

Ю. А. Орлов

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ
Том 11. Бесчелюстные, рыбы

Москва
«Книга по Требованию»

УДК 030
ББК 92
Ю11

Ю11 **Ю. А. Орлов**
Основы палеонтологии: Том 11. Бесчелюстные, рыбы / Ю. А. Орлов – М.: Книга по Требованию, 2024. – 628 с.

ISBN 978-5-458-31466-4

Фундаментальная работа по палеонтологии. В 15 томах данного справочника содержится описание различных групп ископаемых организмов - от простейших до млекопитающих и от водорослей до покрытосеменных растений.

ISBN 978-5-458-31466-4

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2024
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2024

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

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

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

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

Систематическая часть	95
Отряд Tremataspida	95
Отряд Cephalaspida	99
Отряд Kiaeraspida	102
Отряд Nectaspida	105
Л и т е р а т у р а	106
Подкласс Anaspida (Birkeniæ). Беспанцирные	108
Общая часть	108
Систематическая часть	110
Отряд Birkeniida (Bagusmata)	110
Отряд Lasaniida (Oligosmata)	113
Отряд Endeiolepidida	114
Incerti ordinis. Семейство Jamoytiidae	114
Л и т е р а т у р а	115
Подкласс Cyclostomi (Marsipobranchii). Круглоротые (мешкожаберные)	116
Ветвь Gnathostomi. Челюстноротые	117
Надкласс Pisces. Рыбы	117
Класс Placodermi. Пластинкокожие (Д. В. Обручев)	118
Общая часть	118
Систематическая часть	131
Подкласс Arthrodira (Coccosteï). Членистошейные	131
Надотряд Rhenanida. Ренаниды	131
Отряд Radotinida	132
Отряд Kolymaspida	132
Отряд Palaeacanthaspida (Acanthothoraci)	133
Отряд Stensioellida («Stegoselachii»)	135
Отряд Gemuendinida	136
Надотряд Euarthrodira. Эуартродиры	137
Отряд Arctolepidida (Acanthaspida, Dolichothoraci)	137
Подотряд Arctolepidoidei	137
Подотряд Williamsaspidoidei	141
Подотряд Holonematoidei	142
Отряд Coccosteida	143
Отряд Pachyosteida	146
Надотряд Petalichthyida. Петалихтииды	155
Отряд Macropetalichthyida (Anarthrodira)	155
Отряд Ptyctodontida	157
Отряд Phyllolepidida	159
Arthrodira? incertae sedis	160
Подкласс Antiarchi (Pterichthyes). Антиархи	161
Отряд Asterolepidida	162
Отряд Remigolepidida	166
Л и т е р а т у р а	167
Incertae classis. Отряд Palaeospondylida	173
Л и т е р а т у р а	174
Класс Acanthodei. Акантоды (Л. И. Новицкая и Д. В. Обручев)	175
Общая часть	175
Систематическая часть	183
Отряд Diplacanthida	183
Отряд Ischnacanthida	187
Отряд Gygacanthida	188
Отряд Acanthodida	189
Л и т е р а т у р а	193
Класс Chondrichthyes. Хрящевые рыбы	195
Подкласс Elasmobranchii. Акуловые (Л. С. Гликман)	196
Общая часть	196
Систематическая часть	209
Инфракласс Orthodonti. Ортодонты	209

Надотряд Cladoselachii (Pleuropterygii). Кладоселяхии	209
Отряд Cladoselachida	209
Отряд Cladodontida	209
Надотряд Xenacanthi (Ichthyotomi). Ксенаканты	210
Отряд Xenacanthida	211
Надотряд Polyacrodonti. Полиакродонты	212
Отряд Polyacrodontida	212
Надотряд Chlamydoselachii. Хламидоселяхии	213
Отряд Chlamydoselachida	213
Надотряд Sarcharini. Кархаринны	213
Отряд Hexanchida	214
Подотряд Hexanchoidi	214
Подотряд Heterodontoidei. Рогатые акулы	214
Отряд Squatinida	214
Подотряд Echinorhinoidei	215
Подотряд Squaloidei	215
Подотряд Ginglymostomatoidei	216
Подотряд Squatinoidei	217
Подотряд Pristiophoroidei	217
Подотряд Rajoidei	217
Отряд Sarcharhinida	222
Инфракласс Osteodonti. Остеодонты	225
Надотряд Stenacanthi. Ктенаканты	225
Отряд Stenacanthida	225
Отряд Tristychiida	226
Надотряд Hübodonti. Гибодонты	228
Отряд Hübodontida	228
Надотряд Lamnae. Ламноидные акулы	229
Отряд Orthacodontida	229
Отряд Odontaspidida	230
Л и т е р а т у р а	235
Подкласс Holoccephali. Цельноголовые (Д. В. Обручев)	238
Общая часть	238
Систематическая часть	244
Отряд Bradyodonti	244
Отряд Chondrenchelyida	258
Отряд Chimaerida	258
Л и т е р а т у р а	263
Класс Osteichthyes. Костные рыбы	267
Подкласс Sarcopterygii. Мясястолопастные (Э. И. Воробьева и Д. В. Обручев)	268
Общая часть	268
Систематическая часть	287
Надотряд Crossopterygii. Кистеперые	287
Отряд Rhipidistia	287
Подотряд Holoptychioidei	287
Подотряд Osteolepidoidei	291
Отряд Coelacanthida (Actinistia)	298
Подотряд Diplocercidoidei	298
Подотряд Coelacanthoidei	300
Подотряд Laugioidei	304
Надотряд Dipnoi. Двоякодышащие	305
Отряд Diptera	305
Подотряд Dipteroidei (Ctenodipterini)	305
Подотряд Phaneropleuroidei	309
Подотряд Uronemoidei	312
Подотряд Ctenodontoidi	313

Отряд Ceratodontida	314
Подотряд Ceratodontoidei	314
Подотряд Lepidosirenoidei	316
Л и т е р а т у р а	317
Подкласс Actinopterygii. Лучеперые	323
Общая часть (А. А. Казанцева)	323
Систематическая часть	336
Надотряд Palaeonisci (Archistia) (Л. С. Берг, А. А. Казанцева, Д. В. Обручев)	336
Отряд Palaeoniscida	336
Отряд Tarrasiida (Haplística)	358
Отряд Haplolepidida	358
Отряд Platysomida	359
Отряд Phanerorhynchida	363
Отряд Perleidida	363
Отряд Luganoiida	369
Отряд Pholidopleurida	369
Надотряд Chondrostei. Хрящевые ганоиды (Д. В. Обручев, А. А. Казанцева)	371
Отряд Saurichthyida	371
Отряд Erollichthyida	372
Отряд Acipenserida. Осетровые	374
Надотряд Polypteri (Cladistia, Brachiopterygii). Многоперы (Д. В. Обручев, А. А. Казанцева)	376
Надотряд Holostei. Костные ганоиды (П. Г. Данильченко)	378
Отряд Ospiida (Л. С. Берг, Д. В. Обручев)	379
Отряд Amiida	380
Отряд Aspidorhynchida	387
Отряд Rucnodontida	388
Отряд Pachycormida	390
Отряд Lepisosteida (Ginglymodi). Панцирные щуки	392
Отряд Pholidophorida (П. Г. Данильченко, В. Н. Яковлев)	392
Надотряд Teleostei. Костистые рыбы (П. Г. Данильченко)	396
Отряд Clupeida (Isospondyli). Сельдеобразные	396
Подотряд Leptolepidoidei	396
Подотряд Lycopteroidei	397
Подотряд Clupeoidei. Сельдевидные	398
Подотряд Stenotrissoides	405
Подотряд Chirocentroidei	405
Подотряд Chanoidei	406
Подотряд Salmonoidei. Лососевидные	407
Подотряд Esocoidei (Haplomi). Щуковидные	408
Подотряд Stomiatoidei	408
Подотряд Enchodontoidei	411
Подотряд Gonorhynchoidei	412
Отряд Scopelida. Светящиеся анчоусы	413
Отряд Cyprinida (Ostariophysii). Карпообразные	419
Подотряд Cyprinoidei (Eventognathi). Карповидные	419
Подотряд Siluroidei (Nematognathi). Сомовидные	423
Отряд Anguillida (Apodes). Угреобразные	425
Подотряд Anguillavoidei (Archencheli)	425
Подотряд Anguilloidei. Угревидные	425
Подотряд Nemichthyoidei	427
Отряд Halosaurida (Lyopomi)	427
Отряд Notacanthida (Heteromi)	428
Отряд Belonida (Synthognathi). Сарганообразные	429
Подотряд Scomberesocoides	429
Отряд Gadida (Anacanthini pars). Трескообразные	430
Подотряд Gadoidei. Тресковидные	430

Отряд Macrurida (Anacanthini pars)	433
Отряд Gasterosteida (Hemibranchii pars, Thoracostei). Колюшкообразные	433
Отряд Syngnathida (Hemibranchii pars). Пучкожаберные	434
Подотряд Aulostomatoidei. Свистульки	434
Подотряд Syngnathoidei (Lophobranchii). Морские иглы	436
Отряд Lampridida (Allotriognathi)	437
Отряд Cyprinodontida (Microcyprini). Карпозубые	437
Подотряд Cyprinodontoidei	437
Отряд Percopsida (Salmopercae)	438
Отряд Berycida. Бериксы	438
Отряд Zeida. Солнечники	443
Отряд Mugilida (Percosoces). Кефалеобразные	445
Подотряд Mugiloidei. Кефалевидные	445
Подотряд Sphyraenoidei. Морские щуки	445
Отряд Percida (Acanthopterygii). Окунеобразные	446
Подотряд Percoidei. Окуневидные	446
Подотряд Blennioidei. Морские собачки	458
Подотряд Ophidioidei. Ошибни	459
Подотряд Ammodytoidei. Песчанковидные	459
Подотряд Trichiuroidei	460
Подотряд Scombroidei. Скумбриевидные	461
Подотряд Gobioidi. Бычки	464
Подотряд Cottoidei (Cataphracti, Scleroparei, Loricati). Костнощечки	465
Отряд Pleuronectida (Heterosomata). Камбалообразные	466
Подотряд Pleuronectoidei	466
Отряд Echieneidida (Discosephali). Прилипалообразные	468
Отряд Tetrodontida (Plectognathi). Сростночелюстные	469
Подотряд Balistoidei (Sclerodermi). Спинороги	469
Подотряд Ostracioidei. Кузовки	470
Подотряд Tetrodontoidei (Gymnodontes). Фахаки	470
Подотряд Moloidei. Луны-рыбы	470
Отряд Gobiesocida (Xenopterygii)	471
Отряд Batrachoidida (Haplodoci)	471
Отряд Lophiida (Pediculati). Ногонерые	471
Подотряд Lophioidei. Морские черти	472
Подотряд Antennarioidei. Морские мыши	472
Л и т е р а т у р а	473
Incertae sedis. Отряд Conodonti (С. П. Сергеева)	485
Общая часть	485
Систематическая часть	493
Л и т е р а т у р а	505

ГЛАВНЕЙШИЕ СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ,
ПРИНЯТЫЕ В ИЗДАНИИ «ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ»

Схема утверждена для «Основ палеонтологии»
Межведомственным стратиграфическим комитетом СССР 30 июня 1955 г.

Группы	Системы	Отделы		Ярусы (и др. подразд.)
Кайнозойская	Четвертичная	Голоцен	Современный	
		Плейстоцен	Верхний	
			Средний	
			Нижний	
	Третичная	Неоген	Плиоцен	Верхний Средний Нижний
			Миоцен	Верхний Средний Нижний
		Палеоген	Олигоцен	Верхний Средний Нижний
			Эоцен	Верхний Средний Нижний
			Палеоцен	Верхний Нижний
		Мезозойская	Меловая	Верхний
Сенон	Верхний			
	Нижний			Сантонский Коньякский
Нижний	Туронский Сеноманский			
	Альбский Аптский			
	Неоком		Барремский Готеривский Валанжинский	
Юрская	Верхний, или мальм	Титон	Верхний волжский Нижний волжский	
		Кимериджский Оксфордский Келловейский	Лузитанский	
	Средний, или доггер	Батский Байосский Ааленский		

Группы	Системы	Отделы	Ярусы (и др. подразд.)		
Мезозойская	Юрская	Нижний, или лейас	Верхний	Тоарский	
			Средний	Домерский Плинсбахский	
			Нижний	Лотарингский Синемюрский Геттангский	
	Триасовая	Верхний	Верхний	Рэтский Норийский Карнийский	
			Средний	Ладинский Анизийский	
			Нижний, или скифский	Кампильский ¹ Сейский ¹	
Палеозойская	Пермская	Верхний	Татарский Казанский		
			Нижний	Кунгурский Артинский	
		Сакмарский		Сакмарский Ассельский	
	Каменноугольная	Верхний	Оренбургский		
			Жигулевский	Гжельский Касимовский	
		Средний	Московский Башкирский, или каляльский		
		Нижний	Намюрский Визейский Турнейский		
	Девонская	Верхний	Фаменский Франский		
		Средний	Живетский Эйфельский		
		Нижний	Кобленцкий Жединский		
	Силурийская	Верхний	Лудловский		
		Нижний	Венлокский Лландоверский		
	Ордовикская	Верхний	Ашгильский Карадокский Лландейльский		
		Средний	Аренигский Тремадокский		
		Нижний	Не выделены		
	Кембрийская	Верхний	Не выделены		
		Средний	Не выделены		
		Нижний	Ленский Алданский		
	Прогерозойская	нижняя подгруппа			
Архейская					

¹ Согласно решению Межведомственного стратиграфического комитета от 10 мая 1956 г., рекомендуется деление нижнего триаса на индский и оленекский ярусы.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Пожалуй, ни одна отрасль палеонтологии (за исключением микропалеонтологии) не развивалась так бурно в течение последних 40 лет, как палеоихтиология. Усовершенствование методов препаровки и реконструкции, углубление сравнительно-анатомических знаний, изучение новооткрытых ихтиофаун в малоисследованных странах и применение ихтиофаун для стратиграфической корреляции, особенно корреляции бедных ископаемыми континентальных отложений палеозоя,— все это вывело палеоихтиологию из того примитивного состояния, в котором она находилась в начале XX века, и сделало ее важной для биологии и необходимой для геологии дисциплиной.

Это быстрое развитие палеоихтиологии вызвало необходимость коренной переработки, а не простого дополнения первоначального текста тома, оконченного в 1956 г., в составлении которого участвовало всего три автора: Л. С. Гликман (*Elastobranchii*), П. Г. Данильченко (*Holostei* и *Teleostei*) и Д. В. Обручев (все остальное). При переработке текста в число авторов вошли: Э. И. Воробьева (*Crossopterygii*, *Dipnoi*), А. А. Казанцева (*Palaeopisces*), Л. И. Новицкая (*Acanthodei*) и С. П. Сергеева (*Conodonti*).

При составлении тома была использована рукопись подготовленного в конце 30-х годов, но неопубликованного из-за начала войны второго тома «Основ палеонтологии» К. Циттеля (Позвоночные), раздел которого, посвященный рыбам и бесчелюстным, был переработан Л. С. Бергом, В. В. Меннером, Д. В. Обручевым и А. В. Хабаковым. Однако в результате быстрого развития палеоихтиологии эта рукопись оказалась безнадежно устаревшей, и заимствования были сделаны главным образом из отдела низших лучеперых (*Palaeopisces*), составленного Л. С. Бергом.

Читатель легко обнаружит, что многие разделы настоящего тома являются не только сводкой накопленных данных, но и попыткой критической переработки их, отражающей определенные точки зрения авторов этих разделов на систему и филогению рыб и рыбообразных позвоночных. Возможно, что для многих специалистов окажутся неприемлемы предложенные принципы классификации, как, например, деление всех акулловых рыб по внутреннему строению их зубов, но подкрепленное многими чертами строения нынеживущих представителей этих двух групп, оно является рабочей гипотезой, не уступающей по степени вероятности другим классификациям, составленным обычно по очень немногим признакам.

Рассматриваемые в настоящем томе группы, объединяемые в просторечии одним словом «рыбы», едины только по своей внешней обтекаемой форме, вызываемой необходимостью движения в общей для всех жидкой среде. В действительности же они представляют громадное разнообразие организмов, которое обнаруживается при попытке дать диагноз, объединяющий две или несколько крупных групп. Объединенные первоначально

в один из пяти классов позвоночных, Pisces, а затем в два — Cyclostomi и Pisces, они в настоящее время разными авторами делятся на различное число классов. Наибольшее число (11) было принято «Системе рыбообразных и рыб» Л. С. Бергом (1940, 1955). Это разнообразие организации вызвало необходимость дать отдельные общие части для всех крупных групп, классов или подклассов — всего десять общих очерков плюс общий очерк Chordata и Vestebrata, поскольку настоящий том является первым из трех, посвященных позвоночным, и плюс очерк конодонтов, которые вошли в том, хотя систематическая принадлежность их еще не выяснена.

Не для всех описываемых семейств удалось выполнить требование инструкции к «Основам палеонтологии» — снабдить их именем автора и датой установления, в особенности это затруднительно для семейств нынеживущих рыб. До решения Копенгагенского зоологического конгресса (1953) закон приоритета не распространялся на таксоны семейственной группы и, чтобы докопаться до первого установления названия, надо перерывать массу старинной литературы, преимущественно начала XIX в. По всей вероятности, те данные, которые взяты для современных семейств у Т. Гилла (Gill, 1893), в ряде случаев ошибочны, и их следует рассматривать только как попытку внести некоторый порядок в область, где еще много неясностей.

Охват материала, описываемого в томе, различен. Если для всех древних групп авторы старались учесть все роды, описанные в мировой литературе, то для костных ганоидов, костистых рыб и конодонтов пришлось ограничиться в основном родами, представленными на территории СССР, иначе объем тома сильно вырос бы за счет мало актуального материала. Для этих же групп не произведено ревизии системы, она дана для высших рыб по Л. С. Бергу, для конодонтов — по Хассу (1959).

Недостатком тома является небольшое количество иллюстраций: далеко не каждый родовой диагноз снабжен рисунком или фотографией. Иллюстрированы преимущественно роды, известные с территории СССР или показательные для более крупных групп. Рисунки в тексте выполнены художниками В. И. Дорофеевым, В. Д. Калгановым, К. П. Мешковым, Т. А. Неслуховской, А. Н. Потаповой, Т. Л. Савранской и К. А. Флегонтовым, фотографии — В. А. Пресняковым, А. В. Скиндером и Н. П. Финиговым.

При окончательной подготовке тома к печати большую работу провели сотрудники лаборатории рыб и рыбообразных Палеонтологического института АН СССР В. В. Доброхотова, А. А. Казанцева, Л. И. Новицкая и Э. И. Воробьева. Лаборатория будет очень благодарна читателям за все сообщения о замеченных пропусках, ошибках и даже опечатках, которые могут принести большую пользу при дальнейших работах. Адрес лаборатории: Москва В-71, Ленинский пр., 16, Палеонтологический музей АН СССР.

ТИП CHORDATA. ХОРДОВЫЕ

Д. В. Обручев

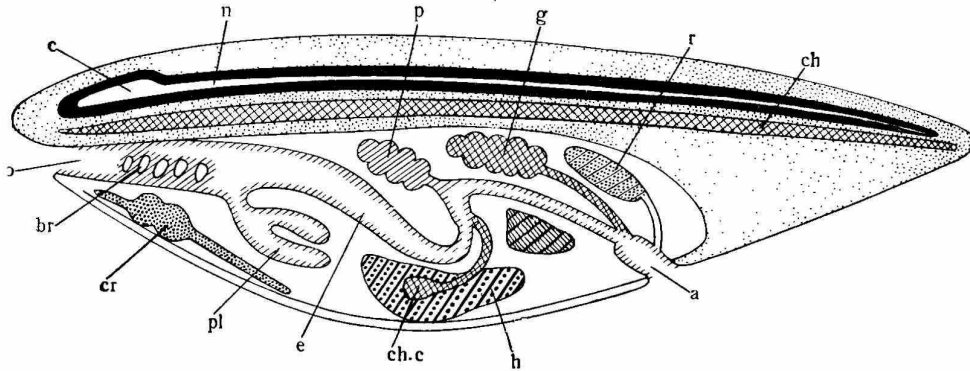
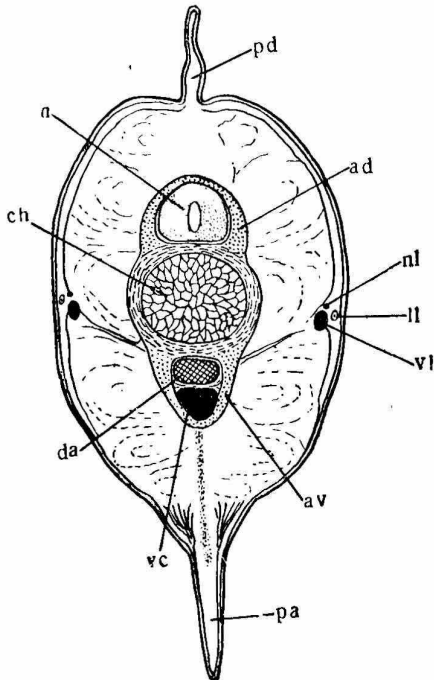


Рис. 1. Схема строения хордового животного

a — клоака (анальное отверстие); *br* — жаберные щели; *ch* — хорда; *ch.c.* — желчный пузырь; *cr* — сердце; *c* — головной мозг; *g* — половые железы (гонады); *h* — печень; *e* — кишечник;

n — нервная трубка; *o* — рот; *p* — поджелудочная железа; *pl* — легкие или плавательный пузырь; *r* — почки (Heintz 1955)



Билатерально (двусторонне) симметричные вторичноротые животные с вторичной полостью тела и метамерным (посегментным) расположением главнейших систем органов: спинномозговых нервов, мускулатуры, осевого скелета (позвонки), отчасти кровеносных сосудов и выделительной системы. Метамерия лучше всего выражена у зародышей и низших хордовых (бесчерепных, низших позвоночных), у высших хордовых затемнена, у оболочников во взрослом состоянии утрачена. Отличаются от беспозвоночных (рис. 1) следующими признаками. 1. Наличием хорды или спинной струны, играющей роль осевого скелета и представляющей собой упругий стержень из своеобразной ткани, состоящей из сильно вакуолизированных клеток (рис. 2). Хорда образуется путем отщепления от спинной стенки кишечной трубки и имеет энтодер-

Рис. 2. Поперечный разрез позднего зародыша акулы *Scyliorhinus canicula* L.

ad — спинные дуги позвонков; *av* — брюшные дуги; *ch* — хорда; *da* — спинная аорта; *ll* — канал боковой линии; *n* — спинной мозг; *nl* — нерв боковой линии; *pa* — анальная плавниковая складка; *pd* — спинная плавниковая складка; *vc* — хвостовая вена; *vl* — боковая кожная вена (Goodrich, 1930)

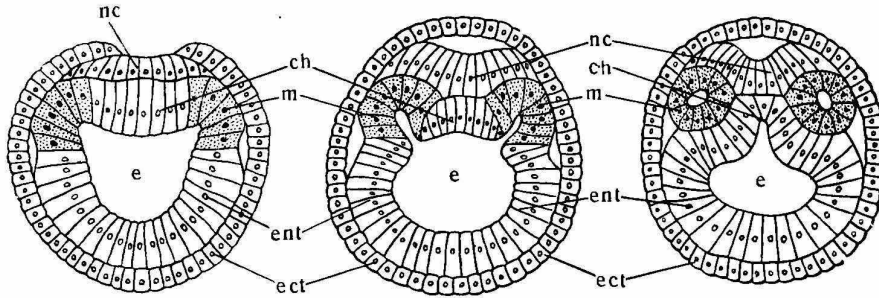


Рис. 3. Поперечные разрезы трех стадий развития зародыша ланцетника *Amphioxus lanceolatus* Yarrel
h — хорда; *e* — кишечник; *ect* — наружный зародышевый листок (эктодерма); *ent* — внутренний зародышевый листок (энтодерма); *m* — средний зародышевый листок (мезодерма); *nc* — нервная трубка (Наумов, 1951)

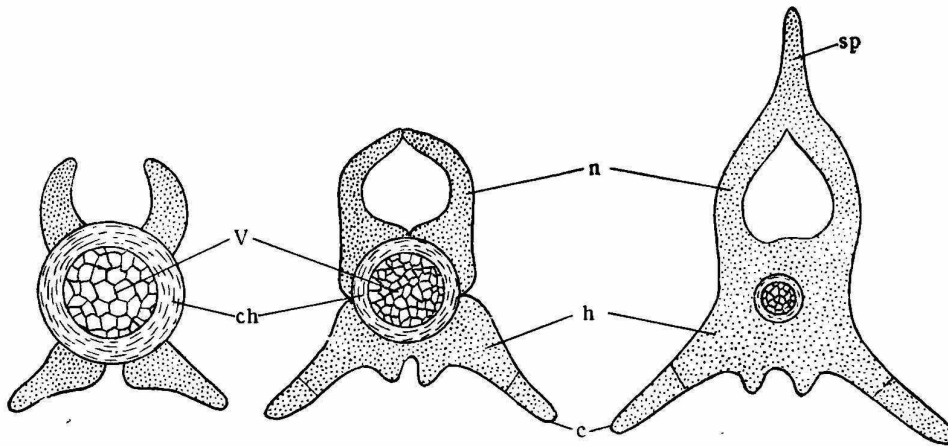


Рис. 4. Развитие хрящевых позвонков вокруг хорды
c — ребра; *ch* — оболочка хорды; *h* — нижние (гемальные) дуги; *n* — верхние (нервные) дуги; *sp* — остистый отросток; *v* — вакуолизованная ткань хорды (Наумов, 1951)

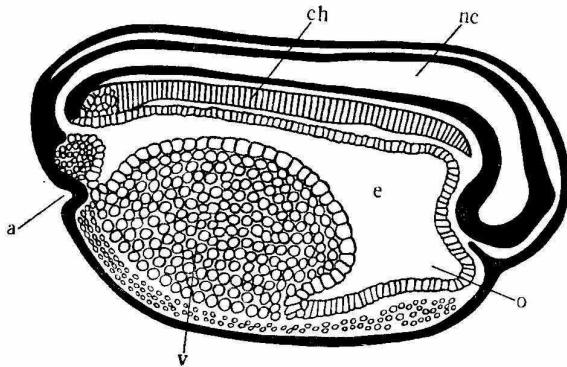


Рис. 5. Продольный разрез зародыша лягушки
a — анальная ямка; *ch* — хорда; *e* — кишечник; *nc* — нервная трубка; *o* — образование вторичного рта; *v* — желток (Ziegler, 1907)

мальное происхождение (рис. 3). У высших групп хорда во взрослом состоянии вытесняется позвонками (рис. 4). 2. Центральной нервной системой в виде трубки, расположенной на спинной стороне над хордой (рис. 5). Она образуется впячиванием эктодермы на спинной стороне зародыша. 3. Наличием жаберных щелей — парных отверстий, прободающих стенки переднего отдела кишечной трубки (глотки). У наземных позвоночных жаберные щели только закладываются у зародышей.

Хордовые ближе всего стоят к кишечнодышащим (Enteropneusta), перистожаберным (Pterobranchia) и щетинкочелюстным (Chaetognatha) — малочисленным группам, не известным в ископаемом состоянии. Некоторое сходство в эмбриональном развитии (вторичная полость тела, вторичный рот) связывает их с иглокожими. Три подтипа: Tunicata, Acrania и Vertebrata.