без складчатого дентина (у Anura — педицилярные). Позвонки апсидоспондильные. Шейный позвонок один. Клейтрум и ключица узкие, межключица отсутствует. Коракоид и лопатка обычно обособлены друг от друга (исключение — Proanura). Подвздошные кости удлинены, лобковая область тазового пояса хрящевая. Конечности хорошо развиты, задние обычно значительно длиннее передних.

Отряд Proanura. Первичнобесхвостые

Общая характеристика. Примитивные представители надотряда Salientia, сохраняющие рудимент хвоста. Вероятно, полуводные формы, слабо специализированные к передвижению прыжками. Длина тела около 10 см.

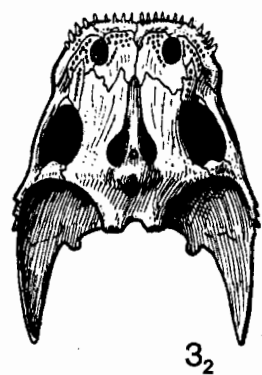
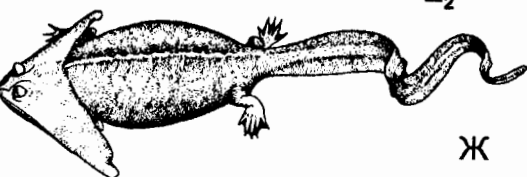
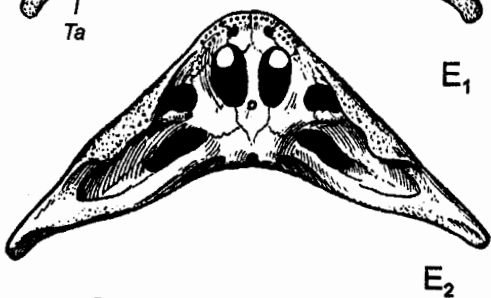
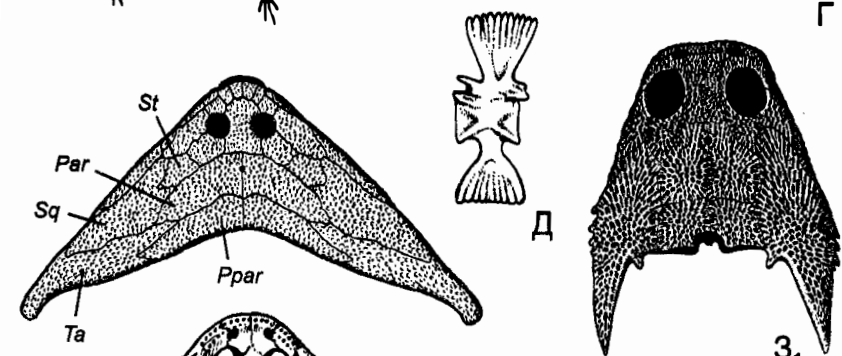
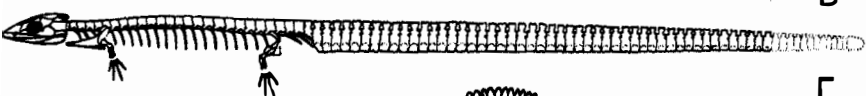
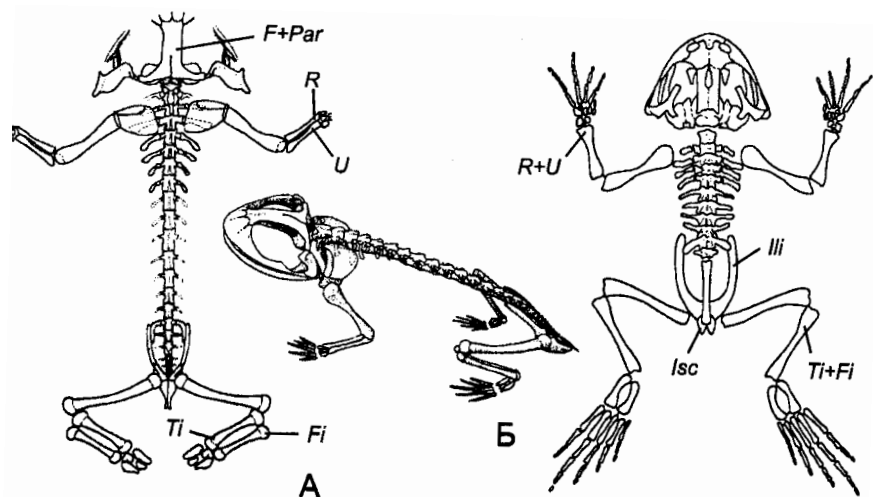
Состав. Одно семейство, два рода.

Возраст. Ранний триас.

Распространение. Мадагаскар и Восточная Европа.

Особенности строения (рис. 50, А, Б). Скелет наиболее известного представителя (*Triadobatrachus*) имеет некоторые черты, общие с бесхвостыми амфибиями. Это параболический по форме череп с очень широкими орбито-темпоральными и межкрыловидными окнами и с едиными лобно-теменными костями, относительно короткий позвоночный столб, удлинённые подвздошные кости таза и т. д. В то же время у первичнобесхвостых сохранились многие особенности примитивной организации. Так, в черепе имеются квадратная и заднеушная кости, отсутствующие у бесхвостых. В туловище насчитывается 16 позвонков (включая шейный и крестцовый). Имеется хвостовой отдел, состоящий не менее чем из шести позвонков. Позвонки только амфицельные. Задние конечности лишь немного длиннее передних. Кости предплечья (локтевая и лучевая), так же как и кости голени (большая и малая берцовые), не сращены. Предплюсна удлинена, но не образует дополнительного сегмента конечности.

Замечания. Европейский представитель отряда (*Czatkobatrachus*) описан в 1998 г. по фрагментарным остаткам из ниж-



него триаса Польши. Он чуть моложе, чем мадагаскарский *Triadobatrachus*, и более продвинутый по строению посткраниального скелета. По уровню организации европейский род занимает промежуточное положение между *Triadobatrachus* и бесхвостыми амфибиями.

Отряд Апуга. Бесхвостые

Общая характеристика. Самые многочисленные современные амфибии (лягушки, жабы, квакши), консервативные по строению, но различающиеся по образу жизни. Освоили различные водные и наземные биотопы, есть плавающие, древесные и роющие формы. Приспособлены к передвижению прыжками и плаванию толчками задних конечностей. Для индивидуального развития характерен быстрый (катастрофический) метаморфоз. Личинка-головастик по форме тела, внутреннему строению, характеру питания резко отличается от взрослой особи. Длина тела от 1,5 до 30 см.

Состав. Четыре подотряда, около 25 семейств (из них три ископаемые), более 50 ископаемых и 330 современных родов.

Возраст. Ранняя юра — современность.

Распространение. Все материки, кроме Антарктиды.

Особенности строения (рис. 50, В). Череп широкий и короткий. Квадратной и заднеушной костей нет. Позвонки различны по форме сочленовных поверхностей: двояковогнутые (амфицельные), передневогнутые (процельные), задневогнутые (опистоцельные) и, иногда, двояковыпуклые. Туловищных позвонков от 5 до 11. Тела крестцового и близких к нему предкрестцовых позвонков часто слиты в единый блок, образующий сложный крестец (*synsacrum*). Хвостовые позвонки слиты в единую кость уростиль (*urostyle*), она расположена в туловище между очень длинными подвздошными костями таза. Ребра сохраняются лишь у самых примитивных форм. Задние

Рис. 50. Первичнобесхвостые амфибии (А, Б), бесхвостые амфибии (В) и нектридеи (Г-З).

А, Б — *Triadobatrachus* (р. триас): А — скелет, вид сверху; Б — реконструкция скелета. В — *Notobatrachus* (п. юра), скелет. Г — *Ptyonius* (ср. — п. карбон), скелет. Д — *Sauropleura* (ср. карбон), позвонок, вид сбоку. Е, Ж — *Diplocaulus* (пермь): Е₁ — череп, вид сверху; Е₂ — череп, вид снизу; Ж — реконструкция. З — *Diceratosaurus* (ср. карбон), череп: З₁ — вид сверху; З₂ — вид снизу (А, Б — Rage, Rosek, 1989; В — Müller, 1966; Г — Hook, Baird, 1996; Д — Bossy, 1876; Е₁ — Быстров, 1957; Е₂, З — Bystrow, 1935; Ж — Cruickshank, Skews, 1980).

конечности обычно значительно длиннее передних. Кости предплечья и кости голени срастаются между собой. Удлиненные косточки предплюсны (tibiale и fibulare) образуют дополнительный рычаг конечности.

Замечания. Наиболее древние представители бесхвостых амфибий известны из нижнеюрских отложений Америки: южноамериканский род *Vieraella* и североамериканский род *Prosalirus*.

ПОДКЛАСС LEPOSPONDYLI (URODELIDIA). ТОНКОПОЗВОНКОВЫЕ

Состав. Шесть отрядов — Nectridea (Нектридеи), Aistopoda (Аистоподы), Adelospondyli (Аделоспондилы), Lysorophia (Лисорофы), Gymnophiona (Безногие) и Caudata (Хвостатые). Происхождение и филогенетические связи этих групп не ясны.

Возраст. Ранний карбон — современность.

Особенности строения (рис. 50, Г-З; 51). Череп ангустигитабулярного типа. Ушная вырезка, полость среднего уха и барабанная перепонка отсутствуют; слуховая косточка массивная. Крыша черепа в большинстве линий претерпевает редукцию (часто с образованием височного окна), теменное отверстие обычно утрачено. Дентин зубов не несет складчатости. Позвонки лепоспондильные. Шейный позвонок один, он представляет собой единое окостенение. Фаланговая формула — 2:3:3:3 для кисти и 2:3:3:3:3 для стопы, как у батрахоморфов; у некоторых форм наблюдается редукция или увеличение числа фаланг.

Отряд Nectridea. Нектридеи

Общая характеристика. Тритоноподобные постоянноводные лепоспондилы, с небольшими конечностями и длинным уплощенным с боков хвостом, служившим главным органом движения. Длина тела от 20 см до 1 м.

Состав. Три семейства, около 15 родов.

Возраст. Средний карбон — ранняя пермь.

Распространение. Европа, Африка и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 50, Г-З). У примитивных форм череп удлиненный и узкий, у продвинутых родов — короткий и расширенный. Крыша черепа полная, близкая к лабиронтодонтному типу (утрачена только часть височных костей). Теменное отверстие имеется. Нередко на костях черепа заметны

желобки органов боковой линии. У многих родов разрастающиеся чешуйчатые и табличные кости образуют на черепе длинные заднебоковые рога. Исходный внутричерепной кинетизм (передняя часть морды могла подниматься и опускаться) у поздних специализированных форм утрачен. Зубы мелкие, имеются как на краях челюстей, так и на внутренних костях нёба. Туловище относительно короткое (13–30 позвонков); хвост часто более чем в два раза (50–100 позвонков) длиннее туловища, реже укорочен (около 30 позвонков). Невральные дуги высокие, уплощенные с боков. В передней части туловища они несут дополнительные сочленовные отростки, расположенные выше зигапофизов. Гемальные дуги хвоста сходны с невральными по форме. Конечности хорошо развиты. У ранних примитивных форм (например, *Urocordylus*) в кисти пять пальцев, у продвинутых — четыре пальца. Туловище обычно покрыто панцирем из отдельных чешуек.

Отряд Aistopoda. Аистоподы

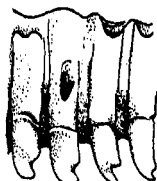
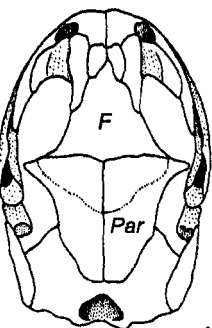
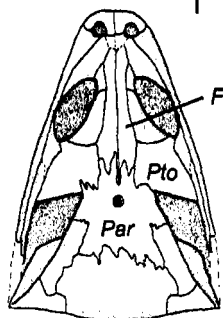
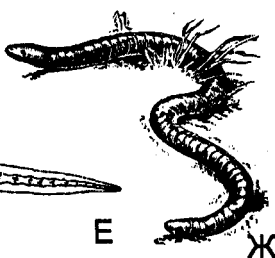
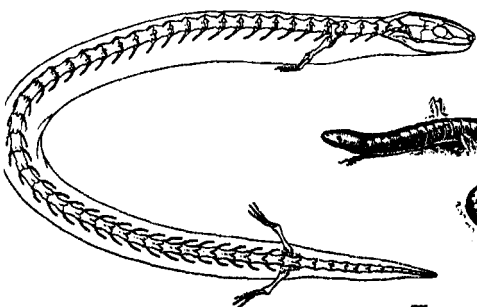
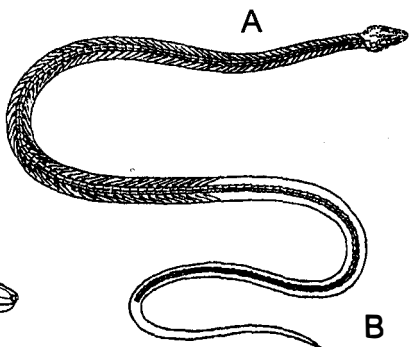
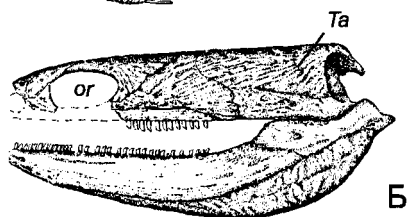
Общая характеристика. Специализированные безногие лепоспондилы с длинным змеевидным телом. Возможно, обитатели суши. Длина тела от 30 см до 1 м.

Состав. Три семейства, 6 родов.

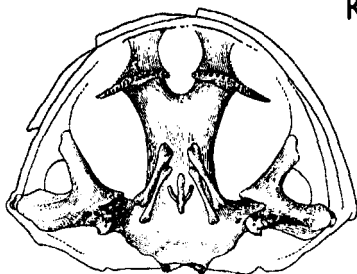
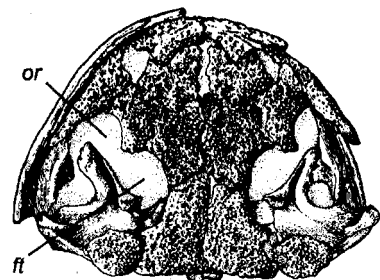
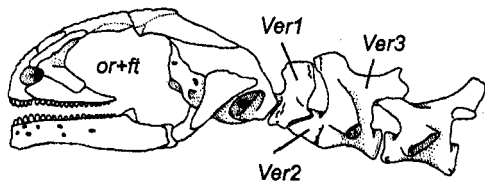
Возраст. Ранний карбон — ранняя пермь.

Распространение. Европа и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 51, В–Д). Череп узкий и удлиненный. Он имеет ажурную конструкцию вследствие редукции костей височной области и развития на их месте фонтанелей. Дорсальная часть крыши черепа тоже редуцирована и нередко состоит всего из трех костей: носовой, лобной и теменной. У большинства форм квадратная, крыловидная и наружная крыловидная кости слиты в единый палато-квадратный комплекс. Парасфеноид может быть слит с основанием мозговой коробки, которая окостеневает частично или полностью. Затылочный мышцелок непарный, в виде округлого углубления, в которое входил зубовидный отросток первого позвонка. Следов органов боковой линии на костях черепа нет. Зубы мелкие, цилиндрические. Число позвонков колеблется в пределах 100–250. Конечности полностью утрачены. Остатки плечевого пояса описаны лишь у отдельных видов *Ophiderpeton* и *Phlegethontia*, остатки тазового пояса не известны. Ребра длинные и тонкие. На спине и брюхе чешуйный панцирь, у продвинутых форм он может отсутствовать.



3



Отряд *Adelospondyli*. Аделоспондилы

Общая характеристика. Немногочисленные аберрантные лепоспондилы с длинным туловищем; возможно, безногие. Водные формы; предположительно питались мелкими организмами, процеживая воду между зубов. Длина тела около 30 см.

Состав. Два семейства, четыре рода.

Возраст. Ранний — средний карбон.

Распространение. Западная Европа (Британские о-ва).

Особенности строения (рис. 51, А, Б). Череп длинный, глазницы расположены вблизи его переднего края. Крыша черепа достаточно полная. Ее особенность — расположение заглазничной кости вне края глазницы и наличие крупной табличной (?) кости, занимающей место утраченных чешуйчатой и надвисочной. Жаберный аппарат (жаберные дуги) хорошо развит. Зубы мелкие, уплощенные с боков, с отогнутой назад вершиной; краевые расположены плотно друг к другу. Тела позвонков с отверстием для хорды. Туловищные позвонки с короткими ребрами, их не менее 70. Плечевой пояс состоит из костных ключиц и межключицы. Остатков конечностей не обнаружено. Брюшная сторона тела покрыта мелкими костными чешуйками.

Отряд *Gymnophiona*. Безногие

Общая характеристика. Червеобразные лепоспондилы, ведущие преимущественно наземный роющий образ жизни (редко встречаются формы, вторично перешедшие к жизни в воде). Размеры от 7 до 150 см.

Состав. Семь семейств, из которых одно ископаемое; три ископаемых и 34 современных рода.

Возраст. Ранняя юра — современность.

Рис. 51. Аделоспондилы (А, Б), аистоподы (В–Д), безногие (Е, Ж) и хвостатые амфибии (З–Л).

А — *Palaeomolgophis* (р. карбон), скелет. Б — *Adelospondylus* (р. карбон), череп, вид сбоку. В — *Dolichosoma* (п. карбон), скелет. Г — позвонок аистоподы. Д — *Lethiscus* (р. карбон), череп, вид сверху. Е — *Eosaecilia* (р. юра), реконструкция скелета. Ж — *Siphonops* (совр.), внешний вид. З — *Amphiuma* (совр.), строение педицилярных зубов. И, К — *Albanerpeton* (р. мел): И — череп, вид сверху; К — череп и шейные позвонки, вид сбоку. Л — *Karaurus* (п. юра), череп: Л₁ — вид сверху; Л₂ — вид снизу (А, Б — Andrews, Carroll, 1991; В — Борисяк, 1906; Г — MsGinnis, 1967; Д — Wellstead, 1982; Е — Jenkins, Walsh, 1993; Ж — Наумов, 1973; З — Romer, Parsons, 1970; И, К — Fox, Naylor, 1982; Л — Ивахненко, 1978).

Распространение. Азия, Африка, Северная и Южная Америка.

Особенности строения (рис. 51, Е, Ж). Череп консолидированный, с плотно сращенными костями, что связано с роющим образом жизни. Крыша черепа сплошная, но с редуцированным числом костей (надвисочная, скуловая и квадратноскуловая кости утрачены, однако возникшая в результате этого височная яма перекрыта чешуйчатой костью). Боковые затылочные кости срастаются с передними ушными и парасфеноидом, образуя комплексную основную кость (*basale*). Глазницы небольшие или отсутствуют (перекрыты разросшимися лобной и челюстной костями). Нижняя челюсть массивная, с длинным засочленовым отростком, служащим для крепления мускулатуры, раскрывающей рот. Зубы конические, непедицилярные, глубоко погруженные в кость. Число туловищных позвонков достигает 270, хвостовых позвонков немного (до 10) или вовсе нет. У большинства форм конечности и их пояса отсутствуют (исключение составляет древнейший представитель отряда — *Eosaecilia*, сохраняющий короткие ноги). Для наземных родов характерен панцирь из округлых костных чешуек, водные формы такого панциря не имеют.

Отряд Caudata. Хвостатые

Общая характеристика. Примитивные тритонообразные и угребобразные лепоспондилы. Постоянноводные, полуводные и сухопутные формы. Метаморфоз длительный и постепенный, личинки мало отличимы от взрослых особей. Многие представители являются педоморфными формами. Размеры варьируют от 5 до 170 см.

Состав. Три—пять подотрядов, около 40 ископаемых и 62 современных рода.

Возраст. Поздняя пермь (?). Поздний триас — современность.

Распространение. Европа, Азия и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 51, З—Л). Череп широкий, с укороченной затылочной частью. Мозговая коробка слабо окостеневает, количество покровных костей черепа невелико. В крыше черепа имеется крупная височная яма, широко сообщающаяся с глазницей. У неотенических форм сохраняются костные жаберные дуги. Зубы обычно педицилярные (за исключением ранних представителей отряда). Позвонки амфицельные или опистоцельные, их тела сращены с невральными дугами. Туловищных позвонков от 20 до 60, хвостовых — около 40. Ребра корот-

кие или отсутствуют. Ключиц и клейтрумов нет. В скелете конечностей и их поясов многие элементы остаются хрящевыми. У водных форм конечности часто сильно редуцированы. Чешуйного панциря нет.

Замечания. Особую группу хвостатых представляет семейство Альбанерпетонтиды (*Albanerpetontidae*), известное из отложений средней юры — миоцена Евразии и Северной Америки. Эти небольшие саламандроподобные амфибии отличаются рядом уникальных черт. Это прежде всего асимметричный охватывающий симфизный замок на зубных костях, непарная лобная кость, три по-особенному устроенных шейных позвонка. Первый шейный позвонок узкий, кольцевидный, напоминает атлант млекопитающих. Он сочленен с телом второго позвонка, который не имеет собственной невральнoй дуги и прирастает к третьему позвонку в форме зубовидного отростка. Особенности скелета позволяют некоторым исследователям выделять альбанерпетонтид в отдельный отряд — *Allocaudata* (Аллокаудаты).

ПОДКЛАСС BATRACHOSAURIA (REPTILIOMORPHA). БАТРАХОЗАВРЫ

Отряд *Anthracosauria* (Антракозавры)

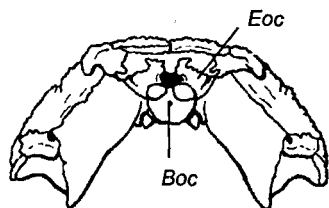
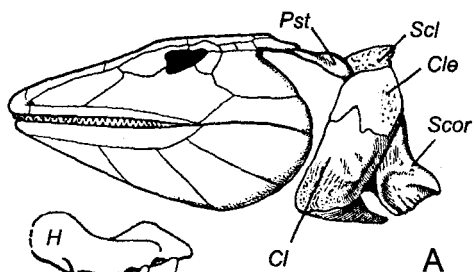
Общая характеристика. Разнообразные водные и полуназемные амфибии, поздние представители которых приобрели некоторые признаки высших позвоночных — амниот. Хищные, преимущественно рыбаодные, формы. Длина тела от 0,1 до 5 м.

Состав. Два подотряда — *Embolomeri* (Эмболомеры) и *Seymouriamorpha* (Сеймуриаморфы), около 50 родов.

Возраст. Поздний девон — поздняя пермь. Ранний триас (?).

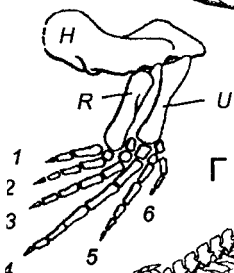
Распространение. Евразия и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 52; 53, А–Ж). Череп обычно более высокий и узкий в сравнении с другими амфибиями. Изначально он стегальный, с ангустистабулярным строением крыши (сходство с лепоспондилами). У продвинутых форм его конструкция может быть сильно преобразована, в частности, могут быть сформированы широкие окна в височной области, а контакт между табличными и теменными костями утерян (*Lanthanosuchus*). Иногда окна присутствуют и в предглазничной области крыши черепа (*Chroniosuchus*). Ушная вырезка и теменное отверстие хорошо развиты. Мозговая коробка окостеневает полно. Небо закрытое или с узкими межптеригоидными ямами. Хоаны сбли-

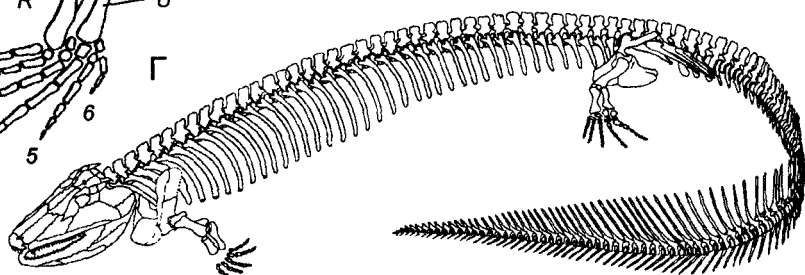


A

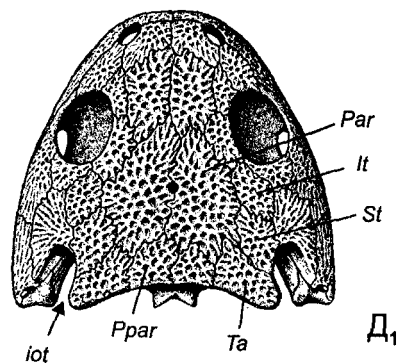
Б



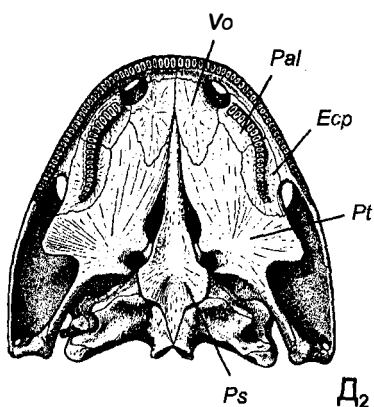
Г



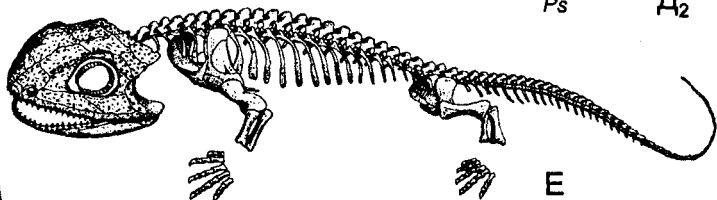
В



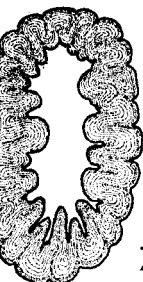
Д₁



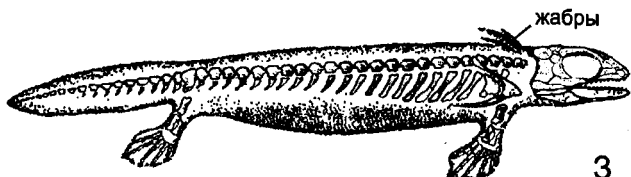
Д₂



Е



Ж



3

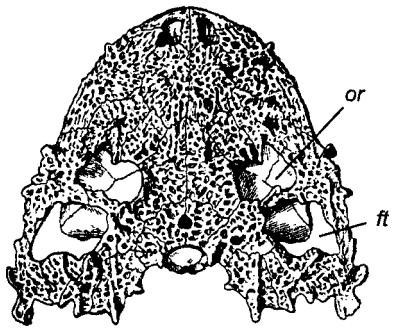
жены. В черепе сохраняется унаследованное от рыб подвижное сочленение костей щечной области с костями теменного щита. Базиптеригоидное сочленение также подвижное. Затылочный мышцелок непарный, вогнутый у эмболомеров и выпуклый у сеймуриаморфов. Зубы лабиринтодонтные. Нёбные зубы либо представлены парными клыками, как у темноспондилов, либо — широкими полосами мелких зубов. Позвонки эмболомерные или гастрокентральные. Передние и задние конечности пятипалые (у позднедевонского рода *Tulerpeton* — шестипалые). Обычная фаланговая формула — 2:3:4:5:3, как у пресмыкающихся. У ряда форм имеется кожный панцирь из костных чешуй и/или гастралий.

Разнообразие. Эмболомеры — это примитивные антракозавры, преимущественно водные формы, нередко достигавшие гигантских размеров. Они обладали короткими конечностями и удлинённым туловищем (до 40 предкрестцовых позвонков). Длинный хвост служил основным органом локомоции, при этом у ряда эмболомеров заново сформировалась лопасть хвостового плавника. Органы боковой линии были хорошо развиты, их отпечатки сохранились на черепе в виде желобков. Позвонки эмболомерные. У некоторых форм (*Palaeogyrinus*) плечевой пояс сохранял связь с черепом через систему покровных окостенений, как у рыб.

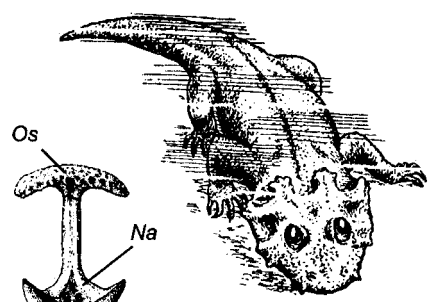
Сеймуриаморфы включают как водных антракозавров, например педоморфных дискозаврисков (*Discosauriscidae*), так и относительно сухопутных сеймурид (*Seymouridae*). Последние по ряду признаков приближаются к амниотам. Это были относительно короткотелые животные (обычно не более 26 предкрестцовых позвонков) с хорошо развитыми конечностями. Следов от органов боковой линии у взрослых форм нет. Позвонки гастрокентрального типа, гипоцентры рудиментарны. Крестцовый отдел позвоночника увеличен до двух позвонков. Ребра отличаются большой длиной, предполагают, что они соединялись с хрящевой грудной клеткой, образуя замкнутую грудную клетку. Таким

Рис. 52. Антракозавры: эмболомеры (А–Г) и сеймуриаморфы (Д–З).

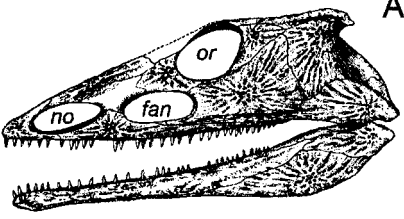
А, В — *Eogyrinus* (ср. карбон): А — череп и плечевой пояс, вид сбоку; В — скелет. Б — *Palaeoherpeton* (ср. карбон), череп, вид сзади. Г — *Tulerpeton* (п. девон), передняя конечность. Д, Ж — *Kotlassia* (п. пермь): Д₁ — череп, вид сверху; Д₂ — череп, вид снизу; Ж — поперечное сечение зуба. Е — *Discosauriscus* (р. пермь), скелет. З — *Ariekanerpeton* (р. пермь), реконструкция личинки (А — Быстров, 1957; Б — Panchen, 1970; В — Panchen, 1972; Г — Лебедев, 1984; Д, Ж — Bystrow, 1944; Е — Spinar, 1952; З — Ивахненко, 1981).



A



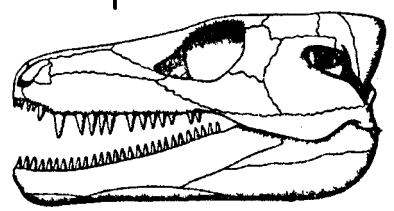
Б



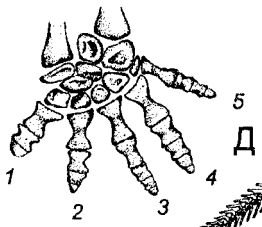
В



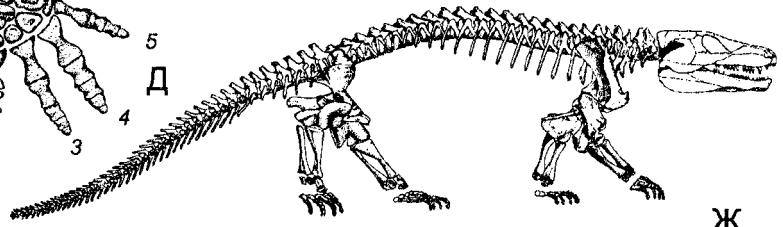
Г



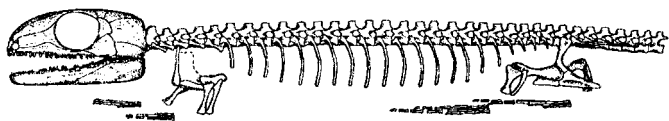
Е



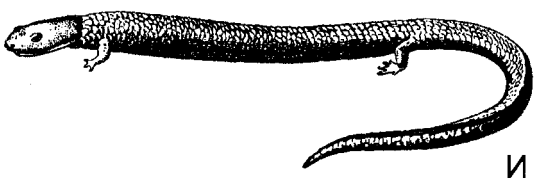
Д



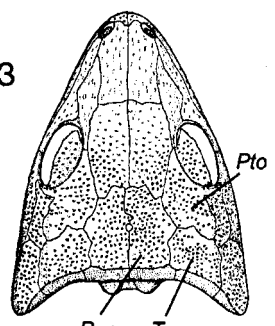
Ж



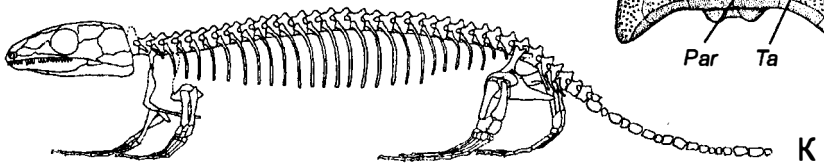
З



И



Л



К

образом, сеймуриды могли обладать всасывающим механизмом вентиляции легких, характерным для высших позвоночных.

Замечания. Некоторых поздних сеймуриаморфов, например пермских лантанозухид (*Lanthanosuchidae*), по ряду признаков сближают с диадектами (*Diadecta*) — группой, рассматриваемой нами среди высших позвоночных. В этом случае указанных животных объединяют в особый отряд *Diadectomorpha* (Диадектоморфы), занимающий промежуточное положение между амфибиями и амниотами. Однако такое объединение представляется не вполне удачным, так как при этом полностью игнорируется такой традиционный критерий для разделения амфибий и амниот, как наличие или отсутствие личиночной стадии в индивидуальном развитии.

AMPHIBIA INCERTAE SEDIS

Отряд *Microsauria*. Микрозавры

Общая характеристика. Древние саламандроподобные амфибии, разнообразные по пропорциям тела. Постоянноводные жабродышащие и наземные (роющие) формы. Размеры малые или средние (10–50 см).

Состав. Два подотряда — *Tuditanomorpha* (Тудитаноморфы) и *Microbrachimorpha* (Микробрахиморфы); 11 семейств, около 30 родов.

Возраст. Ранний карбон — ранняя пермь.

Распространение. Европа и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 53, 3–Л). В скелете сочетаются признаки различных подклассов амфибий. Как у лепоспондилов, крыша черепа ангустиабулярного типа и в ней отсутствует

Рис. 53. Антракозавры-сеймуриаморфы (А–Ж) и микрозавры (З–Л).

А, Б — *Lanthanosuchus* (п. пермь): А — череп, вид сверху; Б — реконструкция. В, Г — *Chroniosuchus* (п. пермь): В — череп, вид сбоку; Г — туловищный позвонок с остеодермой, вид спереди. Д–Ж — *Seymouria* (р. пермь): Д — кисть; Е — череп, вид сбоку; Ж — скелет. З — *Utaherpeton* (р. карбон), скелет. И — *Cardiocephalus* (р. пермь), реконструкция. К, Л — *Tuditanus* (ср. — п. карбон): К — скелет; Л — череп, вид сверху (А — Ефремов, 1946; Б — Ивахненко, Корабельников, 1987; В, Г — Ивахненко, Твердохлебова, 1980; Д — Bergman et al., 2000; Е — Быстров, 1957; Ж — White, 1939; З — Carroll et al., 1991; И — Шмальгаузен, 1964; К, Л — Carroll, 1969).

ушная вырезка. У примитивных родов щечная область закрыта полностью, у продвинутых она глубоко вырезана (как у хвостатых). У водных форм имеются желобки каналов боковой линии. Затылочный мыщелок парный или непарный. Дентин зубов не имеет складчатости. Челюстные зубы довольно крупные, акродонтные или слегка погруженные в кость. В типичных случаях нёбо покрыто шагренью мелких зубов. Тела позвонков цельные цилиндрические, но иногда в туловищном отделе имеются самостоятельные гипоцентры (сходство с гастроцентрными позвонками батрахозавров). Число туловищных позвонков варьирует от 19 до 44. Хвостовых позвонков около 40. Конечности всегда присутствуют, но могут быть небольшими. Фаланговая формула обычно 2:3:4:4:3. Туловище покрыто чешуйным панцирем.

Замечания. Микророзавров, как правило, объединяют с тонкопозвонковыми, в частности, по сходству в строении крыши черепа, по отсутствию лабиринтной складчатости дентина, ушной вырезки и нёбных клыков. Однако, возможно, по крайней мере, часть этих общих признаков обусловлена не филогенетическим родством, а небольшими размерами тела, которыми характеризуются и микророзавры, и тонкопозвонковые. Другие черты строения (например, преимущественное развитие тел позвонков за счет плевроцентров) позволяют сближать микророзавров с батрахозаврами.

СЛОВАРЬ ОСНОВНЫХ ТЕРМИНОВ

Автостилия, самостоятельное крепление нёбноквадратного хряща к мозговому черепу в результате развития между ними широкого контакта. Разновидностью автостилии является голостилия — срастание нёбноквадратного хряща и основания черепа.

Адаптация, приспособление организма к определенным условиям внешней среды.

Аддуктор, мускул, приводящий конечность к средней линии тела или смыкающий челюсти.

Акинетический (череп), череп не имеющий подвижных частей, кроме нижней челюсти и слуховых косточек.

Акродонтность, прикрепление зубов поверхностно к краю челюсти.

Амфибиотический, обитающий в двух средах; полуводный и полуназемный.

Амфистилия, двойная связь нёбноквадратного хряща с мозговой коробкой — через гиомандибулу и непосредственно с черепом в области заглазничного отростка.

Амфицельный (двояковогнутый) позвонок, тип позвонка, тело которого вогнуто на передней и задней поверхностях.

Ангустиабулярный череп, тип черепа амфибий с крупными табличными костями, образующими широкий контакт с теменными костями.

Анцестральный, предковый.

Апикальный, верхушечный или обращенный кверху.

Апсидоспондильный (= нотоцентральный) позвонок, тип позвонка амфибий, развившийся из рахитомного; плевроцентров и гипоцентра нет, тело позвонка сформировано разросшимся основанием нервной дуги.

Базальный, основной или расположенный в основании чего-либо.

Бентофагия, питание донными организмами (бентосом).

Биотоп, естественное, относительно однородное жизненное пространство; приблизительно соответствует понятию “местообитание”.

Бисериальный плавник, стенобазальный плавник с членистой центральной осью, с двух сторон от которой располагаются плавниковые лучи (преаксиальные и постаксиальные).

Вентральный, брюшной.

Висцеральный, связанный или расположенный во внутренней полости тела.

Ганоидная чешуя, многослойная чешуя, в состав которой входят: на поверхности — ганоин, в средней части — космин (может отсутствовать), в основании — изопедин.

Гастроцентральный позвонок, тип позвонка амфибий, развившийся

из эмболомерного в результате усиления плевроцентрального диска и редукции гипоцентрального диска; последний теряет связь с невральнoй дугой и в виде серповидного тела (интерцентра) лежит внизу позвонка.

Гетеродонтность, разнозубость; наличие разных по форме зубов у одного животного.

Гетероцеркальный (= эпицеркальный) плавник, асимметричный (неравнолопастной) хвостовой плавник, у которого поддерживающий его осевой скелет изогнут дорсально и заходит в верхнюю (эпаксиальную) лопасть плавника.

Гиостилия, прикрепление челюстной дуги (нёбноквадратного хряща) к мозговому черепу посредством только гиомандибулы.

Гипертрофия, непропорционально сильное увеличение размеров одного из органов (частей тела).

Гипоцеркальный плавник, асимметричный (неравнолопастной) хвостовой плавник, у которого поддерживающий его осевой скелет изогнут вентрально и заходит в нижнюю (гипаксиальную) лопасть плавника.

Гистологическое строение, строение тканей организма.

Голостилия, см. автостилия.

Голофилетическая группа, систематическая группа, включающая в свой состав предка, общего для всех ее членов (монофилия), а также всех его потомков.

Гомология, идентичность (сходство по происхождению) органов у различных организмов.

Гомоцеркальный плавник, хвостовой плавник, развившийся из гетероцеркального; внешне равнолопастной плавник, сохраняющий внутреннюю асимметрию (скелета), свойственную гетероцеркию.

Дентикли, первичные элементы наружного скелета позвоночных, представляющие собой отдельные конусовидные зубчики с пульпарной полостью, сложенные дентином и покрытые энамелoидом.

Дермальный, кожный или формирующийся в коже орган (структура).

Дермотрихии (цератотрихии), кожные плавниковые лучи рыб, образованные плотным соединительнотканнoм веществом. Разновидностью дермотрихий являются эластотрихии — плавниковые лучи хрящевых рыб, образованные тонкими эластиновыми нитями.

Детритофагия, питание за счет фильтрации донного ила (детрита).

Дефинитивный, признак или орган, свойственный взрослому организму.

Дивергенция, отхождение эволюционной линии от филогенетического ствола или разделение филогенетического ствола на отдельные ветви.

Дистальный, находящийся дальше от центра, от медиальной линии или от места прикрепления.

Дифилия, частный случай полифилии; объединение в один таксон двух монофилетических групп, не имеющих ближайшего общего предка.

Дифицеркальный плавник, хвостовой плавник, развившийся из

гетероцеркального; вторично внешне и внутренне симметричный (равнопадной) плавник.

Дифференцировка, развитие дефинитивных структур из эмбриональных.

Дорсальный, спинной.

Ихтиофагия, рыбадность.

Кинетизм (черепа), подвижность элементов черепа относительно друг друга.

Консолидация, неподвижное прикрепление элементов скелета друг к другу, часто приводящее к их срастанию.

Космоидная чешуя, многослойная чешуя, в составе которой присутствуют: на поверхности — космин, в средней части — губчатое костное вещество, в основании — изопедин.

Костная чешуя, чешуя, сложенная костной тканью (в основном, изопедином); возникла из ганоидной и космоидной чешуи в результате редукции их поверхностных слоев.

Лабиаальный (= буккальный), расположенный во рту со стороны губ (щек).

Лабиринтодонтный зуб, зуб, характеризующийся наличием складчатого (в виде лабиринта) дентина. Такие зубы свойственны рипидистиям и древним земноводным.

Латеральный, боковой.

Латитабулярный череп, тип черепа амфибий с небольшими табличными костями, отделенными от теменных разросшимися надвисочными костями.

Лепидотрихии, плавниковые лучи костных рыб, образованные рядами узких ганоидных или костных чешуй.

Лепоспондильный позвонок, тип позвонка амфибий, тело которого развивается без хрящевой стадии; оно закладывается вокруг хорды как тонкое костное кольцо.

Лингвальный, язычный или расположенный во рту со стороны языка.

Локомоция, активное (при помощи мышечных усилий) передвижение животного в пространстве.

Медиальный, расположенный по средней линии тела.

Метамерия, состояние органа или системы организма, характеризующееся большим количеством одинаковых элементов (частей).

Метаморфоз, превращение личинки во взрослое животное.

Модификация, изменение структуры (органа), наблюдаемое в филогенезе.

Монофилетическая группа, систематическая группа, включающая в свой состав предка (возможно, гипотетического), общего для всех ее членов. Различают строгую монофилию, или голофилию, и нестрогую монофилию, или парафилию.

Окклюзарная (поверхность), жевательная поверхность зуба.

Окклюзия, смыкание верхних и нижних зубов (например, у млекопитающих).

Опистоцельный (задневогнутый) позвонок, тип позвонка, тело которого вогнуто на задней поверхности и выпукло на передней.

Парасагиттальный, расположенный параллельно сагиттальному.

Парафилетическая группа, систематическая группа, включающая в свой состав предка, общего для всех ее членов (монофилия), но не всех его потомков.

Педицилярный зуб, зуб, состоящий из двух частей — базальной и апикальной, подвижно соединенных слоем неминерализованной ткани. Характерен для большинства современных земноводных.

Педоморфоз, “уподобление детенышу”, сохранение у потомков во взрослом состоянии признаков, характерных для более ранних стадий онтогенетического развития (например, личиночных) их предков.

Плакоидная чешуя, чешуя, состоящая из дентиновой кроны с пульпарной полостью и колпачком из дуродентина на вершине и основания, сложенного костеподобным веществом. Характерна постоянная смена чешуй в течение жизни.

Плаиктоиофагия, питание планктонными организмами.

Плевродонтность, прикрепление зубов одним их боком к внутренней поверхности челюсти.

Полифилетическая группа, систематическая группа, в составе которой либо нет предка, общего для всех ее членов, либо отсутствуют некоторые переходные формы, соединяющие общего предка этой группы с каким-либо из ее членов.

Примитивный (признак), признак, унаследованный от предковой группы.

Продвинутый (признак), признак специализации, отличающий данную группу от предковой.

Проксимальный, расположенный ближе к центру, к медиальной линии или к месту прикрепления.

Протостилия, первичное самостоятельное прикрепление челюстной дуги (нёбоквдратного хряща в области его заглазничного отростка) к мозговому черепу, при этом подъязычная дуга построена как типичная жаберная.

Протоцеркальный плавник, первичный равнолопастной хвостовой плавник с симметричным устройством скелета.

Процельный (передневогнутый) позвонок, тип позвонка, тело которого вогнуто на передней поверхности и выпукло на задней.

Пульпарная полость, внутренняя полость зуба (чешуи), заполненная мягкими тканями (пульпой).

Рахитомный позвонок, тип позвонка, свойственный рипидистиям и примитивным тетраподам; тело позвонка образовано тремя окостенениями: передним непарным гипоцентром (серповидным элементом, подстилающим хорду) и задним парным плевроцентром (двумя элементами, лежащими по бокам от хорды); невральная дуга сохраняет самостоятельность.

Редукция, уменьшение элемента (или числа элементов) вплоть до исчезновения.

Рецентный (таксон), современный, ныне живущий.

Сагиттальный, расположенный в плоскости, проходящей дорсовентрально по средней линии тела.

Сегментация, см. метамерия.

Сенсорный орган, орган чувств.

Сестринская группа, систематическая группа, имеющая ближайшего общего предка с другой систематической группой.

Склерофагия, питание твердой пищей, в частности панцирными беспозвоночными.

Стегальный череп, тип черепа с полным (примитивным) набором костей крыши, без отверстий и вырезов в височной области.

Стенобазальный плавник, парный плавник с узким основанием и небольшим числом скелетных элементов (базалий), прикрепленных к поясу плавника.

Стереоспидильный позвонок, тип позвонка амфибий, развившийся из рахитомного; плевроцентры редуцированы, гипоцентр увеличен и образует полное дисковидное тело позвонка; невральные дуги соединены с ним швами.

Таксономия, систематика.

Терминальный, концевой.

Тессера, небольшая скелетная пластинка, сформированная путем присоединения к первичному (центральному) дентиклю (кожному зубу) расположенных по его периферии концентрических рядов более мелких дентиклей.

Унисериальный плавник, эврибазальный или стенобазальный плавник, в котором плавниковые лучи расположены по одну сторону от базальных элементов. Разновидностью унисериального является простой плавник костистых рыб, характеризующийся редукцией базальных элементов.

Филогенез (филогения), историческое развитие организмов, всей их совокупности или отдельных систематических групп.

Филум, монофилетическая группа; ветвь филогенетического древа.

Фитофагия, растительность.

Цемент, губчатое костеподобное вещество, прикрепляющее зуб к кости челюсти.

Эврибазальный плавник, парный плавник с широким основанием и большим числом скелетных элементов (базалий), прикрепленных к поясу плавника.

Эластотрихии, см. дермотрихии.

Эмболомерный позвонок, тип позвонка амфибий, развившийся из рахитомного; тело позвонка состоит из двух самостоятельных дисков, один из которых образован гипоцентром, другой — сросшимися плевроцентрами; невральная дуга вклинивается между ними.

Яйцевиворождение, вылупление детенышей из яиц, находящихся внутри половой системы матери, с последующим рождением.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ТАКСОНОВ

(до уровня надсемейств)

Acanthodiformes	97	Batomorphii	136
Acanthodii	92	Batrachomorpha	192
Acanthomorpha	162	Batrachosauria	205
Acanthothoraci	104	Benneveaspidida	74
Aci penseriformes	154	Birkeniida	81
Acraniata	25	Bothriolepidoidei	115
Actinistia	166	Bradyodontiformes	141
Actinolepina	111	Capitosauroidea	195
Actinopteri	149	Carcharhiniformes	136
Actinopterygii	146	Caudata	204
Adelospondyli	203	Cephalaspidida	73
Agnatha	54	Cephalaspidomorpha	56
Aistopoda	201	Cephalochordata	25
Allocaudata	205	Ceratodontoidei	172
Amiiformes	159	Cheirolepada	149
Amphiaspidiformes	67	Chimaeriformes	141
Amphiaspidoidei	67	Choanata	176
Amphibia	187	Chondrenchelyiformes	140
Anamnia	49	Chondrichthyes	119
Anapsida	29	Chondrostei	152
Anaspida	81	Chordata	19
Anaspidomorphi	56	Cladistia	148
Anguilliformes	161	Cladoselachiformes	124
Anthracosauria	205	Climatiiformes	95
Antiarcha	115	Clupeiformes	161
Anura	199	Clupeomorpha	160
Appendicularia	21	Cocosteina	111
Apsidospondyli	192	Cochliodontiformes	141
Arandaspidata	58	Conodonta	27
Arthrodira	101	Conodontochordata	25
Ascidia	21	Copodontiformes	141
Aspidorhynchiformes	160	Cornuata	71
Asterolepidoidei	115	Coronodontiformes	123
Astraspida	56	Craniata	33
Ateleaspida	73	Crossopterygii	162
Aves	29	Ctenacanthida	129

Ctenodontoidei	172	Hibernaspidoidei	67
Cyathaspidiformes	61	Holocephali	140
Cyclostomata	33	Holostei	146
Dasyatiformes	136	Huananaspidiformes	78
Desmiodontiformes	123	Hybodontida	130
Diabolepidida	170	Hyperotreti	32
Diadecta	209	Ichthyodectiformes	160
Diadectomorpha	209	Ichthyostegalia	184
Diplorhina	55	Iniopterygiformes	139
Dipnoi	172	Ischnacanthiformes	95
Dipnomorpha	168	Kiaeraspidida	74
Dipteroidei	172	Labyrinthodontia	196
Doryasidoidei	63	Lamniformes	136
Elasmobranchii	123	Lasaniida	81
Elopomorpha	160	Lepisosteiformes	157
Elpistostegalia	180	Lepospondyli	200
Embolomeri	205	Leptolepiformes	160
Endeiolepidida	81	Lissamphibia	192
Eryopoidea	195	Loganiiformes	87
Euantiarcha	118	Lysorophia	200
Euarthrodira	111	Mammalia	29
Euchordata	20	Menaspidiformes	141
Eugaleaspida	79	Microbrachimorpha	209
Eugeneodontiformes	127	Microsauria	209
Eureptilia	29	Monorhina	56
Euselachii	129	Myliobatiformes	136
Euteleostei	160	Myxiniformes	32
Furcacaudiformes	87	Myxinoidea	32
Galea	132	Nectridea	200
Galeaspida	75	Neopterygii	155
Galeomorphii	136	Neoselachii	132
Ginglymodi	155	Onychodontida	164
Gnathostomata	29	Orectolobiformes	136
Golosteoidea	195	Orodontiformes	123
Gymnophiona	203	Osteichthyes	144
Halecostomi	155	Osteoglossomorpha	160
Hanyangaspidida	78	Osteolepiformes	177
Helodontiformes	141	Osteostraci	69
Heterodontiformes	136	Osteostracomorphi	56
Heterosteina	111	Pachiosteina	111
Heterostraci	59	Palaeacanthaspida	104
Heterostracomorphi	56	Palaeonisci	146
Hexanchiformes	133	Palaeonisciformes	151

Panderichthyida	180	Sauroichthyiformes	154
Petalichthyida	108	Semionotiformes	158
Petalodontiformes	128	Seymouriamorpha	205
Petromyzontida	82	Siberiaspidoidei	67
Petromyzontiformes	82	Squalea	132
Phlebolepiformes	86	Squaliformes	133
Phlyctaeniina	111	Squalomorphii	133
Pholidophoriformes	160	Squatinactiformes	129
Phyllolepada	110	Squatiniformes	135
Pisces	88	Squatinomorphii	135
Pituriaspida	79	Stensioellida	101
Placodermi	98	Stereospondyl	193
Plagiosauroidea	196	Struniiformes	164
Polybranchiaspidiformes	78	Subterbranchialia	137
Polypteri	146	Symmoriiformes	124
Polypteriformes	148	Synechodontiformes	133
Polysentoriformes	137	Teleostei	160
Porolepiformes	173	Teleostomi	95
Pristiformes	137	Temnospondyli	193
Pristiophoriformes	133	Tetrapoda	183
Proanura	197	Tetrapodomorpha	176
Psammodontiformes	141	Thelodonti	84
Psammosteiformes	65	Thelodontiformes	86
Pseudopetalichthyida	103	Theromorpha	29
Pteraspidiformes	63	Thyestida	74
Pteraspidoidei	63	Torpediniformes	136
Pteraspidomorpha	55	Traquairaspidiformes	65
Ptyctodontida	105	Tremataspidida	75
Pycnodontiformes	158	Trematosauroidea	196
Rajiformes	136	Tuditanomorpha	209
Reptiliomorpha	205	Tunicata	21
Rhachitomi	193	Urochordata	21
Rhenanida	103	Urodelidia	200
Rhinobatiformes	137	Vertebrata	29
Rhipidistia	175	Xenacanthiformes	125
Rhizodontiformes	176	Youngolepiformes	169
Salientia	196	Yunnanolepidoidei	115
Salpae	21	Yunnanolepiformes	118
Sarcopterygii	162	Zenaspidida	74

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ ТАКСОНОВ (до уровня надсемейств)

Аделоспондилы	203	Бесщитковые	81
Аистоподы	201	Биркенииды	81
Акантодиформы	97	Ботриолепидоиды	115
Акантоды	92	Брадиодонты	141
Акантоторациды	104	Воббегонгообразные	136
Актинистии	166	Галеаспиды	75
Актинолепины	111	Галеоморфы	136
Актиноптеригии	146	Гетеростеины	111
Актиноптеры	149	Гетеростраки	59
Аллокаудаты	205	Гибодонтиды	130
Амиеобразные	159	Гинглимоды	155
Амниоты	32	Головохордовые	25
Амфиаспидоиды	67	Голостеοиды	195
Амфиаспиды	67	Двоякодышащие рыбы	172
Амфибии	187	Десмиодонтиды	123
Анамнии	32	Диаболепидиды	170
Анапсиды	29	Диадектоморфы	209
Анаспиды	81	Диадекты	209
Антиархи	115	Дипноморфы	168
Антракозавры	205	Диптероиды	172
Аппендикулярии	24	Дориаспидоиды	63
Араваноидные	160	Дугопозвонковые	192
Арандаспиды	58	Евгенеодонтиды	127
Артродиры	101	Зауроихтииды	154
Аспидоринхообразные	160	Зверообразные	29
Астеролепидоиды	115	Земноводные	187
Астрапсиды	56	Зенаспидиды	74
Асцидии	23	Иниоптеригии	139
Ателеаспиды	73	Ихтиодектообразные	160
Батоморфы	136	Ихтиостегалии	184
Батрахозавры	205	Ишнакантиформы	95
Безногие	203	Капитозавроиды	195
Бенневеаспидиды	74	Кархаринообразные	136
Бесхвостые	199	Катранообразные	133
Бесчелюстные	54	Кистепёрые рыбы	162
Бесчерепные	25	Кладистии	148

Кладоселяхиды	124	Остеолепиформы	177
Климатииформы	95	Остеостраки	50
Клупеоидные	160	Палеониски	151
Коккостеины	111	Панцирные щуки	157
Конечнокостные	160	Парноноздревые	56
Конодонтохордаты	25	Пахиостеины	111
Конодонты	27	Первичнобесхвостые	197
Коронодонтиды	123	Петалихтииды	108
Костистые рыбы	160	Петалодонтиды	128
Костнощитковые	69	Пикнодонтиды	158
Костные рыбы	144	Пилоносообразные	133
Круглоротые	33	Пилорылообразные	137
Ксенакантиды	125	Питуриаспиды	79
Ктенакантиды	129	Плагизоавроиды	196
Ктенодонтоиды	172	Плакодермы	101
Кяераспидиды	74	Пластинокожие рыбы	98
Лабиринтодонты	196	Пластинчатожаберные	123
Лазанииды	81	Позвоночные	29
Ламнообразные	136	Полибранхиаспиды	78
Лептолепообразные	160	Полисенториды	137
Лизорофы	200	Поролепиформы	173
Лиссамфибии	192	Пресмыкающиеся	183
Личиночнохордовые	20	Прыгающие	196
Логанииды	87	Псаммостеиды	65
Лопастеперые рыбы	162	Псевдопеталихтииды	103
Лучеперые рыбы	146	Птераспидоиды	63
Микробрахиморфы	209	Птераспиды	63
Микрозавры	209	Птиктодонтиды	105
Миксинообразные	32	Птицы	29
Миксины	32	Разнозубообразные	136
Миноги	82	Разнощитковые	59
Млекопитающие	29	Рахитомные	193
Многожаберникообразные	133	Ренаниды	103
Многоперообразные	148	Ризодонтиформы	176
Настоящие		Рипидистии	175
пресмыкающиеся	29	Рохлеобразные	137
Нектридии	200	Рыбы	88
Неоптеригии	155	Сальпы	24
Неоселяхии	132	Саркоптеригии	162
Непарноноздревые	56	Сеймуриаморфы	205
Оболочники	21	Сельдеобразные	161
Ородонтиды	123	Семионотиды	158
Осетрообразные	154	Сибериаспидоиды	67

Симморииды	124	Ханьянгаспиды	78
Синеходонтиды	133	Хвостатые	204
Скатообразные	136	Хвостоколообразные	136
Скаты	136	Хейролепиды	149
Скваломорфы	133	Хелодонтиды	141
Скватинактиды	129	Хибернаспидоиды	67
Скватиноморфы	135	Химерообразные	141
Скватинообразные	135	Хоанаты	176
Стеншиоелиды	101	Хондренхелиды	140
Стереоспондильные	193	Хордовые	19
Струнииформы	164	Хрящевые рыбы	119
Субтербранхиалии	137	Хрящекостные	152
Тарпаноидные	160	Хюнанаспидиды	78
Телеостеи	160	Цельноголовые	140
Телодонтиды	86	Цератодонтоиды	172
Телодонты	84	Цефаласпидиды	73
Темноспондильные	193	Циатаспиды	61
Тетраподоморфы	176	Челюстноротые	29
Тетраподы	184	Черепные	33
Тиестиды	74	Четвероногие	183
Тонкопозвонковые	200	Эвартродиры	111
Траквэраспиды	65	Эвгалеаспиды	79
Трематаспидиды	75	Эвселяхии	129
Трематозавроиды	196	Эласмобранхии	51
Тудитаноморфы	209	Электрические скаты	136
Угреобразные	161	Элпистостегалии	180
Филлолепиды	110	Эмболомеры	205
Флеболепиды	86	Эндеолепидиды	81
Фликтенины	111	Эриопиды	196
Фолидофорообразные	160	Юннанолепидоиды	115
Фуркакаудиды	87	Янголепиды	169
Халекостомы	155		

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

<i>ac</i>	acetabulum	вертлужная впадина
<i>ADL</i>	Dorso-laterale anterior	передняя спинная боковая пластинка
<i>AL</i>	Laterale anterior	передняя боковая пластинка
<i>AMD</i>	Medio-dorsale anterior	передняя срединная спинная пластинка
<i>AMV</i>	Medio-ventrale anterior	передняя срединная брюшная пластинка
<i>An</i>	Angulare	угловая кость
<i>Ar</i>	Articulare	сочленовная кость
<i>ASG</i>	Supragnathale anterior	передняя верхнечелюстная кость
<i>Au</i>	Autopalatine	автопалатина
<i>AV</i>	Ventrale anterior	передняя брюшная пластинка
<i>AVL</i>	Ventro-laterale anterior	передняя брюшная боковая пластинка
<i>Ba</i>	Basalia	базальные хрящи (кости)
<i>Bcp</i>	Branchio-cornuale	бранхио-корнуальная пластинка
<i>Bh</i>	Basihyale	базихиалия (копула)
<i>Boc</i>	Basiocci pitale	основная затылочная кость
<i>Br</i>	Branchiale	жаберная (бранхиальная) пластинка
<i>Bra</i>	Arcus branchialis	жаберная дуга
<i>Brs</i>	Branchiostegalia	бранхиостегальные лучи
<i>C</i>	Centrum	тело позвонка
<i>Car</i>	Carpalia	кости запястья
<i>Ce</i>	Centrale	центральная пластинка
<i>cgl</i>	cavitas glenoidalis	гленоидная впадина
<i>ch</i>	choana	хоана
<i>chyp</i>	canalis naso-hypophyseos	назогипофизарный канал
<i>Cl</i>	Clavicula	ключица
<i>Cle</i>	Cleithrum	клейтрум
<i>Cn</i>	Capsula nasalis (olfactoria)	носовая (обонятельная) капсула
<i>Co</i>	Coronoideum	вечная кость
<i>Cop</i>	Cornuale	корнуальная пластинка
<i>Cor</i>	Coracoideum	коракоид
<i>Cos</i>	Costa	ребро
<i>D</i>	Dorsale	спинная пластинка
<i>De</i>	Dentale	зубная кость
<i>dend</i>	ductus endolimphaticus	эндолимфатический проток
<i>Des</i>	Dermosphenoticum	кожноклиновидная кость
<i>Do</i>	Scutum dorsalis	спинной щит
<i>Dsp</i>	Spina dorsalis	спинной шип
<i>Ecp</i>	Ectopterygoideum	наружная крыловидная кость
<i>Enp</i>	Entopterygoideum	внутренняя крыловидная кость
<i>Eoc</i>	Exocci pitale	боковая затылочная кость
<i>Esc</i>	Extrascapulare	экстраскапулярная кость
<i>Et</i>	Extratemporale	экстратемпоральная кость
<i>F</i>	Frontale	лобная кость
<i>fan</i>	fenestra antorbitalis	предглазничное отверстие
<i>fbr</i>	foramen branchialis	жаберное отверстие
<i>Fe</i>	Femur	бедренная кость
<i>F-Eth</i>	Fronto-ethmoideum	фронт-этмоидный щит

<i>fgl</i>	fossa glenoidalis	гленоидная ямка
<i>fhyp</i>	foramen hypopheasalis	гипофизарное отверстие
<i>Fi</i>	Fibula	малая берцовая кость
<i>fipt</i>	fossa interpterygoideus	межкрыловидная впадина
<i>fmd</i>	fenestra medio-dorsalis	медии-дорсальное окно
<i>foc</i>	foramen occipitale magnum	большое затылочное отверстие
<i>fpec</i>	fenestra pectoralis	отверстие грудного плавника
<i>fpi</i>	foramen pinealis	пинеальное (теменное) отверстие
<i>fpt</i>	fenestra posttemporalis	задневисочное отверстие
<i>fst</i>	fossa subtemporalis	подвисочная впадина
<i>ft</i>	fenestra temporalis	височное отверстие
<i>Fu</i>	Fulcrum	фулькра (коньковая чешуя)
<i>Gul</i>	Gulare laterale	боковая горловая кость
<i>Gum</i>	Gulare mediale	срединная горловая кость
<i>H</i>	Humerus	плечевая кость
<i>Ha</i>	Arcus haemalis	гемальная дуга
<i>Hc</i>	Hypocentrum	гипоцентр
<i>Hm</i>	Hyomandibulare	гиомандибула
<i>Hu</i>	Hypuralia	гипуралии
<i>Hyo</i>	Hyoideum	гиоид
<i>Icl</i>	Interclavicula	межключица
<i>IG</i>	Infragnathale	нижнечелюстная кость
<i>IL</i>	Interlaterale	межбоковая (интерлатеральная) пластинка
<i>Ili</i>	Ilium	подвздошная кость
<i>In</i>	Internasale	межносовая пластинка (кость)
<i>Iop</i>	Interoprculum	межкрышечная кость
<i>iot</i>	incisura oticalis	ушная вырезка
<i>Ir</i>	Interradius	интеррадиальная кость
<i>Isc</i>	Ischium	седалищная кость
<i>It</i>	Intertemporale	межвисочная кость
<i>Ju</i>	Jugale	скуловая кость
<i>L</i>	Lacrimale	слезная кость
<i>La</i>	Laterale	боковая пластинка
<i>Lab</i>	Cartilago labialis	губной хрящ
<i>lat</i>	canalis lateralis	канал боковой линии
<i>Mc</i>	Cartilago meckeli	Меккелев хрящ
<i>Mcar</i>	Metacarpalia	кости пясти
<i>MD</i>	Medio-dorsale	срединная спинная пластинка
<i>Me</i>	Mentale	ментальная пластинка
<i>Mes</i>	Mesopterygium	мезоптеригий
<i>Met</i>	Metapterygium	метаптеригий
<i>Mg</i>	Marginale	краевая (маргинальная) пластинка
<i>Mtar</i>	Metatarsalia	кости плюсны
<i>MV</i>	Medio-ventrale	срединная брюшная пластинка
<i>Mx</i>	Maxillare	верхнечелюстная кость
<i>MxL</i>	Mixilaterale	миксилатеральная пластинка
<i>N</i>	Nasale	носовая кость
<i>Na</i>	Arcus neuralis	невральная дуга
<i>Neu</i>	Neurocranium	мозговой череп
<i>no</i>	foramen nostralis	носовое отверстие (ноздря)
<i>noa</i>	foramen nostralis anterior	передняя ноздря

<i>nop</i>	foramen nostralis posterior	задняя ноздря
<i>Nu</i>	Nuchale	загривковая (нухальная) пластинка
<i>O</i>	Orbitale	глазничная (орбитальная) пластинка
<i>obr</i>	fenestra oralo-branchialis	рото-жаберное окно
<i>Ope</i>	Operculum	крышечная кость
<i>or</i>	orbita	глазница
<i>Orp</i>	Orale	ротовая (оральная) пластинка
<i>Os</i>	Osteodermae	остеодермы
<i>Pal</i>	Palatinum	небная кость
<i>Par</i>	Parietale	теменная кость
<i>pbr</i>	processus brachialis	брахиальный отросток
<i>Pc</i>	Pleurocentrum	плевроцентр
<i>Pcl</i>	Postcleithrum	задний клейтрум
<i>Pcor</i>	Procoracoideum	прокоракоид
<i>PDL</i>	Dorso-laterale posterior	задняя спинная боковая пластинка
<i>Pelv</i>	Pelvis	кость пояса брюшного плавника
<i>Pi</i>	Pineale	пинеальная пластинка
<i>PL</i>	Laterale posterior	задняя боковая пластинка
<i>Pm</i>	Praemaxillare	предчелюстная кость
<i>PMD</i>	Medio-dorsale posterior	задняя срединная спинная пластинка
<i>Pmg</i>	Postmarginale	заднебоковая пластинка
<i>PMV</i>	Medio-ventrale posterior	задняя срединная брюшная пластинка
<i>pns</i>	sinus prenasalis	преназальный синус
<i>Pnu</i>	Paranuchale	боковая загривковая (паранухальная) пластинка
<i>Pop</i>	Praeoperculum	предкрышечная кость
<i>Pp</i>	Postpineale	заднепинеальная (постпинеальная) пластинка
<i>Ppar</i>	Postparietale	заднетеменная кость
<i>Pq</i>	Palatoquadratum	небноквадратный хрящ (палатоквадратум)
<i>Pr</i>	Protopterygium	протоптеригий
<i>Pra</i>	Praearticulare	предсочленовная кость
<i>Prf</i>	Praefrontale	предлобная кость
<i>Prm</i>	Praemediale	передняя срединная (премедиальная) пластинка
<i>Pro</i>	Praeorbitale	предглазничная (преорбитальная) пластинка
<i>prsp</i>	foramen prespiracularis	преспиракулярное отверстие
<i>Ps</i>	Parasphenoideum	парасфеноид
<i>PSG</i>	Supragnathale posterior	задняя верхнечелюстная кость
<i>Pso</i>	Postsuborbitale	задняя подглазничная пластинка
<i>Psp</i>	Postspleniale	заднепластинчатая кость
<i>Pst</i>	Posttemporale	задневисочная кость
<i>Pt</i>	Pterygoideum	крыловидная кость
<i>Pta</i>	Postanale	заднеанальная пластинка
<i>Ptf</i>	Postfrontale	заднелобная кость

<i>Ptn</i>	Postnasale	задняя носовая пластинка
<i>Pto</i>	Postorbitale	заглазничная пластинка (кость)
<i>Ptorp</i>	Postorale	заднеротовая пластинка
<i>Pu</i>	Pubis	лобковая кость
<i>PVL</i>	Ventro-laterale posterior	задняя брюшная боковая пластинка
<i>Q</i>	Quadratum	квадратная кость
<i>Qj</i>	Quadratojugale	квадратноскуловая кость
<i>R</i>	Radius	лучевая кость
<i>Ra</i>	Radialia	радиалии
<i>Ro</i>	Rostrale	ростральная пластинка (кость)
<i>Rve</i>	Spina rostro-ventralis	ростро-вентральный шип
<i>San</i>	Suprangulare	надугловая кость
<i>Sbo</i>	Suborbitale	подглазничная (суборбитальная) пластинка
<i>Sca</i>	Scapula	лопатка
<i>Scl</i>	Supracleithrum	надклейтрум
<i>Scor</i>	Scapulo-coracoideum	скапулокораконд
<i>Scr</i>	Sclerae	пластинки (кости) склеры
<i>sen</i>	organa sensuum	сенсорные органы
<i>SG</i>	Supragnathale	верхнечелюстная кость
<i>SL</i>	Semilunare	полулунная (семилунарная) пластинка
<i>Smg</i>	Submarginale	нижнебоковая пластинка
<i>Sop</i>	Suboperculum	подкрышечная кость
<i>Sp</i>	Spinale	спинальная пластинка
<i>Spl</i>	Spleniale	пластинчатая кость
<i>Sq</i>	Squamosum	чешуйчатая кость
<i>St</i>	Supratemporale	надвисочная кость
<i>Sta</i>	Stapes	стремя
<i>Sy</i>	Symplecticum	дополнительная кость
<i>Syn</i>	Synarcuale	синаркуалия
<i>Ta</i>	Tabulare	табличная кость
<i>Tar</i>	Tarsalia	кости предплюсны
<i>Te</i>	Tesserae	тессеры
<i>Ti</i>	Tibia	большая берцовая кость
<i>U</i>	Ulna	локтевая кость
<i>Ul</i>	Ulnare	локтезапястная кость
<i>Ur</i>	Urostyle	уростиль
<i>V</i>	Ventrale	брюшная пластинка
<i>vas</i>	canalis vasculosus	васкулярный канал
<i>Ve</i>	Scutum ventralis	брюшной щит
<i>Ver</i>	Vertebra	позвонок
<i>Vo</i>	Vomer	сошник
<i>1-11</i>	порядковые номера элементов	
<i>I-X</i>	порядковые номера головных нервов	
←	указатель переднего направления	

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Быстров А. П.* Прошлое, настоящее, будущее человека. Л., 1957.
- Викерс-Рич П., Рич Т. Х., Фентон М. А.* Каменная книга. Летопись доисторической жизни. М., 1997.
- Дзержинский Ф. Я.* Сравнительная анатомия позвоночных животных. М., 1998.
- Ивахненко М. Ф., Корабельников В. А.* Живое прошлое Земли. М., 1987.
- Кэрролл Р.* Палеонтология и эволюция позвоночных: В 3 т. М., 1992–1993.
- Основы палеонтологии: В 16 т. Т.: Бесчелюстные и рыбы / Под ред. Д. В. Обручева. М., 1964; Т.: Земноводные, пресмыкающиеся и птицы / Под ред. А. К. Рождественского, Л. П. Татарина. М., 1964.
- Ромер А. Ш.* Палеонтология позвоночных. М.; Л., 1939.
- Benton M. J.* Vertebrate Paleontology. Bristol, 1997.
- Colbert E. H.* Evolution of the Vertebrates. New York, 1980.
- Huene F.* Palaeontologie und Phylogeny der niederen Tetrapoden. Jena, 1956.
- Janvier P.* Early Vertebrates. Oxford, 1996.
- Long J. F.* The Rise of Fishes. Perth, 1995.
- Muller A. H.* Lehrbuch der Palaeozoologie. Bd III. Vertebraten. T. 1. Fische im weiteren Sinne und Amphibien. Jena, 1966.
- Romer A. S.* Vertebrate Paleontology. Chicago, 1966.

Учебное издание

Иванов Александр Олегович, Черепанов Геннадий Олегович

ИСКОПАЕМЫЕ НИЗШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ

Учебное пособие

Редактор *Н.В.Куликова*

Художественный редактор *Е.И.Егорова*

Оригинал-макет *Ю.Ю.Тауриной*

Подписано в печать 08.06.2007. Формат 60×90/16. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 14,25. Уч.-изд. л. 14,19. Тираж 500 экз. Заказ 326.

Издательство СПбГУ.
199004, Санкт-Петербург, В. О., 6-я линия, д. 11/21.
Тел. (812)328-96-17; факс (812)328-44-22
E-mail: editor@unipress.ru
www.unipress.ru

По вопросам реализации обращаться по адресу:
С.-Петербург, В. О., 6-я линия, д. 11/21, к. 21
Телефоны: 328-77-63, 325-31-76
E-mail: post@unipress.ru

Типография Издательства СПбГУ.
199061, Санкт-Петербург, Средний пр., 41.

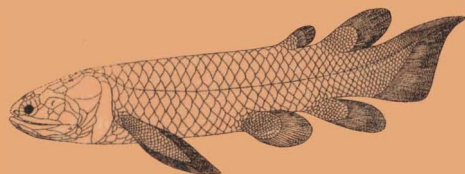
<http://jurassic.ru/>

А. О. ИВАНОВ, Г. О. ЧЕРЕПАНОВ

ИСКОПАЕМЫЕ НИЗШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ

В книге приведены современные данные об ископаемых низших позвоночных (бесчелюстных, рыбах и земноводных), их строении и эволюции. Крупные таксономические группы рассмотрены в большинстве случаев до отрядного уровня. Для каждого таксона даны основные сведения о морфологии, составе, времени существования и географическом распространении. Пособие снабжено словарем терминов, геохронологической таблицей, схемой классификации низших позвоночных.

Пособие предназначено для студентов биологических и геологических специальностей, а также для всех интересующихся палеонтологией; может быть использовано в качестве справочника по палеонтологии позвоночных.



9 785288 043420