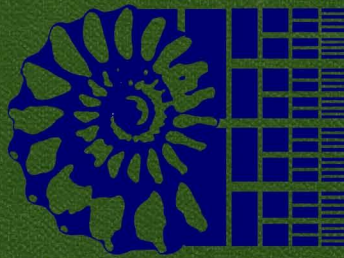
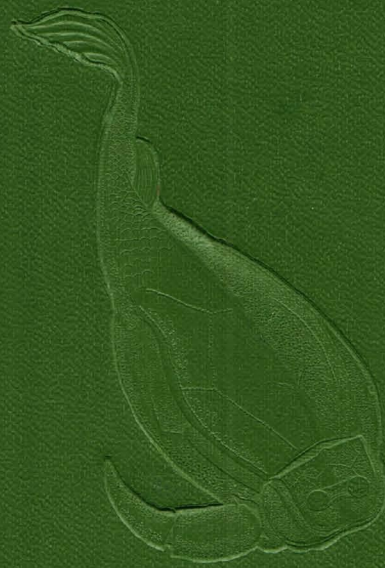


ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ



<http://jurassic.ru/>

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ КОМИТЕТ
СОЮЗА ССР

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО
ОБРАЗОВАНИЯ СССР



ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

СПРАВОЧНИК
ДЛЯ ПАЛЕОНТОЛОГОВ И ГЕОЛОГОВ СССР

—
В ПЯТНАДЦАТИ ТОМАХ

Главный редактор *Ю. А. Орлов*

Зам. главного редактора: *Б. П. Марковский, В. Е. Руженцев,
Б. С. Соколов*

Ученые секретари: *Л. Д. Кипарисова, В. Н. Шиманский*

Члены главной редакции: *В. А. Вахрамеев, Р. Ф. Геккер,
В. И. Громова, Л. Ш. Давиташвили, Г. Я. Крымгольц,
Н. П. Луппов, Д. В. Обручев, Н. К. Овечкин, И. М. Покровская,
В. Ф. Пчелинцев, Г. П. Радченко, Д. М. Раузер-Черноусова,
Б. Б. Родендорф, А. К. Рождественский, Т. Г. Сарычева,
Н. Н. Субботина, А. Л. Тахтаджан, К. К. Флеров,
А. В. Фурсенко, А. В. Хабаков, Н. Е. Чернышева,
А. Г. Эберзин*

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва

1 9 6 4

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

СПРАВОЧНИК
ДЛЯ ПАЛЕОНТОЛОГОВ И ГЕОЛОГОВ СССР

БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ, РЫБЫ

*Ответственный редактор тома
Д. В. Обручев*

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва

1 9 6 4

УЧРЕЖДЕНИЯ, ПРИНИМАВШИЕ УЧАСТИЕ
В СОСТАВЛЕНИИ ТОМА

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ МУЗЕЙ им. А. П. КАРПИНСКОГО АН СССР
ЛЕНИНГРАДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. А. А. ЖДАНОВА

СОДЕРЖАНИЕ ТОМОВ

- Общая часть. Простейшие. Под редакцией *Д. М. Раузер-Черноусовой и А. В. Фурсенко.*
- Губки, археоциаты, кишечнорастворимые, черви. Под редакцией *Б. С. Соколова.*
- Моллюски — панцирные, двустворчатые, лопатоногие. Под редакцией *А. Г. Эберзина.*
- Моллюски — брюхоногие. Под редакцией *В. Ф. Пчелинцева и И. А. Коробкова.*
- Моллюски — головоногие. I: наутилоидеи, бактритоидеи, эндоцератоидеи, актиноцератоидеи, аммоноидеи (агониатиты, гониатиты, климении). Под редакцией *В. Е. Руженцева.*
- Моллюски — головоногие. II: аммоноидеи (цератиты, аммониты), внутренне-раковинные. Приложение: кониконхии. Под редакцией *Н. П. Лупова и В. В. Друщица.*
- Мшанки, брахиоподы. Приложение: форониды. Под редакцией *Т. Г. Сарычевой.*
- Членистоногие — трилобитообразные и ракообразные. Под редакцией *Н. Е. Чернышевой.*
- Членистоногие — трахейные, хелицеровые. Под редакцией *Б. Б. Родендорфа.*
- Иглокожие, полухордовые. Под редакцией *Р. Ф. Геккера.*
- Бесчелюстные, рыбы. Под редакцией *Д. В. Обручева.*
- Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. Под редакцией *А. К. Рождественского и Л. П. Татаринова.*
- Млекопитающие. Под редакцией *В. И. Громовой.*
- Водоросли, мхи, псилофиты, плауновые, членистостебельные, папоротники. Под редакцией *В. А. Вахрамеева, Г. П. Радченко и А. Л. Тахтаджана.*
- Голосеменные, покрытосеменные. Под редакцией *В. А. Вахрамеева, Г. П. Радченко и А. Л. Тахтаджана.*

ОГЛАВЛЕНИЕ

Главнейшие стратиграфические подразделения, принятые в издании «Основы палеонтологии»	11
Предисловие	13
Тип Chordata. Хордовые (<i>Д. В. Обручев</i>)	15
Подтип Tunicata (Urochordata). Оболочники	17
Подтип Acrania (Cephalochordata, Leptocardii). Бесчерепные (ланцетники)	19
Подтип Vertebrata (Craniata). Позвоночные (черепные)	20
Л и т е р а т у р а	28
Руководства и общие работы по позвоночным	28
Происхождение позвоночных	30
Общие работы по бесчелюстным и рыбам	30
Ветвь Agnatha. Бесчелюстные (<i>Д. В. Обручев</i>)	34
Л и т е р а т у р а	37
Класс Diplorhina (Pteraspidomorphi). Парноноздревые	38
Подкласс Thelodonti (Coelolepides). Телодонты	39
Общая часть	39
Систематическая часть	41
Отряд Thelodontida	41
Отряд Turiniida	43
Отряд Phlebolepidida	43
Л и т е р а т у р а	44
Подкласс Heterostraci (Pteraspides). Инопанцирные (птераспиды)	45
Общая часть	45
Систематическая часть	55
Отряд Astraspidida	55
Отряд Eriptychiida	55
Отряд Syathaspidida	56
Отряд Traquairaspidida	61
Отряд Cardipeltida	63
Отряд Pteraspidida	64
Отряд Psammosteida	69
Отряд Amphiaspidida	75
Отряд Hibernaspidida	76
Отряд Olbiaspidida	78
Л и т е р а т у р а	80
Класс Monorhina (Cephalaspidomorphi). Непарноноздревые	83
Подкласс Osteostraci (Cephalaspides). Костнопанцирные (цефаласпиды)	84
Общая часть	84

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 (Birkeniidae). Беспанцирные	108
Общая часть	108
Систематическая часть	110
Отряд Birkeniida (Barycnemata)	110
Отряд Lasaniida (Oligocnemata)	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 (Coccosteii). 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 Carcharini. Кархарины	213
Отряд Hexanchida	214
Подотряд Hexanchoides	214
Подотряд Heterodontoides. 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 Carcharhinida	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 Holocerphali. 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. Мясистолопастные (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. Двоикодышащие	305
Отряд Diptera	305
Подотряд Dipteroidei (Ctenodipterini)	305
Подотряд Phaneropleuroidei	309
Подотряд Uronemoidei	312
Подотряд Ctenodontoidei	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 Errolichthyida	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 Stenotrissoidi	405
Подотряд Chirocentroidei	405
Подотряд Chanoidei	406
Подотряд Salmonoidei. Лососевидные	407
Подотряд Esocoidei (Haplomi). Щуковидные	408
Подотряд Stomiatoidi	408
Подотряд Enchodontoidei	411
Подотряд Gonorhynchoidei	412
Отряд Scoreiida. 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 (Synenthognathi). Сарганообразные	429
Подотряд Scomberesocoidei	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 (Salmohercae)	438
Отряд Bergycida. Бериксы	438
Отряд Zeida. Солнечники	443
Отряд Mugilida (Percesoces). Кефалеобразные	445
Подотряд Mugiloidei. Кефалевидные	445
Подотряд Sphyaenoidei. 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 Gobioidae. Бычки	464
Подотряд Cottoidei (Cataphracti, Scleroparei, Loricati). Костнощечки	465
Отряд Pleuronectida (Heterosomata). Камбалообразные	466
Подотряд Pleuronectoidei	466
Отряд Echieneidida (Discocephali). Прилипалообразные	468
Отряд Tetradontida (Plectognathi). Сроствочелюстные	469
Подотряд Balistoidei (Sclerodermi). Спинороги	469
Подотряд Ostracioidei. Кузовки	470
Подотряд Tetradontoidei (Gymnodontes). Фахаки	470
Подотряд Moloidei. Луны-рыбы	470
Отряд Gobiesocida (Xenopterygii)	471
Отряд Batrachoidida (Haplodoci)	471
Отряд Lophiida (Pediculati). Ногоперые	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	Датский	
			Сенон	Верхний Маастрихтский Кампанский
		Нижний	Сантонский Коньякский	
			Туронский Сеноманский	
	Юрская	Верхний, или мальм	Альбский Аптский	
			Неоком	Барремский Готеривский Валанжинский
		Средний, или доггер	Титон	Верхний волжский Нижний волжский
				Кимериджский Оксфордский Келловейский
		Батский Байосский Ааленский		

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

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

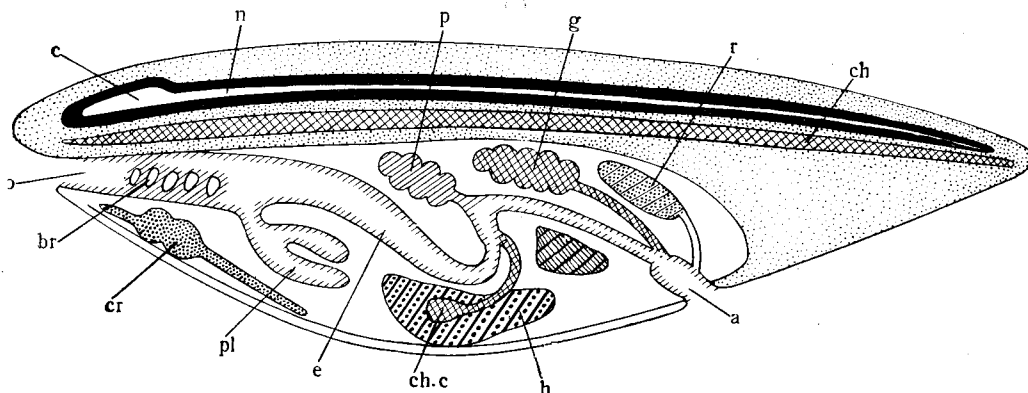
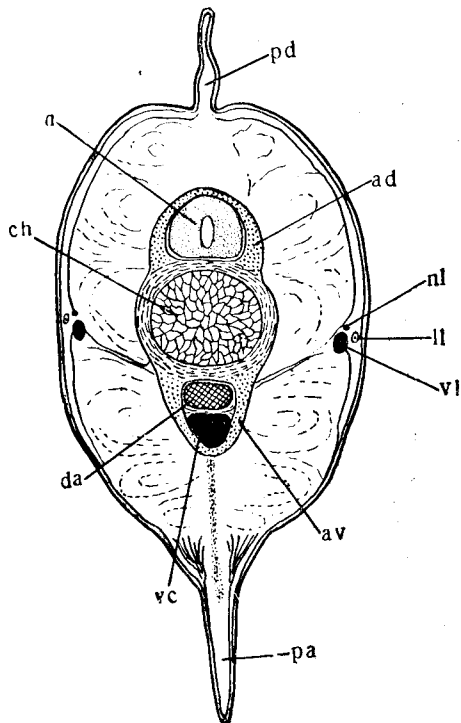


Рис. 1. Схема строения хордового животного

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 главных 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)

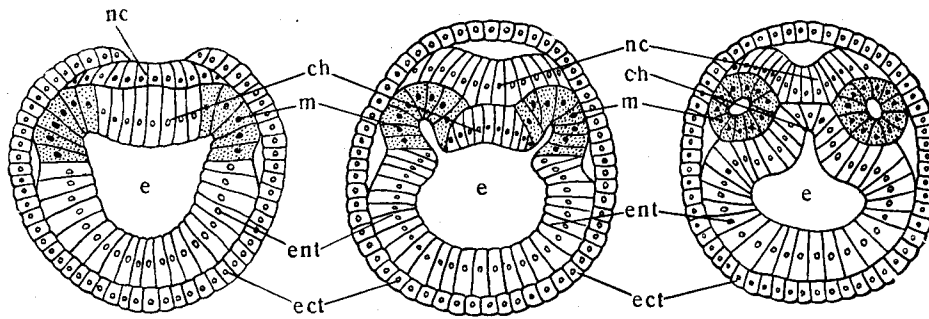


Рис. 3. Поперечные разрезы трех стадий развития зародыша ланцетника *Amphioxus lanceolatus* Yagrel
h — хорда; *e* — кишечник; *ect* — наружный зародышевый листок (эктодерма); *ent* — внутренний зародышевый листок (энтодерма); *m* — средний зародышевый листок (мезодерма); *nc* — нервная трубка (Наумов,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

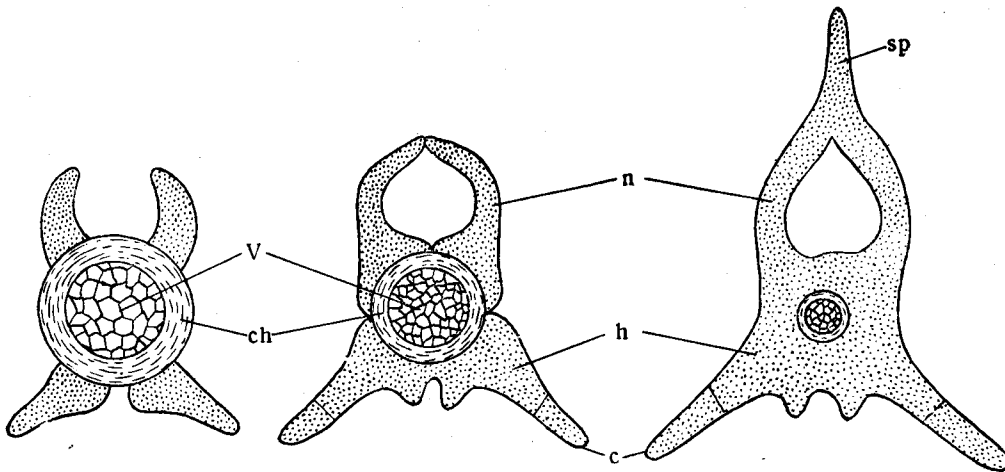


Рис. 4. Развитие хрящевых позвонков вокруг хорды
c — ребра; *ch* — оболочка хорды; *h* — нижние (гемальные) дуги; *n* — верхние (нервные) дуги; *sp* — остистый отросток; *v* — вакуолизованная ткань хорды (Наумов, 1951)

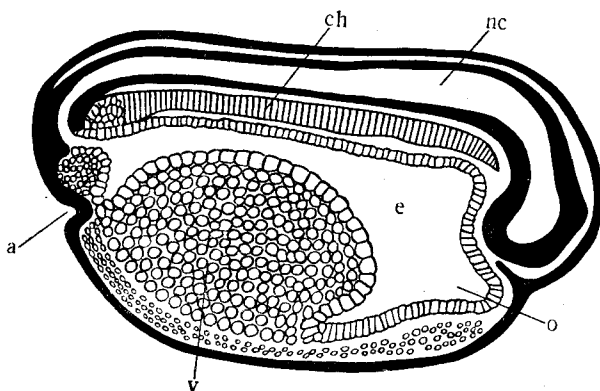


Рис. 5. Продольный разрез зародыша лягушки
a — анальная ямка; *ch* — хорда; *e* — кишечник; *nc* — нервная трубка; *o* — образование вторичного рта; *v* — желток (Ziegler, 1907)

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.

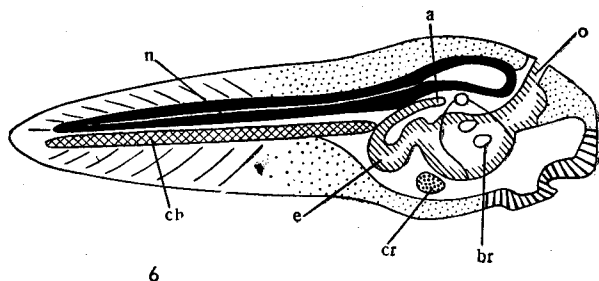
Хордовые ближе всего стоят к кишечнодышащим (Enteropneusta), перистожаберным (Pterobranchia) и щетинкочелюстным (Chaetognatha) — малочисленным группам, не известным в ископаемом состоянии. Некоторое сходство в эмбриональном развитии (вторичная полость тела, вторичный рот) связывает их с иглокожими. Три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

ПОДТИП TUNICATA (UROCHORDATA). ОБОЛОЧНИКИ

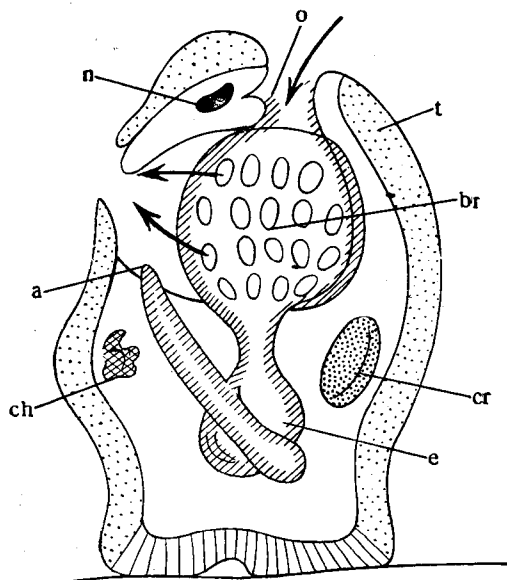
Прикрепленные (класс асцидий) или свободноплавающие (классы аппендикулярий и сальп), одиночные или колониальные морские животные, тело которых заключено в особую оболочку, тунику, являющуюся отчасти продуктом выделения кожного эпителия и по химическому составу близкую к растительной клетчатке. Кровеносная система незамкнутая. Глотка, куда вода и питательные частицы попадают через ротовой сифон, прободена жаберными отверстиями, открывающимися, так же как кишечник, в атриальную полость, откуда вода выходит наружу через второй, атриальный сифон. У личинок есть хвост с хордой, нервной трубкой, мезодермой, с зачатками полости тела и метамерной мускулатурой (рис. 6), редуцирующий-

ся у асцидий при переходе к сидячему образу жизни (рис. 7), а у аппендикулярий остающийся и во взрослом состоянии. У сальп хвостатой личинки нет. В ископаемом состоянии известны только проблематические остатки.

Ainiktozoon Scourfield, 1937. Тип рода — *A. loganense* Scourf., 1937; в. силур (лудлоу)



6



7

Рис. 6, 7. Схема строения личинки (6) и взрослой (7) асцидии
Обозначения, как на рис. 1; t — оболочка (туника) (Heintz, 1955)

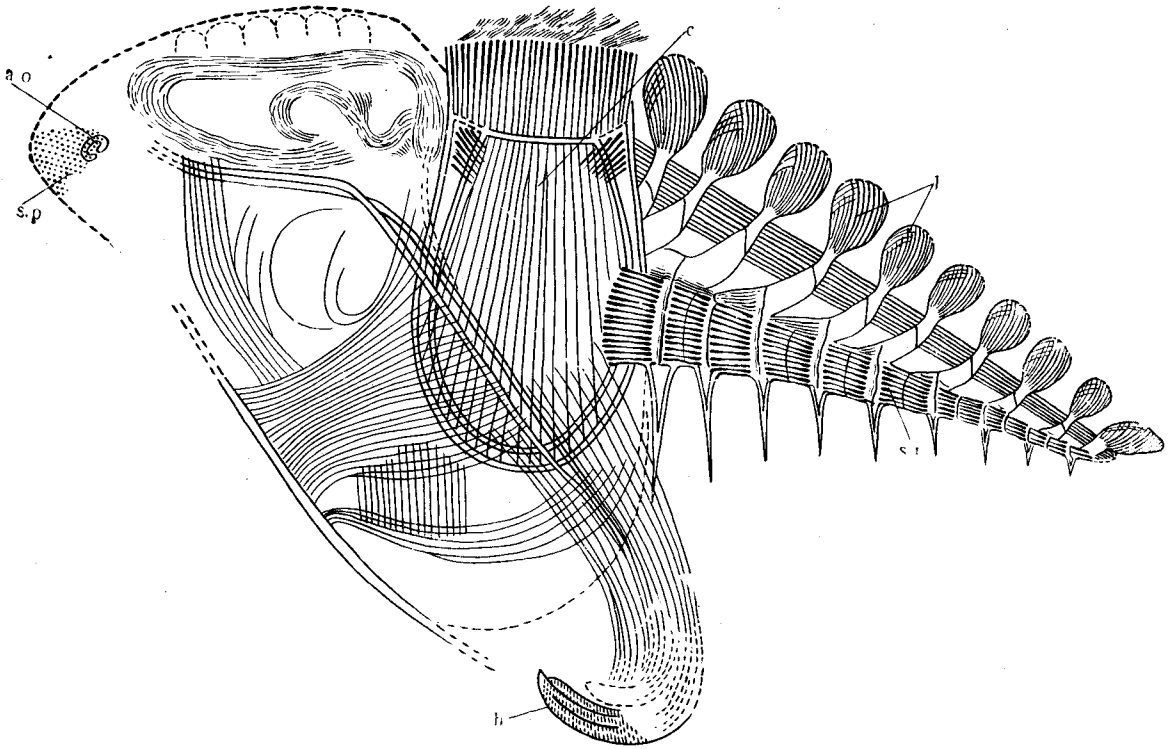


Рис. 8. *Ainiktozoon loganense* Scourfield, $\times 1$

a.o — ушковидный орган; *c* — капсула; *h* — крючок; *l* — лопасти; *s.p* — шагреневое пятно; *s.r* — сегментированный стержень; в. силур, Шотландия (Scourfield, 1937)

Шотландии. Организм 7—12 см длиной, в центре которого расположена овальная капсула (=атриальная полость асцидий?), от которой отходят два сегментированных стержня, несущих шипы и лопасти (=хвост личинок асцидий?) (рис. 8). Один вид.

ПОДТИП ACRANIA (CERHALOCHORDATA, LEPTOCARDII). БЕСЧЕРЕПНЫЕ (ЛАНЦЕТНИКИ)

Маленькие рыбообразные зарывающиеся морские животные. Скелет представлен хордой, продолжающейся до переднего конца тела дальше, чем расположенная над ней нервная трубка, слабо расширяющаяся в голове (рис. 9).

одною слоя клеток. Мускулатура метамерная. Широко распространены в современных морях. В ископаемом состоянии не встречены.

Современные ланцетники обладают чертами специализации, связанными с роющим образом

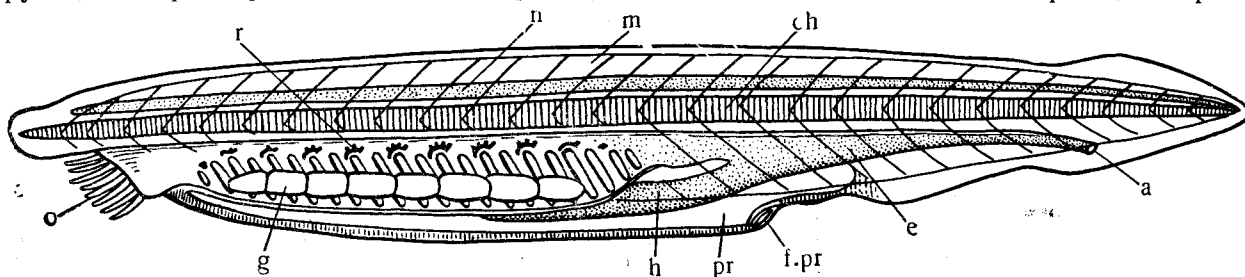


Рис. 9. Схема строения ланцетника *Amphioxus lanceolatus* Yarrel

Обозначения, как на рис. 1, кроме того: *m* — мускульные сегменты; *pr* — перибранхиальная полость; *i. pr* — отверстие перибранхиальной полости; *r* — нефридии (Ziegler, 1907)

Череп и позвонков нет. Нет плавников, за исключением кожистой оторочки спины и заднего конца тела. Из органов чувств есть обонятельная ямка, светочувствительные органы вдоль центрального канала мозга и осязательные усики вокруг рта. В области головного мозга всего две пары нервов. Ротовое отверстие ведет в ротожаберную полость, стенки которой прободены многочисленными жаберными щелями, ведущими в своеобразную перибранхиальную или атриальную полость, защищающую жабры при зарывании и открывающуюся впереди заднепроходного отверстия. Питательные частицы мерцательными ресничками препровождаются в кишку — прямую трубку с небольшим расширением (желудок) и мешковидным выпячиванием — печенью. Кровь бесцветная, вместо сердца на брюшной стороне пульсирующий сосуд. Органы выделения представлены многочисленными нефридиями, расположенными сегментально, без общего выводного протока. Половые железы (гонады) расположены метамерно, без выводных протоков. Эпидермис из

жизни (перибранхиальная полость, продолжение хорды вперед за конец нервной трубки), исключаяющими их из числа предков позвоночных. Однако в основном их строение такое, какое надо было бы ожидать у группы, предковой для позвоночных. Их скорее следует рассматривать как потомков такой предковой группы, доживших до нашего времени благодаря зарывающемуся образу жизни, способствующему, по-видимому, сохранению реликтов древних групп, например, лингулид и круглоротых. Это представляется более вероятным, чем предположение о них, как дегенерировавших бесчелюстных позвоночных (см., например, Holmgren a. Stensiö, 1936; Берг, 1955). Совершенно невероятно, чтобы у свободноживущих и достаточно подвижных животных возникло такое глубокое упрощение организации, в частности почти полное исчезновение хорошо развитых у бесчелюстных головного мозга и органов чувств, какое наблюдается обычно только при переходе к прикрепленному или паразитическому образу жизни.

ПОДТИП VERTEBRATA (CRANIATA). ПОЗВОНОЧНЫЕ (ЧЕРЕПНЫЕ)

Осевой скелет в виде хорды, тянущейся от хвоста и заходящей в голову. Хорда имеется у всех позвоночных в зародышевом состоянии, у некоторых и во взрослом; обычно же в наруж-

ном ее слое возникают метамерные хрящевые образования — позвонки (рис. 4), позже обызвествляющиеся (у хрящевых рыб) или замещающиеся костными. Нервная система, в виде трубки, расположена над хордой, обычно в канале, образованном верхними дугами позвонков. Расширение нервной трубки в голове образует головной мозг (рис. 10), приобретающий чрезвычайно сложное строение у высших позвоночных и защищенный хрящевой или костной коробкой — черепом. От этой центральной нервной системы отходят метамерно расположенные нервы, образующие многочисленные разветвления по всему телу. Как правило, не менее 10 пар головных нервов. Кроме черепа и позвоночника (осевой скелет), в состав скелета входят жаберные дуги и их производные — челюстная и гиоидная дуги (висцеральный скелет), располагающиеся вокруг переднего отдела кишечника (рис. 11), а также скелет двух пар конечностей, передней и задней (с их поясами — плечевым и тазовым), и непарных плавников (у рыб, рис. 17).

Только у низших позвоночных скелет остается хрящевым в течение всей жизни. Обычно он или обызвествляется — путем отложения известкового вещества (фосфорно-кислого кальция) между клетками хряща, в результате чего образуются призмочки лучистого строения

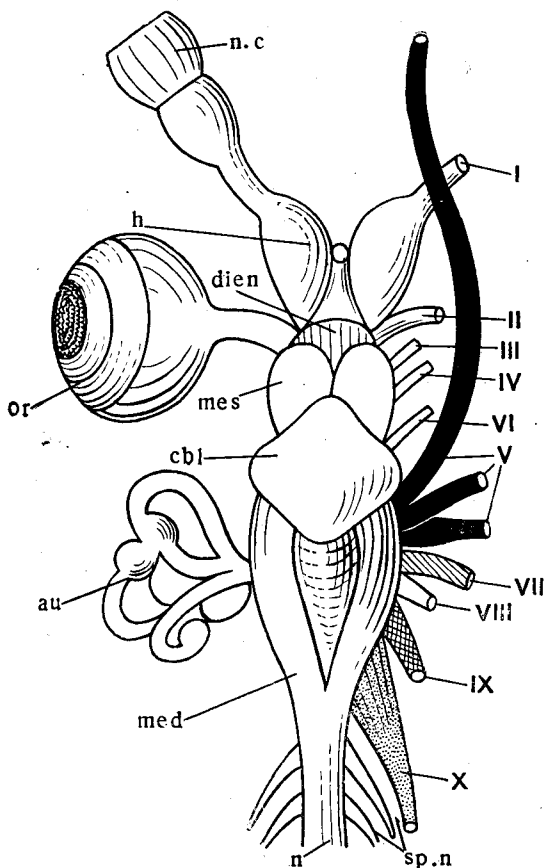


Рис. 10. Схема строения головного мозга и нервов позвоночного животного

au — орган равновесия и слуха с тремя полукружными каналами; *cbl* — мозжечок; *dien* — промежуточный мозг; *h* — полушария переднего мозга; *med* — продолговатый мозг; *mes* — средний мозг; *n* — спинной мозг; *n. c* — носовая капсула; *or* — глаз; *pi* — пинеальный орган; *sp. n* — спинномозговые нервы; *I* — обонятельный нерв; *II* — зрительный; *III, IV, VI* — глазодвигательные; *V* — тройничный; *VII* — лицевой; *VIII* — слуховой; *IX* — языкоглоточный; *X* — блуждающий (Heintz, 1955)

(рис. 12), или окостеневают — хрящ резорбируется и замещается костью, образуемой особыми клетками соединительной ткани — остеобластами, обычно включающимися в кость (костные тельца). Наружные слои кости имеют пластинчатое строение, внутри располагается губчатая

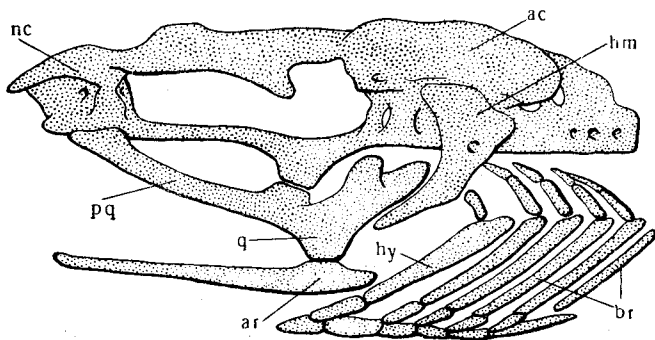


Рис. 11. Схема строения хрящевого черепа и висцеральных дуг костных рыб

ac — слуховая капсула; ar — сочленовная часть нижней челюсти (articulare); br — жаберные дуги; hm — подъязычно-челюстной хрящ (hyomandibulare); hy — подъязычная (гнойная дуга); nc — носовая капсула; pq — небноквадратный хрящ (palatoquadratum); q — квадратная часть небноквадратного хряща (quadratum) (Goodrich, 1931)

ткань, построенная из сложной сети костных пластинок. Вокруг внедряющихся в хрящ кровеносных сосудов костные пластинки располагаются концентрически, образуя костные трубки (остеоны, гаверсовы системы), полости которых называются гаверсовыми каналами (рис. 13).

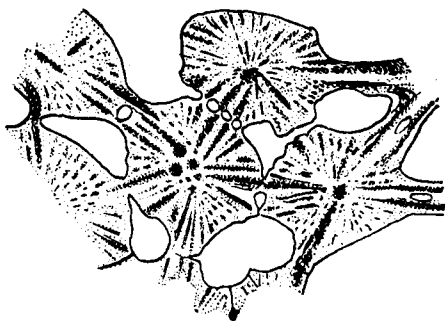


Рис. 12. Шлиф обызвествленного хряща *Helicoprion bessonowi* Karpinsky, $\times 31$; н. пермь (артинский ярус), Красноуфимск (Карпинский, 1899)

От остеобластов во все стороны расходятся протоплазматические отростки, заполняющие костные каналцы, соединяющие их друг с другом и с гаверсовыми каналами (рис. 14).

Кроме внутреннего скелета, имеется скелет наружный, состоящий из кожных или накладных костей на голове и плечевом поясе и чешуйного покрова на остальном теле. Наружный ске

лет у древнейших позвоночных состоял, по-видимому, только из кожных зубов, построенных из дентина — модификации костной ткани, — выделяемого одонтобластами, которые отличаются от остеобластов тем, что не включаются

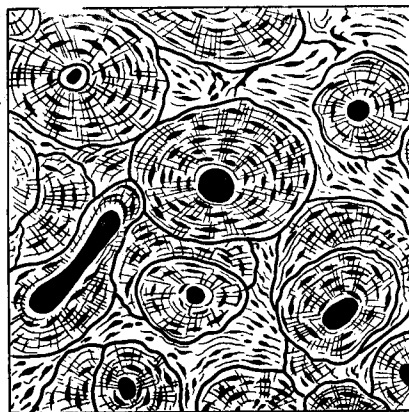


Рис. 13. Поперечный шлиф длинной кости млекопитающего с вторичными остеоонами (Orvig, 1951)

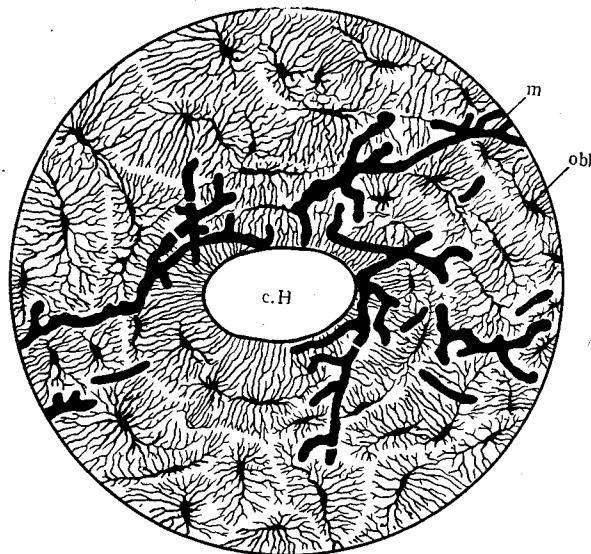


Рис. 14. Поперечный шлиф ребра морской коровы *Rhytina stelleri* Cuvier, $\times 300$

с. Н — гаверсов канал; m — каналы, образованные гифами грибка *Mycelites ossifragus* Roux; obl — полости костных клеток, остеобластов (Быстров, 1956)

в ткань кости, а сидят на стенках внутренней полости зуба (пульпы), и от каждой клетки к наружной поверхности зуба отходит один длинный протоплазматический отросток, лежащий в дентинном каналце. Дентинные каналцы расходятся радиально от полости пульпы к наружной поверхности зуба. Такой дентин называется

ортодентином. Вместо одной полости пульпы дентин может образовываться вокруг сети кровеносных сосудов (остеодентин) (рис. 15).

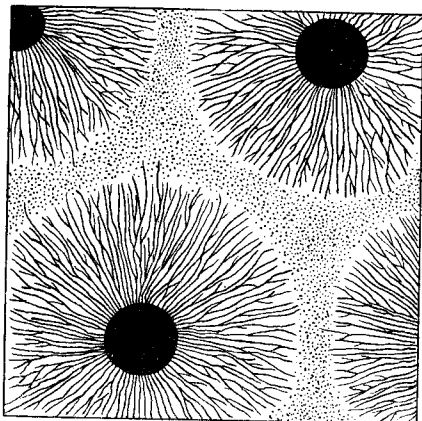


Рис. 15. Шлиф остеодентинового плавникового шипа *Machaeracanthus bohemicus* (Barrande); ср. девон, Чехия (Orvig, 1951)

Кожные зубы, расположенные на части эктодермы, образующей ротовое впячивание, превращаются в ротовые зубы, вступающие в связь с челюстными и небными костями и играющие такую большую роль при захватывании

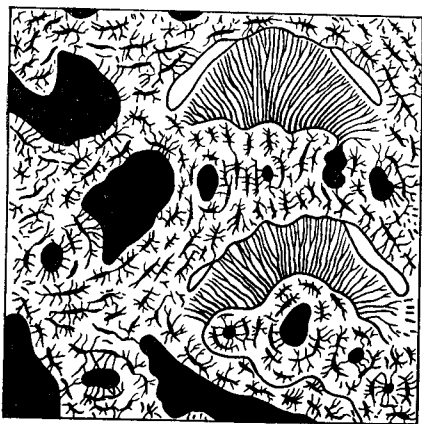


Рис. 16. Кожная кость кистеперой рыбы *Glyptolepis* sp., заключающая замурованные и частью резорбированные кожные зубы, $\times 100$; в. девон, Ленинградская обл. (Быстров, 1939)

и размельчении пищи. Начиная с рептилий, у них на дентине появляется слой твердой эмали призматического строения, выделяемой клетками эпителия. Существование эмали у рыб и амфибий, признаваемой многими авторами (например, А. П. Быстровым во всех его работах, Л. С. Гликманом — см. ниже, стр. 204), отри-

цается другими, называющими поверхностный слой зубной ткани, в который проникают, хотя и редкие, дентинные каналы, дуродентином (см. Röse, 1897; Bargmann, 1937; W. Schmidt, 1938, 1940, 1959; Румянцев, 1958).

Обычно под кожными зубами развивается костная ткань, образующая кожные кости самого различного числа и расположения (рис. 16) и чешуи, характерные для рыб, но сохраняющиеся отчасти и у амфибий.

Есть обособленная кровеносная система. Сердце на брюшной стороне. Кровь красная. Есть воротная система печени. Расположенные в передней части кишечника, служащие для дыхания жаберные щели у рыб остаются в течение всей жизни: у наземных исчезают во взрослом состоянии, но всегда имеются в эмбриональном. Перибранхиальной полости нет. Есть парные органы слуха и зрения. Почки не типа нефридий, имеют парные выводные протоки. Эпидермис многослойный.

Парные конечности. Давно отвергнута теория Гегенбаура, по которой парные плавники возникли из задних жаберных дуг, причем сами дуги превратились в пояса конечностей, а жаберные лучи — в лучи плавников. Она неверна уже хотя бы потому, что плавники древнейших рыб были расположены не вертикально, а горизонтально, параллельно длинной оси тела.

Сменившая теорию Гегенбаура теория боковых складок (рис. 17) учитывает тот факт, что парные плавники у древних рыб в эмбриональном развитии современных возникают в виде продольных выступов на границе боковой и ventральной поверхности тела. Однако в полном виде эти складки не наблюдались ни в одной группе и, вероятно, никогда не существовали. Гомологами таких складок являются вентролатеральные чешуйчатые и частью колючие складки, идущие от жаберной области к анальному отверстию у *Anaspida* и *Osteostraci*. У последних непосредственно за жаберной областью развиваются, независимо от челюстноротых позвоночных, грудные плавники. У некоторых древнейших *Acanthodei* между грудными и брюшными плавниками имеется два ряда таких же колючек, как в парных плавниках, но лишенных перепонки, которые рассматриваются как остатки боковых складок. Вероятно, они возникли путем распада длинных эмбриональных боковых плавников, подобно спинным плавничкам *Polypterus* или скумбриевых. У *Endeiolepis* из *Anaspida* описаны длинные брюшные плавники, но при отсутствии передней части тела трудно решить, действительно ли это настоящие боковые складки и не представляют ли они непарный преанальный плавник.

Функционально такие складки и плавники, лишенные мускулатуры, играли пассивную роль, увеличивая ventральную поверхность сопротивления погружению у форм тяжелее воды, лишенных плавательного пузыря, и препятствуя заваливанию на бок.

Внутренний скелет плавников при этом естественно претерпевает изменения, выраженные в сокращении элементов путем сращения. Обычно метамерные базальные элементы сливаются в три крупных хряща, именуемых про-, мезо- и метаптеригием (особенно акулы и *Arthrodira*).

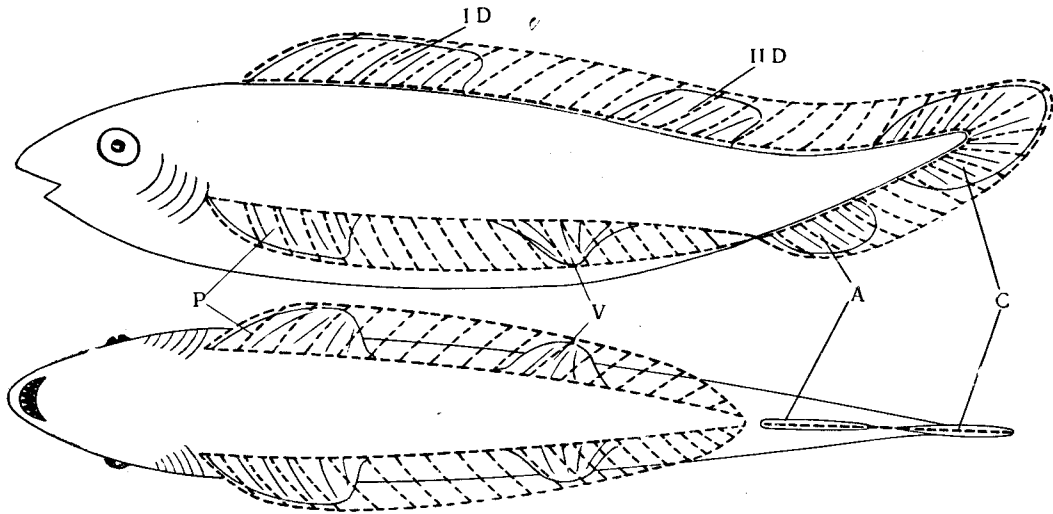


Рис. 17. Схема образования парных и непарных плавников из плавниковых складок

А — анальный плавник; С — хвостовой; Р — грудной; V — брюшной; ID — первый спинной; IID — второй спинной (Heintz, 1955)

Скелет плавников первоначально состоял из недифференцированных хрящевых палочек двух рядов — базального и радиального. У тех форм, где внутренний скелет отсутствовал (или неизвестен), он замещен наружным скелетом — чешуей (*Osteostraci*, *Acanthodei*). В течение эволюции хрящевые радиалии укорачиваются и замещаются более гибкими роговыми лучами (цератотрихиями) (у акул), которые в свою очередь вытесняются кожными лучами (лепидотрихиями), состоящими из мелких чешуй, образующих полуцилиндрические членики с каждой стороны луча. Такое строение обеспечивает наибольшую гибкость плавника. Наряду с этим наблюдается и противоположный процесс слияния члеников лепидотрихий, преимущественно передних лучей грудных плавников или переднего спинного в нечленистые колючие лучи, служащие частью для укрепления переднего края плавника, частью для защиты.

Другой процесс в эволюции парных плавников идет в направлении укорочения их основания образованием вырезки заднего края. Из примитивного эврибазального (с длинным основанием) плавника с ограниченной подвижностью вырабатывается постепенно стенобазальный (с коротким основанием) плавник, могущий совершать довольно разнообразные движения.

Однако, если укорочение ряда базалий и их слияние не происходит, образуется метаптеригиальная ось, к которой радиалии могут прикрепляться не только с латеральной, но и с медиальной стороны. При дальнейшем сужении основания плавника такая метаптеригиальная ось может превратиться в бисериальный архиптеригий, плавник, состоящий из членистой скелетной оси с отходящими от нее в обе стороны радиалиями. Название «архиптеригий» было дано Гегенбауром этому типу плавника, который более всего соответствовал его представлению о происхождении парных плавников из жаберных дуг. Однако архиптеригий независимо вырабатывается у групп, ведущих придонный образ жизни — у двоякодышащих, части кистеперых (*Holoptychiida*), у *Xenacanthi* из акул и *Chondrenchelys* из цельноголовых. Плавники такого типа служат больше для опоры на субстрат, чем при плавании, однако у нынеживущей латимерии они, вероятно, вторично стали работать в качестве весел.

Более перспективным оказался другой тип плавника кистеперых (*Osteolepidida*), который можно назвать кроссоптеригием и у которого скелетная ось дихотомически разветвляется. Из такого плавника при выходе на сушу путем редукции лишних радиалий и поворота плавника

нижним концом вперед получилась пятипалая конечность наземных четвероногих позвоночных. Дальнейшая эволюция вела от неуклюжих конечностей древних амфибий к весьма совершенным конечностям, приспособленным к самым различным функциям, что подробно изложено в соответствующих томах «Основ палеонтологии».

Непарные плавники у рыб — спинной, анальный и хвостовой — имеют такие же скелетные образования, как парные. Спинных плавников у древних групп два, из которых один иногда редуцируется, и только у лучеперых с самого начала их эволюции — один, но у более поздних костистых снова может быть два (например, у колючеперых первый колючий, второй мягкий) или даже три (у тресковых). Анальный обычно один, реже два (ксенаканты, тресковые).

Различают несколько типов хвостового плавника по его отношению к осевому скелету (рис. 18). Из эмбрионального протоцеркного плавника, в котором горизонтальный конец

ник получил название гипоцеркного в отличие от обычного — эпицеркного. Гипоцеркный плавник свойствен двум группам бесчелюстных (Heterostraci и Anaspida), лишенным парных плавников и обладающих выпуклым брюхом, эпицеркный плавник — всем остальным древним группам, имеющим парные плавники, но еще лишенным плавательного пузыря (Osteostraci, Placodermi, Acanthodei, Chondrichthyes, ранние Sarcopterygii). С появлением плавательного пузыря укорачивается загнутый вверх конец позвоночника и возникает гемигетероцеркный плавник, у которого только покрытая чешуей загнутая вверх ось тела выдает его несимметричность. Дальнейшее укорочение оси тела приводит к внешне симметричному гомоцеркному плавнику Teleostei, имеющему двулопастную форму, но состоящему почти из одной нижней лопасти.

Вторичное (в филогенезе) выпрямление оси тела приводит к образованию вторично равнолопастного дифицеркного плавника, свойственного более поздним Sarcopterygii, особенно целакантам. У химер и некоторых других гетероцеркный хвост становится нитевидным. У многих рыб с удлинненным телом непарные плавники могут удлиняться и сливаться в одну сплошную оторочку спины и хвоста.

У вторично-водных позвоночных возникают утраченные их предками непарные плавники, например спинной и гипоцеркный хвостовой у ихтиозавров, спинной и горизонтальный хвостовой у китообразных, однако эти плавники лишены скелета и собственной мускулатуры.

Среди позвоночных раньше различали пять «очевидных» классов: рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. В дальнейшем эта система значительно усложнилась. В качестве особого подтипа, противопоставляемого всем остальным — черепным позвоночным, к ним присоединились бесчерепные (ланцетник), а круглоротые (миноги и миксины) были выделены из рыб не только в качестве особого класса, но и особой ветви бесчелюстных, противопоставляемых всем остальным челюстноротым позвоночным. В последнее время выяснилось, что к бесчелюстным относятся и многие среднепалеозойские «панцирные рыбы» (Ostracodermi). В связи с большими успехами палеонтологии рыб многие авторы уже не считают их единой группой, а разделяют на несколько классов, число которых очень варьирует. Так, Л. С. Берг (1940, 1955) различает четыре класса среди бесчелюстных и семь классов в ряде Pisces. А. Ромер (Romer, 1945) бесчелюстных принимает за один класс, а челюстноротых рыб делит на три класса. С другой стороны, Дж. Мой-Томас (Moy-Thomas, 1939) всех рыб и рыбообразных (бес-

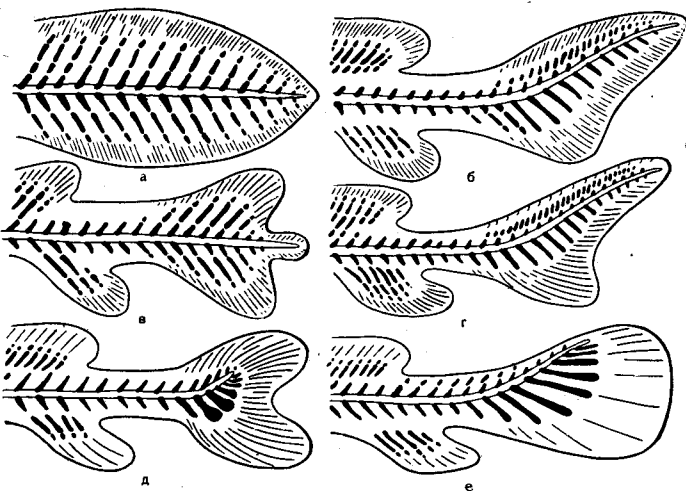


Рис. 18. Изменения хвостового плавника и отношения эндоскелетных радиалей непарных плавников к осевому скелету

a — прото-(дифи-)церкный тип (Dipnoi); *b* — гетероцеркный тип (Selachii); *c* — измененный дифицеркный (Coelacanthi); *d* — гетероцеркный (Chondrostei); *e* — гомоцеркный (Teleostei); *f* — сокращенный гетероцеркный (Amioidi) (Goodrich, 1930)

позвоночника или хорды окаймлен с обеих сторон одинаково развитыми плавниковыми складками, путем загиба оси тела вверх возникает гетероцеркный плавник, в котором увеличивается нижняя (гипохордальная) лопасть. Стадию такого плавника проходят в своем развитии все нынеживущие рыбы. Однако палеонтологам известен и другой тип гетероцеркного плавника, в котором хорда загибается вниз, и увеличивается верхняя (эпихордальная) лопасть. Такой плав-

челюстных) объединяет в одном классе с четырьмя подклассами. Г. В. Никольский (1954) видит в них два класса — круглоротых и рыб. В настоящей работе мы делим бесчелюстных на два класса, один из которых, Monorhina, обнимает обе группы нынеживущих круглоротых и палеозойских панцирных — Osteostraci и Anaspidia, а другой — Diplorhina — только палеозойских Heterostraci и Thelodonti. В надклассе рыб (Pisces) принято четыре класса: Placodermi (панцирные), Acanthodei (акантоды), Chondrichthyes (хрящевые), Osteichthyes (костные). Соединение первых двух из этих четырех классов в один (Placodermi или Aphetohyoidea), как это принято у Ромера или Мой-Томаса, отвергнуто, так как не доказано, что у Placodermi s. str. была полностью развита гиоидная жаберная щель (что выражено в слове Aphetohyoidea — открытогиоидные), а по исследованиям Стеншё, у них имелось вместо нее лишь брызгальце. Кроме того, попытка дать единый диагноз для обеих групп показала, что у них для этого слишком мало общих признаков.

Остальные четыре класса позвоночных — наземные, объединяются в надкласс четвероногих, Tetrapoda. Модные в настоящее время гипотезы полифилетического происхождения различных групп позвоночных могли бы угрожать цельности и другим классам. Однако поиски конкретных предков этих полифилетических групп постоянно приводят к неудачам. Так, в качестве предков хвостатых земноводных фигурировали сперва Dipnoi, потом кистеперые Pterolepiformes (=Holoptychiida), но помимо невозможности вывести пятипалую конечность Urodela из архиптеригия Dipnoi или Holoptychiida, сами различия в строении передней области черепа между двумя группами кистеперых оказались не столь радикальными. *Tupilakosaurus*, в котором хотели видеть предка ихтиозавров, после находки черепа оказался совсем к этому непригодным. Ввиду крайней необоснованности всех подобных гипотез, классы Tetrapoda в настоящем издании сохраняются в их традиционном объеме.

Позвоночные — единственный тип животных, все существование которого протекало в течение исторического времени жизни земли. Первые до сих пор известные остатки их найдены в низах ордовика. Тем не менее вопрос о происхождении этого типа все еще далек от разрешения и решается пока только на основании данных по ныне живущим группам.

Предков позвоночных хотели видеть в кишечноротовых (Sedgwick, 1884; Sillman, 1960), в частности ктенофорах, в кольчатых червях (Dohrn, 1876; Semper, 1875; Minot, 1897; Delsman, 1913) или членистоногих, причем червей и членистоногих приходилось перевертывать на

спину, чтобы гомологизировать их органы с органами позвоночных. В. Паттен (Patten, 1890—1912) в ряде работ сравнивал панцирных рыб непосредственно с перевернутым *Limulus* (Merostomata). Другие авторы при помощи дополнительных искусственных построений выводили позвоночных из неперевернутых кольчатых червей (Balfour, 1875), немертин (Hubrecht, 1883), турбелларий, близких к Merostomata членистоногих (Gaskell, 1908), примитивных докембрийских протартропод (Raw, 1960). Преобладающей в настоящее время является гипотеза происхождения позвоночных из пелагических личинок оболочников, ставших неотеническими и удержавших способность к плаванию, что несомненно повлекло за собой быстрое прогрессивное развитие. Сходство в эмбриональном развитии сближает этих предков позвоночных с иглокожими (Villey, 1894; Garstang, 1928; Gregory, 1936, 1951; de Beer, 1937; Heintz, 1939; Berrill, 1955; Young, 1950; Tarlo, 1960). Предками позвоночных были мелкие животные, лишенные скелета, что делает очень мало вероятными их находки в ископаемом состоянии.

Самые древние остатки позвоночных — бесчелюстных — известны из низов ордовика окрестностей Ленинграда и среднего ордовика США. Обильные в конце силура и раннем девоне панцирные бесчелюстные становятся все более редкими позже и исчезают до конца девона. Только лишенные твердого скелета и неизвестные в ископаемом состоянии круглоротые доживают до нашего времени.

Рыбы появляются (насколько известно по их ископаемым остаткам) в начале силура и в настоящее время господствуют в морских и пресных водах. Ведут ли они свое начало от бесчелюстных и от какой их группы, пока неясно. Сверхсвершено несомненно, что наземные позвоночные произошли в течение девонского периода (вероятно, около его середины) от кистеперых рыб отряда Osteolepidida. Первые наземные позвоночные — земноводные известны в ископаемом состоянии с верхов девона (ихтиостегиды Гренландии). В карбоне — триасе панцирно-головые группы амфибий («стегоцефалы») играют заметную роль в фауне, уступая затем место группам с более легким скелетом, доживающим до наших дней.

Первые находки остатков рептилий датируются средним карбоном. Вероятно, в течение этого периода они произошли от одной из групп примитивных амфибий — эмболомерных лабиринтодонтов. В позднем палеозое и особенно в мезозое — «веке пресмыкающихся» — рептилии достигли необыкновенного расцвета, заняв разнообразные экологические ниши на суше, в воде и в воздухе. После «великого вымирания»

их в конце мезозоя, в третичный период переходят только нынеживущие группы, играющие уже сравнительно скромную роль в фауне. Их место в третичное время заняли млекопитающие, господствующая и ныне группа животных. В мезозойских отложениях остатки млекопитающих крайне редки, хотя встречаются начиная с позднего триаса. Млекопитающие происходят, вероятно, от звероподобных рептилий позднего триаса, иктидозавров. Так же из юры известны

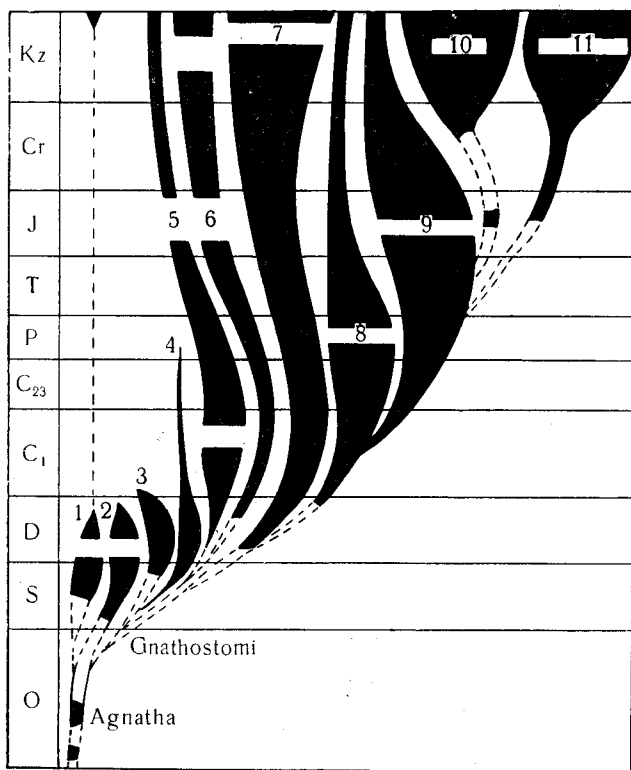


Рис. 19 Схема филогенетических отношений позвоночных

1 — Monorhini; 2 — Diplorhini; 3 — Placodermi; 4 — Acanthodes; 5 — Holocephali; 6 — Elasmobranchii; 7 — Osteichthyes; 8 — Amphibia; 9 — Reptilia; 10 — Aves; 11 — Mammalia (Romer, 1945, с изменениями)

первые остатки птиц, еще сохранивших явные черты своего происхождения от пресмыкающихся, среди которых текодонты были, по-видимому, общими предками динозавров, летающих ящеров, птиц и крокодилов. Остатки птиц редки в отложениях всех систем (рис. 19).

В истории позвоночных наибольшее значение имеет прогрессивное развитие головного мозга и органов чувств, позволившее им занять господствующее положение в фауне моря, суши и воздуха и в лице человека — добиться овладения силами природы. Экологические ниши, занимаемые позвоночными, и приспособления к различным обстановкам чрезвычайно разнообразны.

Они будут изложены в характеристиках отдельных групп.

Условия захоронения (тафономия) остатков позвоночных различны для обитателей морей и континентов. Вопросы тафономии наземных и пресноводных животных, включая отчасти рыб, подробно разобраны И. А. Ефремовым (1950). Мы коснемся здесь только некоторых общих закономерностей захоронения рыб и бесчелюстных.

Как правило, остатки рыб захороняются не на месте их обитания. Рыбы, живущие в реках или проточных озерах, могут быть захоронены ниже по течению, там, где падает его скорость, особенно в дельтах, или могут быть вынесены в море. Таковы основные богатые местонахождения остатков рыб, например в Главном девонском поле Русской платформы. Сравнительно редки захоронения в озерных отложениях, так как последние реже сохраняются в геологической летописи. Таковы знаменитые местонахождения среднедевонских рыб в осадках Оркадского озера Северной Шотландии, где тысячами добываются экземпляры полной сохранности, или не менее богатое местонахождение юрских рыб, насекомых и флоры в хр. Кара-Тау в Ю. Казахстане.

Морские рыбы, как правило, не попадают в захоронение на месте гибели, так как их трупы поглощаются другими животными, не достигая дна, а на дне растаскиваются его обитателями. Кости, не прикрытые осадком, легко растворяются, остаются обычно только дентиновые образования — зубы, плакоидные бляшки, плавниковые шипы. Поэтому на дне океанов, как правило, встречаются только зубы акул и очень редкие косточки других рыб. Так и в морских отложениях, богатых фауной беспозвоночных, кости рыб попадают лишь спорадически, например зубы и шипы акул и брадиодонтов в подмосковном карбоне, или зубы птиктодонтов и окатанные кости артродир в морском верхнем девоне Главного поля.

Обильные захоронения целых рыб возникают только в прибрежных областях в результате массовой гибели рыб от какого-нибудь стихийного бедствия и при условии отсутствия бентофауны и при достаточно быстром покрытии осадками. Очень благоприятно для захоронения пелагических рыб сероводородное заражение глубин бассейна, как в Черном море. Таково происхождение богатых местонахождений майкопской ихтиофауны на Северном Кавказе.

Таким образом, большинство более или менее богатых местонахождений остатков рыб сосредоточено в краевой зоне морей — в прибрежных морских, лагунных или дельтовых отложениях, где происходит достаточно быстрое накопление осадков и нет обильной донной фауны. Забвение

этого факта явилось причиной спора о среде возникновения позвоночных. А. Ромер и Б. Гроув (Roger a. Grove, 1935), к которым присоединился Л. С. Берг (1938), утверждая на основании изучения североамериканских местонахождений, что все древнейшие местонахождения рыб — пресноводные — и только в девоне рыбы завываюют море, не учли, что отсутствие остатков морской фауны еще не доказывает пресноводного происхождения осадков. Поэтому тщательный анализ данных по всем известным местонахождениям привел В. Гросса (Gross, 1950) и Р. Денисона (Denison, 1956) к обратному выводу о морском происхождении позвоночных. С точки зрения зоолого-физиологических данных этот вывод подтвержден Дж. Робертсоном (J. Robertson, 1957).

Позвоночные — самая высокоорганизованная и сложно построенная группа животных. Их скелет наиболее полно отражает строение мягких частей и всего организма в целом и поэтому наиболее полно поддается морфофункциональному анализу. Развитие подтипа протекало целиком в течение исторического периода развития Земли, не заходя корнями в докембрий. Филогенетические связи между отдельными классами позвоночных могут быть установлены с гораздо большей точностью, чем в любом другом типе животных. Все это является причиной, почему позвоночные были и остаются излюбленной группой при изучении путей и закономерностей эволюционного развития и наиболее благодарным объектом для сравнительно-анатомических и эволюционно-морфологических исследований. Ископаемые позвоночные были использованы как основателем сравнительной анатомии Ж. Кювье, так и основателем эволюционной палеонтологии В. О. Ковалевским. На материале по позвоночным был установлен ряд закономерностей эволюционного развития, как, например, принцип корреляции органов (Кювье), закон адаптивной и неадаптивной эволюции, закон радиации групп (Ковалевский), закон необратимости эволюции (Долло) и др.

Значение позвоночных для стратиграфии до последних десятилетий не было выяснено и только с развитием разработки полезных ископаемых, связанных с континентальными осадочными отложениями (нефть, уголь, бокситы и пр.) становится все более ощутимым. Общеизвестна роль, которую остатки рыб играют в

стратиграфии девона, остатки амфибий и рептилий — в разработке схем подразделения континентальных толщ перми и триаса, млекопитающих — в корреляции третичных и четвертичных отложений.

Нечего и говорить, как важно изучение фаун позвоночных и их миграций для восстановления изменений в очертаниях и связях между собой материков геологического прошлого.

Для изучения позвоночных крупнейшее значение имеет получение материала высокого качества, что может быть достигнуто только организацией специальных раскопок, с применением всей современной техники раскопки, укрепления, извлечения, заделки и перевозки ископаемых костей. Очень трудоемким является следующий этап работы — препаровка костей, освобождение их от породы, связанное также с подборкой и склейкой обломков и пропитыванием костей фиксирующими составами (см. Прохоров, 1931; Ефремов, 1951, 1955; Дмитриев и Вьюшков, 1956). Большой частью палеонтолог имеет дело с разрозненными и фрагментарными костями, поэтому существенное значение приобретает пластическое и графическое восстановление недостающих частей, а при достаточно полной сохранности реконструкция мягких частей — мускулатуры, иногда кровеносной и нервной системы, а также внешнего облика животного. Наружный и внутренний скелет рыб, считая позвонки, ребра, кости головы, чешуи и плавниковые лучи, состоит из очень большого количества элементов, измеряемого сотнями и тысячами, т. е. больше, чем у любых других животных. Вместе с тем чешуйный покров рыб очень быстро распадается, и отдельные чешуи и кости, отваливаясь от плавающего тупа, рассеиваются по дну и разносятся течениями и организмами. Поэтому привозимый геологами материал, особенно керновый, часто содержит только разрозненные чешуи рыб, которые в большинстве случаев можно определить приблизительно, до семейства или отряда. Это подчеркивает необходимость тщательных поисков более обильных и цельных остатков. Нужно помнить при этом, что остатки рыб никогда не распределены более или менее равномерно в слое породы, а образуют линзы, иногда очень богатые, среди подчас мощных толщ немых песчаников и глин, а в известняках представляют редкие включения.

ЛИТЕРАТУРА

Руководства и общие работы по позвоночным

А г а с с и с Л. 1855. О разнообразии и числе животных в разные геологические эпохи. Горн. ж., ч. 2, кн. 4, стр. 100—139.

Б о б р и н с к и й Н. А. и др. 1961. Курс зоологии. Том 2. Позвоночные. Изд. 6, М., стр. 1—473. Б о р и с я к А. 1906. Курс палеонтологии. Ч. 2. Позвоночные. М., VII + 394 стр. Б ы с т р о в А. П. 1953. Эволюция зубов позвоночных. Ежегодн. Всес. палеонтол. о-ва, т. 14, стр. 39—60.—1957. Прошлое, настоящее, будущее человека. Л., стр. 1—313. Б р е м А. 1939. Жизнь животных. Рыбы, земноводные, пресмыкающиеся. М.

В а л ь т е р И. 1911. История земли и жизни. Перев. Г. Н. Кваша. С.-Пб., стр. 1—537.

Г е к к е р Р. Ф., ред. 1947. Развитие жизни на Земле. Альбом наглядных пособий. М., стр. 1—47, 59 табл.

Д а в и т а ш в и л и Л. Ш. 1949. Курс палеонтологии. Изд. 2. М. Палеонтология позвоночных, стр. 408—609.—1958. Краткий курс палеонтологии. М., стр. 1—544.

Д е п е р е Ш. 1915. Превращения животного мира. С.-Пб., IX + 269 стр. Д м и т р и е в Г. А. и В ь ю ш к о в Б. П. 1956. Наставление для поисков остатков позвоночных в угольных шахтах (руководство для шахтных геологов). М., стр. 1—16. Д р у ж и н и н А. Н. 1947. Животный и растительный мир прошлого Земли. М., стр. 1—68.

Е ф р е м о в И. А. 1950. Тафономия и геологическая летопись. Кн. 1. Захоронение наземных фаун в палеозое. Тр. Палеонтол. ин-та, т. 24, стр. 1—178.—1955. Инструкция для поисков остатков позвоночных в палеозойских континентальных толщах. Там же, т. 46, стр. 151—160.

К а ш к а р о в Д. Н. 1944. Основы экологии животных. Изд. 2. Л., стр. 1—383. К а ш к а р о в Д. Н. и С т а н ч и н с к и й В. В. 1929. Курс биологии позвоночных. М.—Л., IV + 576 + 24 стр. К и н г с л и Д. С. 1914. Сравнительная анатомия позвоночных животных. М., XIII + 408 стр.

Л а н к е с т е р Э. Р. 1936. Вымершие животные. Изд. 3. М., стр. 1—167.

Н а у м о в С. П. 1951. Зоология позвоночных. М., стр. 1—407. Н е й м а й р М. 1919. Корни животного царства. Введение в науку о происхождении животных. Перев. М. В. Павловой с предисл. А. П. Павлова. М., стр. 1—298. Н и к о л ь с к и й А. М. 1902. Гады и рыбы. С.-Пб., стр. 1—872.

О г н е в С. И. 1945. Зоология позвоночных. Изд. 4. М., стр. 1—519. О р л о в Ю. А. 1961. В мире древних животных. М., стр. 1—191.

П а в л о в а М. В. 1929. Палеозоология. Ч. 2. Позвоночные. М., VII + 368 стр. П а р к е р Т. Дж. и Г а с в е л л ь В. А. 1908. Руководство к зоологии. Т. 2 (хордальные). М., IV + 692 стр. П р о х о р о в М. Г. 1931. Инструкция для раскопок, препаровки и монтировки ископаемых позвоночных. Изд. 2, Л., стр. 1—81.

Р о м е р А. Ш. 1939. Палеонтология позвоночных. Л., стр. 1—415. Р у м я н ц е в А. В. 1958. Опыт исследования эволюции хрящевой и костной ткани. М., стр. 1—376.

С е в е р ц о в А. Н. 1917—1925. Исследования об эволюции низших позвоночных.—Русск. архив анат., гист., эмбр., т. 1 и 3.—1939. Морфологические закономерности эволюции. М., стр. 1—610. Северцов С. А. 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л., стр. 1—315.—1951. Проблемы экологии животных. Неопубликованные работы. Т. 1. М., стр. 1—169. С и м п с о н Дж. Г. 1948. Темпы и формы эволюции.

Т р о ф и м о в Б. А. 1957. Жизнь в глубинах веков. М., стр. 1—150.

Ш и м к е в и ч В. 1922. Курс сравнительной анатомии позвоночных животных. Изд. 3. М.—Пб., IV + 634 + XVII стр. Ш м а л ь г а у з е н И. И. 1947. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. Изд. 4. М., стр. 1—540.

Э й х в а л ь д Э. 1861. Палеонтология России. С.-Пб. Э л т о н Ч. 1934. Экология животных. Перев. Д. Н. Кашкарова. М.—Л., стр. 1—83.

А b e l O. 1912. Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart, XVI + 708 S.—1918. Das Entwicklungstempo der Wirbeltierstämme. Schrift. Ver. Verbreit. naturwiss. Kenntn., Wien, Bd. 58, S. 91—120.—1919. Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin u. Leipzig, XVIII + 914 S.—1924. Die Eroberungszüge der Wirbeltiere in die Meere der Vorzeit. Jena, VII + 121 S.—1924. Lehrbuch der Paläozoologie. 2. Aufl., Jena, XIV + 523 S.—1925. Geschichte und Methode der Rekonstruktion vorzeitlicher Wirbeltiere. Jena, VIII + 327 S.—1927. Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. 2. Aufl. Jena, VIII + 714 S. A d a m s C. C. 1913. Guide to the study of animal ecology. N. Y., XII + 183 p. A d a m s L. A. 1919. A memoir on the phylogeny of the jaw muscles in recent and fossil vertebrates. Ann. N. Y. Acad. Sci., v. 28, p. 51—166.—1938. An introduction to the vertebrates. 2 ed., N. Y., p. 1—429.

B a l f o u r F. M. 1880—1881. A treatise on comparative embryology, v. 1—2. London. B e e r G. R. de 1928. Vertebrate Zoology: an introduction to the comparative anatomy, embryology and evolution of chordate animals.

London.—1937. The development of the vertebrate skull. London a. N. Y., Oxford Univ. Press. Bolk L., Göppert E., Kallius E., Lubosch W. 1931—1938. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 1—6. Berlin u. Wien. Broili F., Koken E. u. Schlosser M. 1911. Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie) von K. A. von Zittel. 2. Abt.: Vertebrata. 2 Aufl., München. u. Berlin, S. 1—598. Broili F. u. Schlosser M. 1923. Id. 4 Aufl., V + 706 S.

Camp C. L. a. Van der Hoof V. L. 1940. Bibliography of fossil vertebrates, 1928—1933. Spec. Pap. Geol. Soc. Amer., v. 27, p. 1—501. Camp C. L., Taylor D. N. a. Welles S. P. 1942. Idem., 1934—1938. Ibid., v. 42, V + 663 p. Camp C. L., Welles S. P. a. Green Morton. 1949. Idem., 1939—1943. Mem. Geol. Soc. Amer., v. 37, p. 1—371.—1953. Idem., 1944—1948. Ibid., v. 57, p. 1—465. Camp C. L. a. Allison H. J. 1962. Idem., 1949—1953. Ibid., v. 84. Cope E. D. 1889. Synopsis of the families of Vertebrata. Amer. Naturalist, v. 23, N 2, p. 849—877.—1898. Syllabus of lectures on the Vertebrata. Philadelphia, p. 1—135.

Dollo L. 1909. La paléontologie éthologique. Bull. Soc. belge Géol., Paléontol., Hydrol., v. 23 (Mém.), p. 377—421.

Eastman C. R. 1902. Textbook of palaeontology, by K. Zittel. V. 2. London a. N. Y., VIII + 283 p. Edinger T. 1929. Die fossilen Gehirne. Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch., Bd. 28, 249 S. Eichwald E. 1853—1861. Lethaea Rossica ou paléontologie de la Russie décrite et figurée. v. 1—3. Stuttgart. Enlow D. H. a. Brown S. O. 1956. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part 1. Texas J. Sci., v. 8, N 4, p. 405—443.

Gegenbaur C. 1898—1901. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Leipzig, Bd. 1—2. XIV + 978, VIII + 696 S. Goodrich E. S. 1930. Studies on the structure and development of vertebrates. London, XXX + 837 p. Grassé P.-P. (Dir.). 1954. Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. V. 12, Vertébrés. Paris, p. 1—1145. Gray J. 1953. How animals move. Cambridge, XII + 114 p. Gregory W. K. 1929. Our face from fish to man. N. Y., p. 1—295.—1951. Evolution emerging. A survey of changing patterns from primeval life to man. N. Y., v. 1—2, XXVI + 736, 1013 p. Gross W. 1939. Zur Systematik der Wirbeltiere. Naturwiss., Bd. 27, N 28, S. 473—484.—1956. Über die «Watson'sche Regel». Paläontol. Z., Bd. 30, N 1—2, S. 30—40.

Hay O. P. 1902. Bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North America. Bul. U. S. Geol. Surv., N 179, p. 1—868.—1929. Second bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North America, v. 1—2. Carnegie Inst. Washington, publ. 390, VIII + 916, XIV + 1074 p. Heintz A. 1939a. Die Entwicklung des Tierreiches. Naturwiss., Bd. 27, N 14, S. 223—226.—1939b. Der Stammbusch des Tierreichs. Natur u. Volk, Bd. 69, S. 524—534. Hertwig O. 1906. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. 1—3. Jena. Hyman L. H. 1942. Comparative vertebrate anatomy. 2d ed. Chicago, p. 1—544.

Jaekel O. 1911. Die Wirbeltiere. Eine Übersicht über die fossilen und lebenden Formen. Berlin, VIII + 252 S. Jarvik E. 1960. Théories de l'évolution des Vertébrés reconsiderées à la lumière des récentes découvertes sur Vertébrés inférieurs. Paris, p. 1—104.

Kellicott W. E. 1913. Outlines of chordate development. N. Y., p. 1—471. Kingsley J. S. 1925. The vertebrate skeleton. Philadelphia a. London.—1926. Comparative anatomy of vertebrates. 3d ed. Philadelphia. Krause R. 1923. Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. Berlin u. Leipzig. Kükenthal W. u. Krumbach T., Herausgeb. 1923. Handbuch der Zoologie. Berlin u. Leipzig.

Lehman J.-P. 1959. L'évolution des Vertébrés inférieurs. Quelques problèmes. Paris, p. 1—188.—1962. Paléontologie et théories modernes de l'évolution. Année Biol., v. 1, N 7—8, p. 407—419.

Matthew W. D. 1939. Climate and evolution. 2 ed. N. Y., XII + 223 p. Moodie R. L. 1928. Paleopathology. An introduction to the study of ancient evidences of diseases. Urbana, p. 1—567.

Naef A. 1926. Studien zur systematischen Morphologie und Stammesgeschichte der Wirbeltiere. Ergebn. Forsch. Zool., Bd. 7. Neal H. V. a. Rand H. W. 1936. Comparative anatomy. Philadelphia, p. 1—739. Nielsen O. E. 1953. Comparative embryology of the vertebrates. N. Y., XXIII + 982 p.

Osborn H. F. 1917. The origin and evolution of life. N. Y., XXI + 322 p. Owen R. 1840—1845. Odontography; or a treatise on the comparative anatomy of the teeth, v. 1—2. London.—1848. On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton, with tables of the synonyms of the vertebral elements and bones of the head of fishes, reptiles, birds, mammals and man. London, VIII + 203 p.—1861. Palaeontology; or, a systematic summary of extinct animals and their geological remains. 2 ed., Edinburgh, XV + 420 p.—1866—1868. On the anatomy of vertebrates, v. 1—3. London.

Parker T. J. a. Haswell W. A. 1940. A textbook of zoology, v. 2, revised by C. Forster-Cooper. 6th ed. London, p. 1—758. Prosser C. L., ed. 1950. Comparative animal physiology. Philadelphia.

Reynolds S. H. 1913. The vertebrate skeleton. 2d ed., Cambridge, p. 1—535. Robertson G. M. 1953. Some attempts at phylogeny of early vertebrates. Proc. Iowa Acad. Sci., v. 60, p. 725—737. Rösse C. 1896. Das Zahnsystem der Wirbeltiere. Anat. Hefte, Wiesbaden, Bd. 4, S. 542—591.—1897. Ueber die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz., Bd. 14, S. 21—31, 33—69. Romer A. S. 1933. Vertebrate paleontology. Chicago, p. 1—491.—1945. Idem. 2 ed., VIII + 687 p.—1947. Man and the vertebrates. 3 ed., Chicago, VIII + 405 p.—1962. The vertebrate body. 3 ed. Philadelphia, VIII + 627 p. Romer A. S., Wright N. E., Edinger T. a. Frank R. V. 1962. Bibliography of fossil vertebrates exclusive of North America, 1509—1927, v. 1—2, Mem. Geol. Soc. Amer., v. 87, p. LXXXIX + 1544.

Säve-Söderbergh G. 1934. Some points of view concerning the evolution of the vertebrates and classification of this group. Arkiv. zool., v. 26A, N 17, p. 1—20. Sewertzoff A. N. 1931. Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Jena, S. 1—371. Stromer v. Reichenbach E. 1912. Lehrbuch der Paläozoologie. 2 Teil: Wirbeltiere. Leipzig u. Berlin, VII + 325 S.

Tasnádi-Kubacska 1962. Paläopathologie. Bd. 1. Paläopathologie der vorzeitlichen Tiere. Jena, S. 1—269. Tomes C. S. 1914. A manual of dental anatomy, human and comparative. 7 ed. London, p. 1—616.

Verluyt J. et. al. 1927. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Berlin, S. 1—906.

Weidenreich F. 1923—1925. Knochenstudien. 1—4. Z. Anat. Entwickl. Gesch., Bd. 69, 76. Weigelt J. 1927. Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung. Leipzig, S. 1—227. Westoll T. S. 1962. Some crucial stages in the transition from Devonian fish to man. Sympos. Roy. Soc. Victoria, Melbourne, 1959, p. 40—61. Woodward A. S. 1898. Outlines of vertebrate palaeontology for students of zoology. Cambridge, p. 1—470.—1932. Text-book of palaeontology, by K. A. v. Zittel, v. 2, 2 ed., London, XVII + 464 p. Woodward A. S. a. Sherborn C. D. 1890. A catalogue of British fossil Vertebrata. London, XXXV + 396 p.—1891. Idem., supplement for 1890. Geol. Mag. (3), v. 8, p. 25—31.

Young J. Z. 1950. The life of vertebrates. Oxford, XVI + 767 p.

Zittel K. A. 1887—1890. Handbuch der Paläontologie, I Abteilung. Paläozoologie. Bd. 3. Vertebrata. München u. Leipzig, XII + 909 S.—1895. Grundzüge der Paläontologie. München u. Berlin, S. 1—971.

Происхождение позвоночных

Balfour F. M. 1875. A comparison of the early stages in the development of vertebrates. Quart. J. Micr. Sci. (n. s.), v. 15, p. 207—226. Beard J. 1888. The old mouth and the new; a study in vertebrate morphology. Anat. Anz., Bd. 3, S. 25—24; Nature, v. 37, p. 224—227.—1889. Some annelidan affinities in the ontogeny of the nervous system of vertebrates. Nature, v. 39, p. 259—261. Beer G. de. 1951. Embryos and ancestors. Oxford, Berrill N. J. 1955. The origin of vertebrates. Oxford, VIII + 257 p.

Delage V. et. Hérouard E. 1898. Traité de zoologie concrète. V. 8: Les Procordés. Paris, p. 1—397. Delsman H. C. 1913. Der Ursprung der Vertebraten. Eine neue Theorie. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. 20, S. 647—710. Dohrn A. 1876. Der Ursprung der Wirbeltiere und das Princip des Funktionswechsels: genealogische Skizzen. Leipzig, XV + 87 S.

Fell H. B. 1948. Echinoderm embryology and the origin of the chordates. Biol. Rev., v. 23, p. 81—107.

Garstang W. 1928. The morphology of the Tunicata and its bearing on the phylogeny of the Chordata. Quart. J. Micr. Sci., v. 72, p. 51—187. Gaskell W. H. 1890. On the origin of vertebrates from a crustacean-like ancestor. Ibid., v. 31, p. 379—444.—1896. The origin of vertebrates; presidential address. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci., 66 meet., p. 942—972.—1898—1906. On the origin of vertebrates, deduced from the study of *Ammocoetes*. J. Anat. Physiol., v. 32, p. 513—581; v. 33, p. 154—188, 638—671; v. 34, p. 465—587; v. 35, p. 224—267; v. 36, p. 164—208; v. 37, p. 168—219; v. 39, p. 371—401; v. 40, p. 305—317.—1908. The origin of vertebrates. London a. N. Y., IX + 537 p. Gislén T. 1930. Affinities between the Echinodermata, Enteropneusta and Chordonia. Zool. Bidrag Uppsala, v. 12, p. 199—304. Gregory W. K. 1936. The transformation of organic designs; a review of the origin and deployment of the earlier vertebrates. Biol. Rev., v. 11, p. 311—344.—1946. The roles of motile larvae and fixed adults in the origin of the vertebrates. Quart. Rev. Biol., v. 21, N 4, p. 348—364.

Hubrecht A. A. W. 1883. On the ancestral forms of the Chordata. Quart. J. Micr. Sci. (5), v. 23, p. 349—368.—1905. Die Abstammung der Anneliden und Chordaten und die Stellung der Ctenophoren und Plathelminthen im System. Jen. Z. Naturwiss., Bd. 39.

Kowalevsky A. 1866. Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mém. Acad. Imper. Sci. St.-Petersb. (7), v. 10, p. 1—19. Kupffer C. 1869—1870. Die Stammsverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbeltieren. Arch. Mikr. Anat., Bd. 5, S. 459—683; Bd. 6, S. 115—172.

Leach W. J. 1944. The archetypal position of *Amphioxus* and *Ammocoetes* and the role of endocrines in chordate evolution. Amer. Naturalist, v. 78, N 777, p. 341—357.

Metschnikoff E. 1870. Untersuchungen über die Metamorphose einiger Seethiere. I. Ueber *Tornaria*. Z. Wiss. Zool., Bd., 20, S. 131—144.—1881. Ueber die systematische Stellung von *Balanoglossus*. Zool. Anz., Bd. 139, S. 153. Minot C. S. 1897a. Contribution à la détermination des ancêtres de vertébrés. Arch. Zool. Exp. Gen., v. 3.—1897b. Cephalic homologues. A contribution to the determination of the ancestry of vertebrates. Amer. Naturalist, v. 31, p. 927—943.

Patten W. 1890. On the origin of vertebrates from the arachnids. Quart. J. Micr. Sci., v. 31, pt. 3, p. 317—378.—1902. On the origin of vertebrates, with special refer-

ence to the structure of the ostracoderms. Verhandl. Int. Zool. Congr. Berlin, S. 180—192.—1912. The evolution of the vertebrates and their kin. Philadelphia, p. 1—486.

Raw F. 1960. Outline of a theory of origin of the vertebrates. J. Paleontol., v. 34, N 3, p. 497—539. Robertson G. M. 1955. Problems of origin and early development of vertebrates: skeletal tissues. Proc. Iowa Acad. Sci., v. 62, p. 493—497.

Scourfield D. J. 1937. An anomalous fossil organism, possibly a new type of chordate, from the Upper Silurian of Lesmahagow, Lanarkshire.—*Ainiktozoon loganense*, gen. et sp. nov. Proc. Roy. Soc. London (B), v. 121, p. 533—547. Sedgwick A. 1884. On the origin of metameric segmentation and some other morphological questions. Quart. J. Micr. Sci., v. 43. Semper C. 1875. Die Stammverwandtschaft der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Bd. 2, S. 25—76. Sillman L. R. 1960. The origin of the vertebrates. J. Paleontol., v. 34, N 3, p. 540—544.

Tarlo L. B. 1960. The invertebrate origins of the vertebrates. Rep. Int. Geol. Congr. XXI Sess., Norden, pt. 22, p. 113—123.

Wallis G. L. 1939. The origin of the vertebrate eye. Arch. Ophthalmology, v. 22, p. 452. Whitear M. 1957. Some remarks on the ascidian affinities of the vertebrates. Ann. Mag. Natur. Hist. (12), v. 10, p. 338—348. Willely A. 1894. *Amphioxus* and the ancestry of the vertebrates. N. Y., XIV + 316 p. Woodward A. S. 1892. The forerunners of the backboneed animals. Natural Sci., v. 1, p. 596—602.

Общие работы по бесчелюстным и рыбам

Алеев Ю. Г. 1959. Строение и функция хвостового плавника рыб. Тр. Севастоп. биол. ст., т. 12, стр. 219—258.—1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М., стр. 1—247. Атласы руководящих форм ископаемых фаун СССР. 1939—1947, т. 2—13. М.—Л.

Берг Л. С. 1938. Древнейшие пресноводные рыбы. Природа, № 7—8, стр. 149—150.—1940. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 5, вып. 2, стр. 87—517.—1948—49. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, т. 1—3. М.—Л., стр. 1—1381.—1955. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. 2 изд. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 20, стр. 1—286.—1962. Избранные труды, т. 5. Общая биология, биогеография и палеоихтиология. М., стр. 1—515.

Васнецов В. В. 1947. Рост рыб как адаптация. Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, отд. биол., т. 52 (1), стр. 23—34.

Грацианов В. И. 1907. Опыт обзора рыб Российской империи в систематическом и географическом отношении. Тр. Отд. Ихтиол. Имп. Русск. об-ва акклим. жив. раст., т. 4, XXX + 567 стр.

Емельянов С. В. 1939. Развитие и строение некоторых малоизученных элементов позвоночника рыб, их связь с непарными плавниками и некоторые вопросы теории конечностей. В сб.: «Памяти А. Н. Северцова», т. 1.

Никольский Г. В. 1944. Биология рыб. М., стр. 1—231.—1954. Частная ихтиология. Изд. 2, М., стр. 1—458.—1961. Экология рыб. М., стр. 1—336.

Обручев Д. В. 1958. К биостратиграфии ихтиофаун нижнего и среднего палеозоя СССР. Сов. геол., № 11, стр. 40—53.

Рогон В. 1890. Микроскопическое строение наружного или кожного скелета ископаемых и ныне живущих позвоночных животных как путеводитель при палеонтологических исследованиях. Горн. ж., № 2, стр. 1—60.

Суворов Е. К. 1948. Основы ихтиологии. 2 изд. М., стр. 1—580.

Третьяков Д. К. 1944. Очерки по филогении рыб. Киев.

Шмальгаузен И. И. 1913. Непарные плавники рыб и их филогения. Тр. Киевск. об-ва естествоиспыт., т. 23, стр. 1—256.—1916. О функциональном значении плавников рыб (предварительное сообщение). Русск. зоол. ж., т. 1, № 6—7, стр. 185—214. Шмидт П. Ю. 1947. Миграции рыб. Изд. 2. М., стр. 1—362. Шулейкин В. В. 1934. Внешняя и внутренняя динамика рыбы. Изв. АН СССР, отд. мат. и ест. наук, № 8.

Abel O. 1922. Ueber den wiederholten Wechsel der Körperform im Laufe der Stammesgeschichte der Teleostomen. Bijdr. Dierkunde Kon. Zool. Genoots. Amsterdam, v. 22, p. 73—87. Agassiz L. 1833—1843. Recherches sur les Poissons fossiles, v. 1—5. Neuchâtel.—1844. Monographie des Poissons fossiles du vieux grès rouge ou système dévonien (Old Red Sandstone) des Iles Britanniques et de la Russie. Neuchâtel. Ahlborn F. 1895. Ueber die Bedeutung der Heterocerbie und ähnlicher unsymmetrischer Schwanzformen schwimmender Wirbeltiere für die Ortsbewegung. Z. Wiss. Zool., Bd. 61, № 1, S. 1—15. Atz J. W. 1952. Narial breathing in fishes and the evolution of the internal nares. Quart. Rev. Biol., v. 27.

Bargmann W. 1937. Zur Frage der Homologisierung von Schmelz und Vitrodentin. Z. Zellforsch. Mikr. Anat., Bd. 27, № 4, S. 492—499. Berg L. S. 1958. System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. Berlin, XI + 310 S. Bonte A. 1957. Sur une cause possible des hécatombes des Poissons. Compt. rend. Soc. géol. France, № 5, p. 104—105. Bridge T. W. a. Boulenger G. A. 1922. Fishes, in «The Cambridge Natural History», v. 7. Brongersma-Sanders M. 1945. The annual fish mortality near Walvis Bay (South West Africa) and its significance for paleontology. Arch. Néerland. Zool, v. 7, p. 291—294.—1948. The importance of upwelling water to vertebrate paleontology and oil geology. Verhandl. Kon. Nederl. Akad. Wet., sect. 2, Nat., v. 45, № 4, p. 1—112.—1949. On the occurrence of fish remains in fossil and recent marine deposits. Bijdr. Dierkunde, v. 28, p. 65—76.

Chamberlin T. C. 1900. On the habitat of the early vertebrates. J. Geol., v. 8, № 1, p. 400—412.

Dean B. 1895. Fishes, living and fossil; an outline of their forms and probable relationships. N. Y., XIV + 300 p.—1909. Studies on fossil fishes (sharks, chimaeroids and arthrodires). Mem. Amer. Mus. Natur. Hist., v. 9, pt. 5, p. 209—287.—1916—1923. A bibliography of fishes, v. 1—3. N. Y. Deecke W. 1913. Paläontologische Betrachtungen. IV. Über Fische. N. Jahrb. Mineral., Geol., Paläontol., Bd. 2, S. 69—92.—1927. Über die Triasfische. Paläontol. Z., Bd. 8, S. 184—198. Denison R. H. 1956. A review of the habitat of the earliest vertebrates. Fieldiana: Geology, v. 11, № 8, 357—457.

Eastman C. R. 1907. Devonian fishes of the New York formations. N. Y. State Mus. Mem., v. 10, p. 1—235.—1908. Devonian fishes of Iowa. Iowa Geol. Surv., 18 Ann. Rep. (1907), p. 29—386.—1917. Fossil fishes in the collection of the United States National Museum. Proc. U. S. Nat. Mus., v. 52, № 2177, p. 235—304.

Falke H. 1950. Das Fischsterben in der Bucht von Concepcion (Mittelchile). Senckenb., Bd. 31, S. 57—77.

Gill T. 1893. Families and subfamilies of fishes. Mem. Nat. Acad. Sci. Washington, v. 6, p. 127—138. Goodrich E. S. 1907. On the scales of fish living and extinct, and their importance in classification. Proc. Zool. Soc. London, v. 2, p. 751—774.—1909. Vertebrata craniata. First fascicle: Cyclostomes and fishes. In E. R. Lankester «A treatise on zoology», v. 9, XVI + 518 p.—1913. On the structure of bone in fishes; a contribution to palaeohistology. Proc. Zool. Soc. London, p. 80—85. Graham-Smith W. 1936. The tails of fishes. Ibid. pt. 3, p. 595—608. Grassé P.-P., ed 1958. Traité de zoologie. Anatomie, systematique, bio-

logie. Tome XIII. Agnathes et Poissons. Paris, fasc. 1—3. Gregory W. K. 1933. Fish skulls: a study of the evolution of natural mechanisms. Trans. Amer. Philos. Soc., v. 23, p. 75—481. Gross W. 1930. Die Fische des mittleren Old Red Süd-Livlands. Geol. Paläontol. Abhandl., Bd. 22, N 2, S. 123—156.—1933a. Die Fische des baltischen Devons. Palaeontographica, A, Bd. 79, S. 1—74.—1933b. Die unterdevonischen Fische und Gigantostraken von Overath. Abhandl. Preuss. Geol. Landesanst. (N. F.), № 145, S. 41—67.—1933 c. Die Wirbeltiere des rheinischen Devons. Ibid., № 154, S. 1—83.—1933d. Die phylogenetische Bedeutung der altpaläozoischen Agnathen und Fische. Paläontol. Z., Bd. 15, № 2—3, S. 102—137.—1935. Histologische Studien am Aussenskelett fossiler Agnathen und Fische. Palaeontographica, A, Bd. 83, № 1—2, S. 1—60.—1937. Die Wirbeltiere des rheinischen Devons. Teil II. Abhandl. Preuss. Geol. Landesanst. (N. F.), № 176, S. 1—83.—1942. Die Fischfaunen des baltischen Devons und ihre stratigraphische Bedeutung. Korr. Bl. Naturver. Riga, Bd. 64, S. 373—436.—1947. Die Agnathen und Acanthodier des obersilurischen Beyrichienkalks. Palaeontographica (A), Bd. 96, S. 91—158.—1950. Die paläontologische und stratigraphische Bedeutung der Wirbeltierfaunen des Old Reds und der marinen altpaläozoischen Schichten. Abhandl. Akad. Wiss. Math. naturw. Kl., № 1 (1949), S. 1—130. Grove A. J. a. Newell G. E. 1936. A mechanical investigation into the effectual action of the caudal fin of some aquatic chordates. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 17, № 98, p. 280—290.—1939. The relation of the tail-form in cyclostomes and fishes to specific gravity. Ann. Mag. Natur. Hist. (11), v. 4, № 22, p. 401—430. Günther A. 1859—1870. Catalogue of the fishes of the British Museum. London, v. 1—8.—1880. An introduction to the study of fishes. Edinburgh, p. 1—720.—1886. Handbuch der Ichthyologie. Wien, S. 1—527. Günther G. 1941. Critical comments on the theory of the influence of the fluvialite environment on the shape of early fishes. Amer. Naturalist, v. 75, p. 188—192.—1947. Catastrophism in the sea and its paleontological significance, with special reference to the Gulf of Mexico. Amer. J. Sci., v. 245, p. 669—676.

Harris J. E. 1936—1938. The role of the fins in the equilibrium of the swimming fish. J. Exp. Biol., v. 13, 1936, № 4, p. 476—493; v. 15, 1938, N 1, p. 32—47. Heintz A. 1935. How the fishes learned to swim. Smithsonian. Rep., 1934, p. 223—245. Hertwig O. 1876—1881. Ueber das Hautskelett der Fische. Morphol. Jahrb., Bd. 2, 1876, S. 328—395; Bd. 5, 1879, S. 1—21; Bd. 7, 1881, S. 1—42. Hills E. S. 1958. A brief review of Australian fossil vertebrates. Stud. Foss. Vert. London, p. 86—107. Holmgren N. 1940—1943. Studies on the head in fishes, embryological, morphological and phylogenetical researches. Parts I—IV. Acta zool., v. 21, p. 51—267; v. 22, p. 1—100; v. 23, p. 129—261; v. 24, p. 1—188.—1942. General morphology of the lateral sensory line system of the head in fish. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., v. 20, № 1, p. 1—46. Holmgren N. u. Stensiö E. 1936. Kraniaum und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische. In: Bolk L. et al. «Handbuch d. Vergl. Anat. d. Wirbeltiere», Bd. 4, S. 233—500. Housay F. 1912. Forme, puissance et stabilité des Poissons. Paris, p. 1—372. Hubbs C. L. 1948. Changes in the fish fauna of western North America correlated with changes in ocean temperature. J. Marine Res., v. 7, p. 459—482. Hussakof L. 1908. Catalogue of types and figured specimens of fossil vertebrates in the American Museum of Natural History. Part I: Fishes. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., v. 25, p. 1—103. Hussakof L. a. Bryant W. L. 1918. Catalog of the fossil fishes in the Museum of the Buffalo Society of Natural Sciences. Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci., v. 12, p. 1—345. Huxley T. H. 1861. Preliminary essay upon the systematic arrangement of the fishes of the Devonian epoch. Mem. Geol. Surv. U. Kingd., 10 dec., p. 1—46.

- J a e k e l O. 1894. Ueber sogenannte Faltenzähne und complicirtere Zahnbildungen überhaupt. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde, № 5, S. 146—153.— 1898. Ueber die verschiedenen Rochentypen. Ibid., № 5, S. 44—53.— 1929. Die Morphogenie der ältesten Wirbeltiere. Monogr. Geol. Paläontol. (1), Bd. 3, Berlin, X + 198 S. J a m e s W. W. 1957. A further study of dentine Trans. Zool. Soc. London, v. 29, pt. 1, p. 1—66. J a r v i k E. 1959. Dermal fin-rays and Holmgrens principle of delamination. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. (4), v. 6, № 1, p. 1—51. J o h a n s e n A. 1929. Mortality among porpoises, fish and the larger crustaceans in the waters around Denmark in severe winters. Rep. Dan. Biol. Stat., v. 35, p. 63—97. J o n e s T. R. 1882. Notes on the sudden destruction of marine animals. Geol. Mag. (n. s.), v. 9, p. 533—540. J o r d a n D. S. 1905. A guide to the study of fishes. N. Y., XXVI + 624 p. J o r d a n D. S. a. E v e r m a n n B. W. 1917. The genera of fishes from Linnaeus to Cuvier. Stanford Univ. Publ., Univ. ser., p. 1—161. J o r d a n D. S. 1919—1920. The genera of fishes. Pts. II—IV. Ibidem, p. 162—576.— 1923. A classification of fishes, including families and genera as far as known. Ibid., Biol. Sci., v. 3, № 2, p. 79—243.
- K l a a t s c h H. 1890. Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morphol. Jahrb., Bd. 16, S. 97—203, 208—258. K ü h n O. 1940. Die fossilen Agnathi und Fische. Berlin, IV + 169 S.
- M c C o y F. 1855. Descriptions of the British Palaeozoic fossils in the Geological Museum of the University of Cambridge. Cambridge, p. 1—661. M a c f a r l a n e J. M. 1923a. The evolution and distribution of fishes. N. Y., 1—154.— 1923b. Fishes the sources of petroleum. N. Y., p. 1—451. M e e k A. 1916. The migration of fish. London, XVIII + 427 p. M i l l e r S. A. 1889—1897. North American geology and palaeontology, for the use of amateurs, students and scientists. Cincinnati, p. 1—793. M o y t h o m a s J. A. 1939. Palaeozoic fishes. London, IX + 149 p. M ü l l e r J. 1844. Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürliche System der Fische. Abhandl. Akad. Wiss. Berlin, S. 117—216.
- N e w b e r r y J. S. 1889. The Palaeozoic fishes of North America. Monogr. U. S. Geol. Surv., v. 16, p. 1—340. N o b l e S. K. 1938. Sexual selection among fishes. Biol. Rev., v. 13, № 2. N o r m a n J. R. 1947. A history of fishes. 3 ed., London.
- O b r u c h e v D. 1959. Body-form, fins and mode of life of earliest vertebrates. Proc. XV-th Intern. Congr. Zool., London, 1958, p. 434—435. Ø r v i g T. 1951. Histological studies of placoderms and fossil elasmobranchs. I: The endoskeleton, with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general. Arkiv zool. (2), v. 2, № 2, p. 321—454.— 1957. Notes on some Paleozoic lower vertebrates from Spitsbergen and North America. Norsk Geol. Tidsskr., v. 37, № 3—4, p. 285—353. O w e n R. 1846. Lectures on the comparative anatomy and physiology of the vertebrate animals. Pt. 1, Fishes. London, p. 1—304.
- P a n d e r C. H. 1856. Monographie der fossilen Fische des ilirischen Systems der russisch-baltischen Gouvernements. St.-Petersb., X + 91 p. P a u c ä M. 1933. Die fossile Fauna und Flora aus dem Oligozän von Suslanesti-Muscel in Rumänien. Ann. Inst. Geol. Rom., p. 1—99. P a v o n i N. 1959. Rollmarken von Fischwirbeln aus den oligozänen Flyschschiefern von Engi-Matt (Kt. Glarus). Eclogae geol. Helvetiae, Bd. 52, № 2, S. 941—949. P i v e t e a u I. 1944. L'habitat des premiers Vertébrés. Compt. rend. Soc. geol. France (1943), p. 131. P o m p e c k j J. F. 1913. Fische (Paläontologie). Handwörterbuch d. Naturwissenschaften. Jena, Bd. 3, S. 1107—1147.— 1914. Das Meer des Kupferschiefers. Branca Festschr., Leipzig, p. 444—494.
- R e g a n C. T. 1904. The phylogeny of the Teleostomi. Ann. Mag. Natur. Hist. (7), № 13, p. 329—349.— 1929. Fishes. Encycl. Britan., 14 ed., v. 9, p. 305—328. R o b e r t s o n G. M. 1951. Some paleoecological speculations regarding the earliest vertebrates. Proc. Iowa. Acad. Sci., v. 57, p. 491—497. R o b e r t s o n J. D. 1957. The habitat of the early vertebrates. Biol. Rev., v. 32, № 2, p. 156—187. R ö s e C. 1894. Ueber die Zahnentwicklung der Fische. Anat. Anz., Bd. 9, № 21, S. 653—662.— 1897. Ueber die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. Ibid., Bd. 14, S. 21—31, 33—69. R o m e r A. S. 1942. Cartilage an embryonic adaptation. Amer. Naturalist, v. 76, p. 394—404.— 1946. The early evolution of fishes. Quart. Rev. Biol., v. 21, № 1, p. 33—69.— 1956. Fish origins—fresh or salt water? Pap. Marine Biol. Oceanogr., London, p. 261—280. R o m e r A. S. a. G r o v e B. H. 1935. Environment of the early vertebrates. Amer. Midl. Naturalist, v. 16, № 6, p. 805—856. R o u l e L. 1929. Les Poissons et le monde vivant des eaux, t. III. Voyages et migrations. Paris, p. 1—373. R y d e r J. A. 1886. On the origin of heterocercy and the evolution of the fins and finrays of fishes. Rep. U. S. Fish. Comm., 1884, v. 12, p. 981—1106.
- S a r s M. 1864. The fossiliferous nodules in the Post-Tertiary clay of Norway. Geol. Mag., v. 1, p. 158—161. S a w i n H. J. 1959. Notes on the origin of bony armor. Rice Inst. Pamphl., v. 46, № 1, p. 90—108. S c h e u r i n g L. 1929—1930. Die Wanderungen der Fische. Ergebn. d. Biol., Bd. 5, 1929, S. 405—691; Bd. 6, 1930, S. 4—304. S c h l o s s e r M. 1934. Fische (Paläontologie). Handwörterbuch d. Naturwissenschaften, Jena, Bd. 4, S. 53—82. S c h m a l h a u s e n J. J. 1912—1913. Zur Morphologie der unpaaren Flossen und insbesondere der Schwanzflosse der Fische. Z. Wiss. Zool., Bd. 100, S. 509—587; Bd. 104, S. 1—80. S c h m i d t W. J. 1938. Polarisationsoptische Untersuchung schmelzartiger Aussenschichten des Zahnbeins von Fischen. Z. Zellforsch., Bd. 28, S. 761.— 1940. Idem. II. Das porzellanartige Dentin (Durodentin) der Selachier. Ibid., Bd. 30, S. 235.— 1959. Durodentin bei einem devonischen Fisch (*Laccognathus panderi* Gross). Ibid., Bd. 49, S. 493—514. S c h m i d t W. J. 1954. Die ersten Vertebraten-Faunen im deutschen Gedinne. Palaeontographica (A), Bd. 105, N 1—2, S. 1—47. S h e l f o r d V. E. a. P o w e r s E. B. 1915. An experimental study of the movements of herring and other marine fishes. Biol. Bull. Woods Hole, v. 28, № 5, p. 315—334. S t e n s i ö E. A. 1947. The sensory lines and dermal bones of the cheek in fishes and amphibians. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. (3), v. 24, № 3, p. 1—195. S t e n s i ö E. A. u. J a r v i k E. 1939. Agnathi und Pisces. Fortschr. d. Paläontol., Bd. 2, S. 254—295.
- T a r l o L. B. 1962. The earliest vertebrates. New Scientist, v. 14, № 284, p. 151—153. T h o m a s s e t J. J. 1928. Essai de classification des variétés de dentine chez les Poissons. Compt. rend. Acad. Sci. Paris (3), № 23, p. 1075—1076.— 1930. Recherches sur les tissus dentaires des Poissons fossiles. Arch. Anat. Histol. Embr., v. 11, № 1—4, p. 5—153. T r a q u a i r R. H. 1896. The extinct vertebrate animals of the Moray Firth area. In: Harvie-Brown J. A. a. Buckley T. S. «A vertebrate fauna of the Moray Basin», Edinburgh, v. 2, p. 235—285. T r e w a v a s E. 1957. Nominomania. Ann. Mag. Natur. Hist. (12), v. 10, p. 349—350.
- W a h l e r t G. 1961. Über einige Skelett-Formen von Fisch-Flossen und ihre phylogenetische Bedeutung. Verhandl. Dtsch. zool. Ges. Saarbrücken, S. 498—508. W e s t o l l T. S. 1958a. The lateral fin-fold theory and the pectoral fins of ostracoderms and early fishes. Stud. Foss. Vert., London, p. 180—211.— 1958b. The origin of continental vertebrate faunas. Trans. Geol. Soc. Glasgow, v. 23, p. 79—105.— 1959. Recent advances in the palaeontology of fishes. Liverpool Manchester Geol. J., v. 2, № 3, p. 568—596. W h i t e E. I. 1958. Original environment of the craniates. Stud. Foss. Vert., London, p. 212—234.— 1961. The Old Red Sandstone of Brown Clee Hill and the adjacent area. Part 2. Palaeontology. Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geo-

logy, v. 5, № 7, p. 243—310. White E. I. a. Moy-Thomas J. A. 1940—1941. Notes on the nomenclature of fossil fishes. Parts I—III. Ann. Mag. Natur. Hist. (11), v. 5, p. 502—507; v. 6, p. 98—103; v. 7, p. 395—400. Whitehouse R. H. 1910a. The caudal fin of fishes (preliminary paper). Proc. Roy. Soc. London (B), v. 82, № 553, p. 134—143. 1910b. The caudal fin of the Teleostomi. Proc. Zool. Soc. London, pt. 3, p. 590—627.— 1918. The evolution of the caudal fins of fishes. Rec. Indian Mus., v. 14, p. 135. Whitley G. F. 1933. New names for fossil fishes. Copeia, p. 146.— 1940. The Nomenclator Zoologicus and some new fish names. Austral. Naturalist, p. 241—243.— 1950. New fish names. Proc. Roy. Zool. Soc. N. S. Wales, 1948—1949, p. 44.— 1951. New fish names and record. Ibid. 1949—1950, p. 61—68.— 1954. More new fish names and records.

Austr. Zoo., v. 12, p. 57—62. Williamson W. C. 1849. On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some ganoid and placoid fishes. Philos. Trans. Roy. Soc. London, v. 140, p. 435—475.— 1851. Investigations into the structure and development of the scales and bones of fishes. Ibid., v. 141, p. 643—702. Woodward A. S. 1889—1901. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History), London, Parts 1—4.— 1892. The evolution of fins. Natur. Sci., v. 1, p. 28—35.— 1902—1912. The fossil fishes of the English Chalk. Monogr. Palaeontogr. Soc., v. 56, 57, 61—65, p. 1—264.— 1915. The use of fossil fishes in stratigraphical geology. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 71, pt. 1, № 281.— 1916—1919. The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck formations. Monogr. Palaeontogr. Soc. London, v. 69—71, p. 1—148.

ВЕТВЬ AGNATHA. БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ

Д. В. Обручев

Первичноводные позвоночные животные, противопоставляемые челюстным (Gnathostomi) по отсутствию у них настоящих челюстей, производных жаберных дуг. Хорда сохраняется, внутренний скелет, как правило, не окостеневает, имеются только перихондральные выстилки полостей и каналов черепа. Парных плавников нет или только грудные. Жаберный скелет снаружи

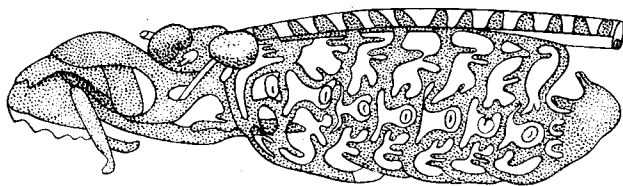


Рис. 20. Скелет головы и жаберная коробка миноги *Petromyzon marinus* L. (Кингсли, 1914)

от жаберных артерий, ствола аорты и нервов, жабры в виде энтодермальных мешков (Entognathia). Невральный череп плотно соединен с висцеральным эндоскелетом, состоящим из жаберных дуг, образующих связную корзину и не подразделенных на участки (рис. 20). Полукружных каналов во внутреннем ухе только два. Два класса: Diplorhina, Monorhina.

История изучения

Впервые класс Agnatha, включающий палеозойских «панцирных рыб» (Ostracodermi) и нынеживущих круглоротых (Cyclostomi) был

установлен Э. Д. Копом (Cope, 1889), но не получил признания до появления работ И. Кьера (Kjaer, 1924) и Э. Стеншё (Stensiö, 1927), которыми было доказано близкое сходство в строении кровеносной и нервной систем, лабиринта, жаберных мешков, положении назогипофизного отверстия и т. д. между подклассами панцирных, Osteostraci и Anaspida, и миногами.

В отношении двух других подклассов Ostracodermi существуют два противоположных мнения. Кьер (1924) отделил их в качестве двуноздревых, Diplorhina, от одноноздревых Monorhina, объединяющих Osteostraci, Anaspida и Cyclostomi, тем самым исключив их из числа предков круглоротых. Стеншё (1927, 1958) объединяет Heterostraci (+ Thelodonti) с миксинами, а Osteostraci (+ Anaspida) — с миногами, считая круглоротых дифилетической группой, оба ствола которой существовали раздельно уже в нижнем палеозое.

Вопросы эволюции и взаимоотношений ископаемых бесчелюстных между собой и с нынеживущими круглоротыми затронуты многими авторами (Sewertzoff, 1928; Goodrich, 1931; Woodward et al., 1931; Gross, 1933; White, 1935; Heintz, 1938, 1939; Westoll, 1945, 1958; Обручев, 1945, 1949а; Балабай, 1948, 1956а, 1956б; Denison, 1951а; Wängsjö, 1952; Watson, 1954; Быстров, 1955, 1956; Strahan, 1958).

Подробнее история изучения и морфология бесчелюстных изложена в главах, посвященных каждому из четырех подклассов.

Принципы систематики и историческое развитие

Изложенные выше взгляды на филогенетические отношения Ostracodermi и Cyclostomi приводят к двум различным системам бесчелюстных:

- Группа Monorhina
 - Отряд Anaspida
 - » Osteostraci
 - » Cyclostomata
- Группа Diplorhina
 - Отряд Heterostraci
 - » Thelodonti (Kiaer, 1924, 1932)
- Класс Cyclostomi
 - Подкласс I. Cephalaspidomorphi
 - Надотряд A. Osteostraci
 - » B. Anaspida
 - » C. Petromizontida
 - Подкласс II Pteraspidomorphi
 - Надотряд A. Heterostraci
 - » B. Muxinoidea
 - Подкласс III. Thelodonti
 - Надотряд A. Phlebolepida
 - » B. Thelodontida (Stensiö, 1958)

Хотя не исключено, что обе группы нынеживущих Cyclostomi имеют разное происхождение, но данных для выведения Muxinoidea из Heterostraci слишком мало. В сущности, все, что объединяет обе эти группы, сводится к наличию общего жаберного выводного канала и отсутствию общего назогипофизного отверстия. Реконструкции внутреннего строения представителей Heterostraci, сделанные Э. Стеншё (1958), абсолютно гипотетичны, а присутствие у них непарного носового отверстия, открывающегося впереди рта, опровергается данными Л. Б. Тарло (Tarlo, 1961) и А. Гейнца (Heintz, 1962), показывающими, что оральные пластинки птераспид непосредственно примыкали к нижней поверхности ростра, не оставляя места для носового отверстия. Точно также сомнительно устройство рта у *Phlebolepis* в виде продольной щели с круглым расширением на переднем конце для носового отверстия (Stensiö, 1958, fig. 110 C). В то же время толкование парных выпуклостей у переднего конца головы циатаспид как отвечающих преназальному синусу, открывающемуся наружу указанным выше носовым отвер-

ствием, не более вероятно, чем старое представление о них, как о носовых капсулах.

Таким образом, при отсутствии каких-либо доказательств того, что у Heterostraci имелось непарное носовое отверстие в конце длинного носового хода (преназального синуса), открывающегося перед или над ртом, как у миксин, остается думать, что носовые отверстия были расположены на своде ротовой полости и, по всей вероятности, были парные. Поэтому мы здесь принимаем деление бесчелюстных на однооздревых (Monorhina) и парнооздревых (Diplorhina) в согласии с предложением И. Киера.

Неправильным представляется также отказ от употребления термина бесчелюстные (Agnatha) и подстановка вместо него Cyclostomi. Agnatha были предложены Э. Копом именно для объединения круглоротых и панцирных, тогда как Cyclostomi — только для нынеживущих круглоротых, и такое расширение этого понятия недопустимо, тем более, если мы признаем, что Diplorhina не стоят в прямой связи с Muxinoidea, а представляют слепую ветвь бесчелюстных, может быть, где-нибудь у своего основания связанную с челюстноротыми позвоночными.

Исходя из сказанного, здесь принимается следующая система бесчелюстных:

- Ветвь Agnatha
 - Класс Diplorhina (Pteraspidomorphi)
 - Подкласс Thelodonti
 - » Heterostraci
 - Класс Monorhina (Cephalaspidomorphi)
 - Подкласс Osteostraci
 - » Anaspida
 - » Cyclostomi

Бесчелюстные — первая по времени появления группа позвоночных. В глауконитовом песчанике (нижний ордовик) окр. Ленинграда найдены кожные зубы (Rohon, 1889), принадлежащие, возможно, телодонтам (Обручев, 1941) и во всяком случае представляющие древнейшие достоверные остатки позвоночных. Из среднего ордовика США известны уже представители обладающих панцирем Heterostraci (Bryant, 1935; Örvig, 1958). Но только в позднем силуре бесчелюстные встречаются в значительных количествах. Наиболее многочисленна фауна раннего лудлоу о-ва Саарема, в которой впервые появляются Osteostraci (известно семь родов).

Наиболее обильны и важны для биоистратиграфии раннедевонские бесчелюстные, расцвет

которых в это время наблюдается как в пресных водах, так и в морях многих областей (Подолья, Северный Тиман, Англия, Норвегия, Рейнская обл., Шпицберген, Средний Запад США, Северо-Запад Сибирской платформы, Таймыр и Тува). Большинство бесчелюстных вымирает к началу среднего девона, и только несколько родов *Osteostraci* и *Anaspida* доживают до начала позднего девона, а отряд *Psammosteida* из *Heterostraci*, появившийся в конце раннего девона, переживает расцвет в среднем и начале позднего девона, вымирая к середине последнего (Русская платформа, Тиман, Шотландия, Шпицберген, Земля Элмира).

Круглоротые неизвестны в ископаемом состоянии. Принадлежность к ним форм, которые описывались в качестве таковых, оказалась в дальнейшем очень сомнительной. Так, *Palaeospondylus gunni* Traquair, 1890, из среднего девона Шотландии, обладающий своеобразным скелетом головы и окостеневшими телами позвонков, является, вероятно, личинкой, но какой группы — неизвестно (по Moy-Thomas, 1940—Placodermi). *Hypospondylus bohemicus* Jaekel, 1911, из нижнего карбона Чехии по Д. М. С. Уотсону — синоним *Xenacanthus* (см. Берг, 1940), а *Palaeomyzon hassiae* Weigelt, 1930, из верхней перми Германии — очень близок к нему.

ЛИТЕРАТУРА

- Балабай П. П. 1948. К сравнению висцерального аппарата Osteostraci, Anaspida и Cyclostomata. Докл. АН СССР, т. 60, № 4, стр. 657—659.— 1956а. Морфология и филогенетическое развитие группы бесчелюстных. Киев, стр. 1—140.— 1956б. О филогенезе бесчелюстных. Зоол. ж., т. 35, № 6, стр. 874—890. Быстров А. П. 1955. Микроструктура панциря бесчелюстных позвоночных силура и девона. В сб.: «Памяти акад. Л. С. Берга», М., стр. 472—523.
- Дерюгин К. М. 1921. Филогенетическое значение группы Cyclostomata и «близких» к ней ископаемых форм. Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва, т. 3, стр. 53—71.
- Обручев Д. В. 1945. Эволюция Agnatha. Зоол. ж., т. 24, № 5, стр. 257—272.— 1949а. О происхождении круглоротых. Тр. Палеонтол. ин-та, т. 20, стр. 141—149.— 1949б. Тип Vertebrata. Позвоночные. Атлас руков. форм. ископ. фаун СССР, т. 2, Силурийская система, стр. 316—328.
- Alth A. 1874. Ueber die palaeozoischen Gebilde Podoliens und deren Versteinerungen. Abhandl. geol. Reichsanst. Wien, Bd. 7, № 1, S. 1—77.
- Goodrich E. S. 1931. On the relationships of the ostracoderms to the cyclostomes. Proc. Linn. Soc. London, v. 142, p. 45—49. Gross W. 1947. Die Agnathen und Acanthodier des obersilurischen Beyrichienkalks. Palaeontographica, A, Bd. 96, S. 91—158.— 1961. Aufbau des Panzers obersilurischen Heterostraci und Osteostraci Norddeutschlands (Geschlebe) und Oesels. Acta zool., v. 42, p. 73—150.
- Heintz A. 1938. Ueber die ältesten bekannten Wirbeltiere. Naturwissenschaften, Bd. 26, № 4, S. 50—58.
- Huxley T. H. 1858. On *Cephalaspis* and *Pteraspis*. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 14, p. 267—280.
- Kiaer J. 1928. The structure of the mouth of the oldest known vertebrates, pteraspids and cephalaspids. Palaeobiol., v. 1, p. 117—134.
- Lankester E. R. 1868—1870. A monograph of the fishes of the Old Red Sandstone of Britain. Part I. The Cephalaspidae. Mon. Palaeontogr. Soc., v. 21, p. 1—32; v. 23, p. 33—62.— 1897. The taxonomic position of the Pteraspidae, Cephalaspidae and Asterolepidae. Natur. Sci., v. 11, p. 45—47.
- Patten W. 1903. On the structure of the Pteraspidae and Cephalaspidae. Amer. Naturalist, v. 37, № 444, p. 827—865.
- Rohon J. V. 1893. Die obersilurischen Fische von Oesel. 2 Teil. Selachii, Dipnoi, Ganoidei, Pteraspidae und Cephalaspidae. Mém. Acad. Imper. Sci. St.-Petersb. (7), v. 41, № 5, p. 1—124.
- Stensiö E. A. 1958. Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. Traité de Zoologie, v. 13, fasc. 1, p. 173—425. Strahan R. 1958. Speculations on the evolution of the agnathan head. Proc. Centen. Bicenten. Congr. Biol. Singapore, p. 83—94.
- Traquair R. H. 1905. Supplementary report on fossil fishes collected by the Geological Survey of Scotland in the Upper Silurian rocks of Scotland. Ibid., v. 40, pt. 4, № 33, p. 878—888.
- Watson D. M. S. 1954. A consideration of ostracoderms. Philos. Trans. Roy. Soc. London (B), v. 238, № 652, p. 1—25. Woodward A. S. 1921. Presidential address, 1920. Proc. Linn. Soc. London, 132 Sess., p. 25—34. Woodward A. S. et al. 1931. Discussion on relationship between lampreys and ostracoderms. Ibid., 142 Sess., p. 44—51.
- См. также в общем списке работ по позвоночным: Сопре Е. Д. 1889; Heintz A. 1939а; в списке общих работ по бесчелюстным и рыбам: Agassiz L. 1833—1843; Gross W. 1933b; Obruchev D. 1959; Pander C. H. 1856; Westoll T. 1958а; в списке по Thelodonti: Обручев Д. В. 1941; Kiaer J. 1932; Rohon J. V. 1889; в списке по Heterostraci: Bryant W. 1935; Heintz N. 1962; Örvig T. 1958; White E. I. 1935; в списке по Osteostraci: Дерюгин К. М. 1928; Denison R. H. 1951а; Stensiö E. A. 1927; Traquair R. H. 1899а; Wängsjö G. 1952; Westoll T. 1945; в списке по Anaspida: Kiaer J. 1924; Sewertzoff A. N. 1928; в списке по Placodermi 1. Rhenanida: Быстров А. П. 1956; по Palaeospondyliida: Moy — Thomas J. A., 1940.

КЛАСС DIPLORHINA (PTERASPIDOMORPHI). ПАРНОНОЗДРЕВЫЕ

Рыло, если имеется, образовано ростральной частью эндокrania. Носовые капсулы парные, у верхнего края рта. Глаза по бокам головы. По одному жаберному отверстию с каждой стороны. Наружный скелет головы и туловища из большего или меньшего числа пластинок, построенных из аспидина и кожных зубов или только из последних. Хвост покрыт округлыми чешуями или кожными зубами. Н. ордовик — в. девон. Два подкласса: *Thelodonti* и *Heterostraci*.

ПОДКЛАСС THELODONTI (COELOLEPIDES). ТЕЛОДОНТЫ

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Примитивные бесчелюстные, весь наружный скелет которых состоит из отдельных кожных зубов, не объединенных более крупными окостенениями. Внутренний скелет хрящевой. Глаза маленькие, у переднего края головы. Жаберный аппарат вытянутый, как у Heterostraci, вероятно, с одним общим отверстием с каждой стороны. Хвост гетероцеркный. Парных плавников нет, но задне-латеральные углы головы могут быть им гомологичны. Есть анальный или спинной плавник. Ордовик — нижний девон. Три отряда: Thelodontida, Phlebolepidida, Turiniida.

История изучения

Остатки телодонтов в виде отдельных «плакоидных чешуй» известны давно, описывались уже Л. Агассисом в 1839 г. (Agassiz, 1833—1844) и Х. Пандером (Pander, 1856), но относились обычно к эласмобранхиям. Только в 1899 г. было получено некоторое представление об их природе, когда Р. Траквэр (Traquair) отнес найденные в лудлоу Шотландии цельные экземпляры *Thelodus* и *Lanarkia* к Heterostraci. Их близость к этой группе признана и последующими авторами, хотя И. Кьер (Kjaer, 1932) и выделил их в особый отряд Thelodonti. Новые виды и экземпляры описал Х. С. Стетсон (Stetson, 1931).

Другая форма полной сохранности известна из нижнего лудлоу о-ва Саарема (Kjaer, 1932) под названием *Coelolepis luhai*, однако чешуи ее были описаны еще Пандером (1856) как *Phlebolepis elegans* (Норре, 1933).

Р. Траквэр (Traquair, 1899) отнес к *Thelodus* также род *Turinia* Traquair, 1896 и это было принято всеми последующими авторами (см. например, Stensiö, 1927), однако в последнее

время его стали относить то к Osteostraci (Westoll, 1945), то к Heterostraci (Stensiö, 1958).

Этим исчерпываются все описания цельных экземпляров телодонтов. Отдельные чешуи и их строение были описаны многими (Rohon, 1893; Stetson, 1928, 1931; Hoppe, 1931; Brotzen, 1933—1934; Lehman, 1937; W. Gross, 1947; Быстров, 1949, 1955; Spjeldnaes, 1950).

Морфология

Сохранность телодонтов, обусловленная строением их наружного скелета из отдельных чешуек и отсутствием внутренних окостенений (кроме *Turinia*), не способствует изучению деталей их морфологии. До сих пор воспроизводятся реконструкции *Thelodus* и *Lanarkia*, сделанные Траквэром в 1899 г., фотография *Turinia* из работы Траквэра (1896), и почти никаких новых данных не прибавилось.

Чешуи отрядов Thelodontida и Turiniida представляют собой кожные зубы, у которых можно различать плоскую или выпуклую коронку, суженную шейку и более или менее выпуклое основание. У *Lanarkia* коронки — конусовидные короткие колючки. Коронка, шейка и отчасти основание построены из дентина и содержат дентинные каналы, расходящиеся из полости пульпы (рис. 1). Базальная часть основания построена из аспидина с многочисленными волокнами. Иногда волокнистое основание сильно разрастается, а полость пульпы и ведущий из нее канал, открывающийся на нижней стороне основания, сильно сужаются, вплоть до исчезновения отверстия (рис. 2). Такие чешуи, описанные А. П. Быстровым (1955) и выделенные Л. С. Бергом (1955) в особый род *Bystro-*

wia, по остальным признакам не отличимы от чешуй *Thelodus levis* Pander и, вероятно, представляют только позднюю возрастную стадию последних.

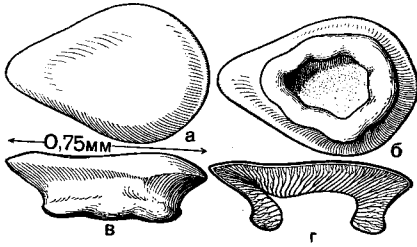


Рис. 1. *Thelodus laevis* (Pander)

а — чешуя сверху; б — снизу; в — сбоку и г — в разрезе, $\times 30$; в. силур (н. лудлоу, слои каарма), о-в Саарема (Быстров, 1955)

Форма и орнамент чешуй изменяются в зависимости от положения на теле животного. Гладкие и круглые или эллиптические на голове, они к хвосту становятся удлиненными и заостренными и несут гребешки. Это сильно затрудняет определение разрозненных чешуй.

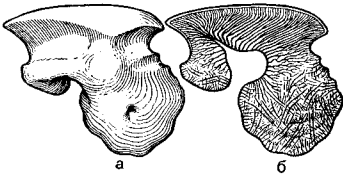


Рис. 2. *Thelodus laevis* (Pander), старая чешуя (= *Bystrowia aspidinella* Berg)

а — сбоку; б — в разрезе, $\times 30$; в. силур (н. лудлоу, слои каарма), о-в Саарема (Быстров, 1955)

В то время как дентинные каналы описанных чешуй расходятся прямо из полости пульпы, почти не ветвясь и образуя своего рода ортодентин, у другого типа чешуй, свойственного отряду Phlebolepidida, из пульпы расходятся крупные ветвящиеся каналы, которые дают пучки дентинных канальцев, т. е. образуется остео-дентин. Эти чешуи отличаются также тем, что налегают друг на друга и полость пульпы имеется только в их дистальном конце (рис. 3).

Форма тела близкая у всех телодонтов. Отличия заключаются лишь в том, что у *Thelodontida* имеются плавникоподобные выросты на задне-боковых углах головы. Очертания переднего края головы с далеко расставленными глазами одинаковы у *Thelodontida* и *Phlebolepidida*. Форма хвоста та же, но у *Phlebolepidida* он явно гипоцеркный, тогда как у *Thelodontida*, всегда лежащих на брюхе или на спине, нельзя установить, какая лопасть длиннее. У *Phlebolepis* есть анальный плавник, тогда как име-

ющийся у *Thelodus* непарный плавник может быть и анальным и спинным, в зависимости от установления формы хвоста.

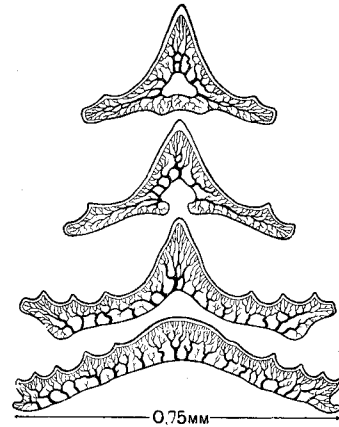


Рис. 3. *Phlebolepis elegans* Pander, последовательные сзади наперед разрезы чешуи, $\times 50$; в. силур (н. лудлоу, слои каарма), о-в Саарема (Быстров, 1949)

Положение глаз известно у всех телодонтов, но положение и форма рта сомнительны. Киер (1932) по своим образцам *Phlebolepis* нанес его в виде поперечной щели на конце головы, тогда как Стеншё (1958) изобразил его на нижней стороне головы в виде продольной щели с расширением на переднем конце.

Принципы систематики и историческое развитие

Хотя о телодонтах известно так мало, они играют большую роль во всех спекуляциях по эволюции древних позвоночных.

Траквэр (1899), причислив их к *Heterostraci*, считал их исходными в ряде *Coelolepidae*—*Drepanaspidae*—*Psammosteidae*—*Pteraspidae*, в котором наблюдается развитие наружного скелета от отдельных кожных зубов к консолидированному панцирю из крупных щитов. Думать иначе — значит «впрягать коня позади телеги». Это соответствовало всем имевшимся данным по сравнительной анатомии и эмбриологии и казалось само собою разумеющимся. Однако попытка впрячь коня позади телеги была сделана. Стеншё (Stensiö, 1927) считал, что телодонты произошли от панцирных *Heterostraci* путем редукции внутреннего и среднего слоя панциря. И в новейшей сводке он (Stensiö, 1958) помещает соответственно телодонтов в конце системы бесчелюстных, хотя это полностью противоречит его новой («лепидомориевой») теории происхождения наружного скелета из кожных зубов, разными путями увеличивающихся в размерах. Надо заметить, что во всех наблюдав-

шихся случаях редукции наружного скелета, последняя идет от наружных слоев внутрь, а не наоборот (Обручев, 1945).

Thelodonti в настоящем томе ставятся в основании системы и рассматриваются как вероятная исходная группа для остальных бесчелюстных. Поскольку слишком мало известно о строении телодонтов, ничего нельзя сказать об их эволюции и отношениях к другим группам. Бросается в глаза, что включаемые в подкласс три отряда несут черты сходства с разными группами бесчелюстных и даже челюстных. Среди последних эласмобранхии сходны с телодонтидами по устройству своих плакоидных чешуй и не исключено, что какие-нибудь из чешуй телодонтов принадлежали предкам акул. Однако виды телодонтид, известные в виде цельных рыб, не могут быть сближены с эласмобранхиями. С *Heterostraci* телодонты сближаются по положению глаз и отсутствию назогипофизного отверстия и «электрических» полей, свойственных *Osteostraci*. О ротовом отверстии лучше не говорить, так как это совершенно неизвестная величина. По микростроению кожных зубов *Thelodontida* сходны с *Heterostraci* из отрядов *Psammosteida* и *Pteraspida*, тогда как *Phlebolepidida* — с *Heterostraci* типа *Corvaspis*, *Traquairaspis* или *Strosipherus*, с одной стороны, и с *Osteostraci* — с другой. *Turinia* по характеру жаберного аппарата больше похожа на *Osteostraci*, а по другим признакам — на *Heterostraci*.

Таким образом, можно думать, что *Thelodonti* включают формы, близкие к предкам разных *Agnatha*, но точнее установить их филогенетические отношения невозможно.

Экология и тафономия

По данным Р. Денисона (Denison, 1956), остатки *Thelodonti* связаны с прибрежно-морскими или солоноватоводными отложениями. За исключением нескольких местонахождений, они встречаются в виде разрозненных кожных зубов. Об их образе жизни и питании можно только догадываться. *Thelodontida* и *Turiniida* (с их дорзентрально уплощенной головой)

могли быть бентическими формами и илоядами. Вряд ли сильно отличались от них *Phlebolepidida*, хотя и имели более вальковатую форму.

Геологическое и биологическое значение

Телодонты принадлежат к древнейшим позвоночным. Кожные зубы *Palaeodus* и *Archodus* являются самыми древними из известных остатков последних. Они были описаны И. В. Рогоном в 1890 г. из глауконитового песчаника (нижний ордовик) окр. Ленинграда, но с тех пор подобная находка не повторялась. *Thelodus* указывается из среднего ордовика Колорадо (Stetson, 1931). Хотя это и оспаривается (Steph, 1958), но из середины силура несомненные остатки телодонтов известны из Канады (Stetson, 1928) и Англии (Squirrel, 1958). В нижнем девоне (даунтон) телодонты уже вымирают.

Находки кожных зубов телодонтов, таким образом, являются показателем древности отложений. Для более детальной корреляции они пока мало используются, так как недостаточно изучен их видовой состав. Однако В. Гросс (Gross, 1947) смог установить для валунов бейрихиевого известняка Северной Германии их происхождение из двух зон — зоны *Thelodus parvidens*, соответствующей горизонту охесааре (K₄) о-ва Саарема, и более высокой зоны *Thelodus scoticus*, видимо, размытой на о-ве Саарема. С первой зоной совпадает ихтиофауна р. Великой на Северном Тимане.

Дальнейшее изучение ассоциаций и распространения кожных зубов позволит использовать их в большей степени для корреляции силурийских отложений, особенно по керновому материалу, наряду с другой микрофауной. Нечего говорить, какую ценность будут представлять находки цельных экземпляров.

Изучение телодонтов имеет большое значение для решения вопросов о происхождении позвоночных вообще и о филогенетических связях их древнейших групп, а также для выяснения вопроса о появлении и дальнейшем развитии или редукции наружного скелета.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД THELODONTIDA

Голова уплощенная, расширяется кзади в боковые лопасти, может быть служившие грудными плавниками. Позади них туловище резко сужается. Хвостовой плавник гетероцеркный. Кожные зубы с плоской коронкой или конические, состоят из такого же дентина, как у *Psammoste-*

idae, т. е. тонкие дентинные каналы расходятся пучком из полости пульпы (ортодентин). Они расположены мозаично, не налегая друг на друга. Н. ордовик — н. девон. Три семейства: *Coelolepididae*, *Lanarkiidae*, *Palaeodontidae*.

СЕМЕЙСТВО COELOLEPIDIDAE PANDER, 1856

(*Thelodontidae* Jordan, 1905)

Кожные зубы состоят из плоской коронки, шейки и выпуклого основания с отверстием пульпы. У молодых чешуй полость пульпы и ее отверстие широкие, с возрастом сужаются, и образуется толстое основание, пронизанное шарпеевыми волокнами; иногда отверстие зарастает. Ордовик — н. девон.

Thelodus Agassiz, 1839 (*Coelolepis*, *Thelolepis*, *Pachylepis* Pander, 1856; *Bystrowia* Berg, 1955; *Thelolepoides* Fowler, 1959). Тип рода — *T. parvidens* Ag., 1839; в. силур (н. лудлоу?) Англии. Небольшие формы, 8—20 см длиной. Имеется небольшой, по-видимому, спинной плавник; в таком случае хвостовой плавник — эпицеркный. Кожные зубы мелкие, четырехугольные, овальные или круглые, более округлые на голове, удлиненные на хвосте (рис. 4, 5). Несколько видов. В. силур (лудлоу) — н. девон (даунтон) Англии и Шотландии. Отдельные кожные зубы, принадлежащие, вероятно, разным родам: ср. ордовик — силур США; силур — н. даунтон Англии; лудлоу о-ва Саарема и С. Тимана; в. силур — даунтон Швеции; даунтон Литвы.

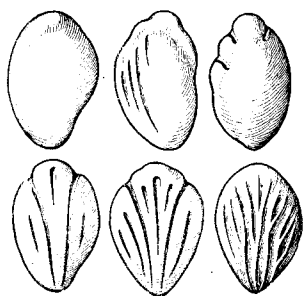


Рис. 4. Чешуй *Thelodus*, описанные как *T. laevis* (Pander) и *T. goebelii* (Pander), $\times 30$; в. силур (н. лудлоу, слонкаарма), о-в Саарема (Быстров, 1955)

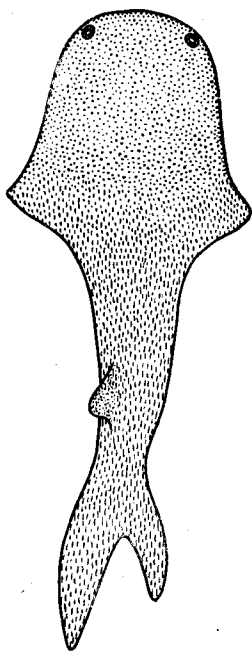


Рис. 5. *Thelodus scoticus* Traquair, $\times 1$; силур (лудлоу?), Англия (Traquair, 1899)

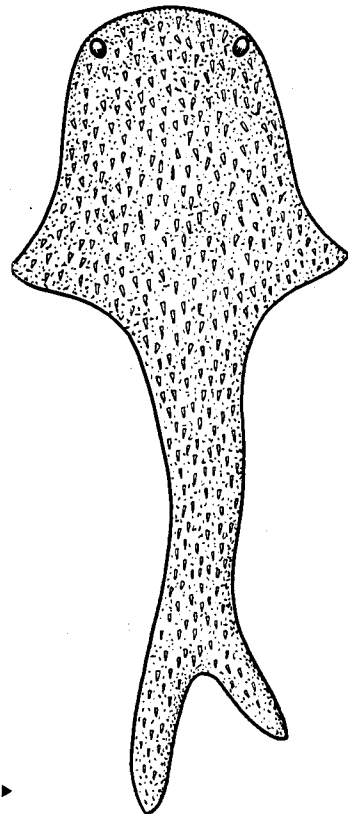
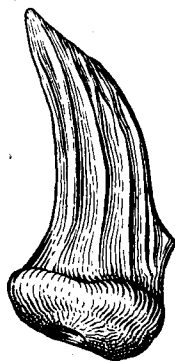
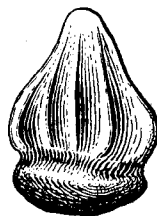


Рис. 6. *Lanarkia costata* Gross, колючки, $\times 45$; в. силур (в. лудлоу, валуны), С. Германия (Gross, 1947)

Рис. 7. *Lanarkia spinosa* Traquair, $\times 1$; в. силур (в. лудлоу?), Англия (Traquair, 1899)

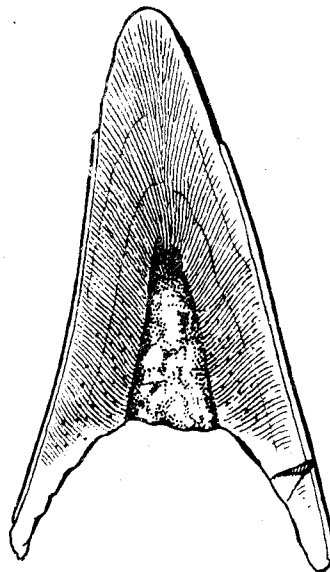


Рис. 8. *Palaeodus brevis* Rohon, кожный зуб, $\times 50$; н. ордовик, окр. Ленинграда (Rohon, 1890)



Рис. 9. *Archodus elegans* Rohon, кожный зуб; н. ордовик, окр. Ленинграда (Rohon, 1890)

СЕМЕЙСТВО LANARKIIDAE OBRUCHEV, 1949

Кожные зубы с высокой конической коронкой до 1 мм вышиной, полость пульпы доходит до вершины. В. силур.

Lanarkia Traquair, 1899. Тип рода — *L. spinosa* Traq., 1899; в. силур (в. лудлоу?) Шот-

ландии. Небольшие животные около 14 см длиной, такой же формы, как *Thelodus*, но без спинного (?) плавника. Кожные зубы более или менее одинаковых размеров или крупные, окруженные мелкими (рис. 6, 7). Несколько видов. В. силур (в. лудлоу) Англии, Шотландии, С. Германии (валуны).

**СЕМЕЙСТВО PALAEODONTIDAE
OBRUCHEV, FAM. NOV.**

Кожные зубы без шейки и основания, в виде простого ортодентинового конуса 1—2 мм высотой. Н. ордовик.

Palaeodus Rohon, 1890. Тип рода — *P. brevis* Rohon, 1890; н. ордовик (глауконитовый песчаник) окр. Ленинграда. Кожные зубы конические, полость пульпы занимает менее $\frac{2}{3}$ высоты зуба (рис. 8). Один вид.

Archodus Rohon, 1890. Тип рода — *A. elegans* Rohon, 1890; н. ордовик (глауконитовый песчаник) окр. Ленинграда. Кожные зубы изогнутой игольчатой формы, полость пульпы доходит почти до вершины (рис. 9). Один вид.

ОТРЯД TURINIIDA

Форма тела и кожные зубы такие же, как у *Thelodontida*, но число (восемь) и форма жаберных мешков, как у *Nectaspidida* (*Osteostraci*), хотя положение глаз, отсутствие назогипофизного отверстия на дорзальной стороне и возможное наличие общих выводящих жаберных протоков и общих жаберных отверстий сближают их с *Heterostraci*. Н. девон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО TURINIIDAE OBRUCHEV, NOM. NOV.
(*Cephalopteridae* Powrie, 1870)

Н. девон (даунтон).

Turinia Traquair, 1896. Тип рода — *Cephalopterus pagei* Powrie, 1870, nom. gen. praecoc.; н. девон (даунтон) Шотландии. Сравнительно крупные формы, до 40 см длиной. Кожные зубы овальной формы, плотно посаженные. Один вид.

ОТРЯД PHLEBOLEPIDIDA

Голова не уплощенная, тело веретеновидное с гипоцеркным хвостовым плавником и маленьким анальным. Может быть, есть продольный рот. Кожные зубы превращены в налегающие чешуи. Полость пульпы имеется только в ребре задней части чешуи, впереди она открыта; из нее исходят каналы, дающие пучки дентиновых канальцев (остеодентин), как у *Traquairaspis* или *Weigeltaspis*. В. силур. Одно семейство.

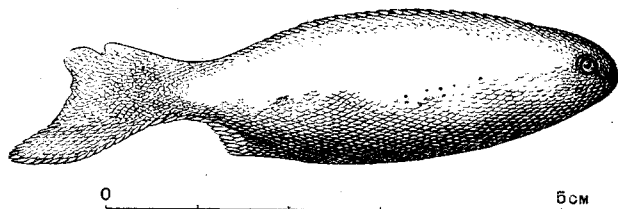


Рис. 10. *Phlebolepis elegans* Pander, реконструкция, $\times 1,3$; н. силур (н. лудлоу, слой каарма), о-в Саарема (ориг.)

**СЕМЕЙСТВО PHLEBOLEPIDIDAE .
BERG, 1940**

В. силур (н. лудлоу).

Phlebolepis Pander, 1856. Тип рода — *P. elegans* Pander, 1856 (= *Coelolepis luhai* Kiaer, 1932); в. силур (гор. паадла, н. лудлоу) о-ва Саарема. Небольшие формы, около 7 см длиной. На чешуе несколько продольных гребешков, из которых средний — самый крупный (рис. 10, 11). Один вид.

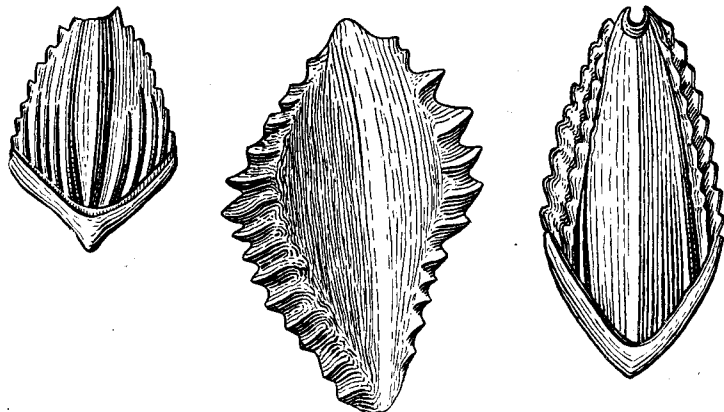


Рис. 11. *Phlebolepis elegans* Pander, чешуя, $\times 45$; в. силур (н. лудлоу, слой каарма), о-в Саарема (Gross, 1947)

ЛИТЕРАТУРА

- Быстров А. П. 1949. *Phlebolepis elegans* Pander. Докл. АН СССР, т. 64, № 2, стр. 245—247.
- Обручев Д. В. 1941. О находках древнейших позвоночных. Природа, № 1, стр. 80—81.
- Grotzen F. 1933—1934. Erster Nachweis von Unterdevon im Ostseegebiete durch Konglomeratgeschiebe mit Fischresten. Z. Geschiebeforsch., Bd. 9, № 2, S. 55—63; Bd. 10, № 1, S. 1—65.
- Норре К. Н. 1931. Die Coelolepiden und Acanthodier des Obersilurs der Insel Ösel. Ihre Paläobiologie und Paläontologie. Palaeontographica, Bd. 76, № 1—3, S. 35—94.— 1933. *Phlebolepis elegans* Pander aus dem Obersilur von Ösel. Bemerkungen zu dem von A. Heintz beschriebenen vollständigen Exemplar von «*Coelolepis luhai*». Zbl. Mineral. etc., Abt. B, № 2, S. 124—130.
- Kiaer J., ed. by A. Heintz. 1932. New Coelolepids from the Upper Silurian on Oesel (Esthonia). Eesti Loodusteaduse Arhiiv (I), v. 10, № 3, p. 1—8.
- Lehman J. P. 1937. Les Poissons du Downtonian de la Scanie (Suède). Mém. Fac. Sci. Univ. Paris p. obten. Dipl. Études supér., Rennes, p. 1—98.
- Powrie J. 1870. On the earliest known vestiges of vertebrate life; being a description of the fish remains of the Old Red Sandstone of Forfarshire. Trans. Geol. Soc. Edinburgh, v. 1, p. 284—301.
- Rohon J. V. 1889. Ueber unter-silurische Fische. Bull. Acad. Imper. Sci. St.-Pétersb. (n. s.), v. 1 (33) p. 269—277.
- Spjeldnaes N. 1950. On some vertebrate fossils from Gotland with some comments on the stratigraphy. Ark. Mineral. Geol., v. 1, № 8, p. 211—218.
- Squirrel H. C. 1958. New occurrences of fish remains in the Silurian of the Welsh Borderland. Geol. Mag., v. 95, № 4, p. 328—332.
- Stetson H. C. 1928. A new American *Thelodus*. Amer. J. Sci., v. 16, № 5, p. 221—231.— 1931. Studies on the morphology of the Heterostraci. J. Geol., v. 39, № 2, p. 141—154.
- Traquair R. H. 1899. On *Thelodus pagei* (Powrie) from the Old Red Sandstone of Forfarshire. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 39, pt. 3, № 21, p. 591—602.
- См. также в общем списке по бесчелюстным и рыбам: Берг Л. С. 1955; Agassiz L. 1833—1844; Denison R. 1956; Pander C. H. 1856; Traquair R. 1896; В списке по Agnatha: Быстров А. П. 1955; Обручев Д. В. 1945; Gross W. 1947; Rohon J. 1893; Stensiö E. 1958; в списке по Osteostraci: Stensiö, 1927; Westoll T. 1945.

ПОДКЛАСС HETEROSTRACI (PTERASPIDES). ИНОПАНЦИРНЫЕ (ПТЕРАСПИДЫ)

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Голова и передняя часть туловища покрыты панцирем, состоящим из разного числа пластинок, из которых основными являются четыре — дорзальная, вентральная и пара бранхиальных (жаберных). Задняя часть туловища и хвост подвижны и покрыты чешуей. Наружный скелет построен из дентина кожных зубов или гребешков и аспидина — бесклеточной кости панциря и чешуи. Хвостовой плавник гипоцеркный. Других плавников нет. Ср. ордовик — в. девон. Десять отрядов: Astraspidida, Eriptychiida, Cyathaspidida, Traquairaspidida, Cardipeltida, Pteraspidida, Psammosteida, Amphiaspidida, Hibernaspidida, Olbiaspidida.

История изучения

Первый представитель Heterostraci, ставший известным науке — *Pteraspis* — был описан в качестве каракатицы или ракообразного (Кнер, 1847; Roemer, 1856), так как его пластинки не содержат костных клеток, хотя Л. Агассис (Agassiz) еще в 1833 г. относил его к ганоидам вместе с *Cephalaspis*. Но только Т. Гексли (Huxley, 1858) показал, что они состоят из своеобразной бесклеточной кости, которая позднее получила название аспидина (Gross, 1930). Это различие в микростроении дало первому монографу бесчелюстных (Lankester, 1868—1870) повод противопоставить *Pteraspis* и *Cyathaspis* в качестве отдела Heterostraci («иначе панцирных») другому отделу семейства Cephalaspidae — Osteostraci («костнопанцирных») с родом *Cephalaspis*. В ранг

отрядов эти отделы были возведены К. Циттелем (Zittel, 1887).

Сильно расширился объем отряда Heterostraci после работ Р. Траквэра (Traquair, 1899—1903), включившего в дополнение к сем. Pteraspidae три новых: Coelolepidae, Drepanaspidae и Psammosteidae. Хотя представители первого и третьего были описаны еще Агассисом, их родство с птераспидами стало ясно только в результате изучения *Drepanaspis*, обладающего кожными зубами, как Psammosteidae и Coelolepidae, и крупными пластинками, гомологичными пластинкам *Pteraspis*. Первые остатки Heterostraci были описаны из силура и девона Англии, Германии и России (Eichwald, 1853—1861; Pander, 1856, 1857; Rohon, 1892, 1893; Trautschold, 1880 и др.), более новые находки из Северной Америки (Claypole, 1884—1892; Matthew, 1887, 1888), Бельгии (Dollo, 1903; Leriche, 1903), из валунов Северной Германии (Geinitz, 1884), с о-ва Готланд (Lindström, 1896), Западной Украины (Alth, 1874—1886), и, наконец, со Шпицбергена (Lankester, 1884; Woodward, 1891). История классификации Heterostraci изложена И. Кьером и А. Гейнцем (Kjaer a. Heintz, 1935).

Когда было доказано близкое родство Osteostraci и Anaspida с миногами (Kjaer, 1924; Stensiö, 1927), Heterostraci вместе с Thelodonti были противопоставлены этим одноноздревым бесчелюстным и в качестве Diplorhina сближались с остальными позвоночными (Kjaer) или с миксиними, оставаясь в пределах бесчелюстных (Stensiö). В настоящее время Heterostraci всеми

исследователями включаются в Agnatha, немногими в качестве предков миксин (Stensiö, 1927, 1932, 1958), но большинством как боковая ветвь бесчелюстных (Балабай, 1948, 1956; Дерюгин, 1928; Обручев, 1945, 1949; Goodrich, 1931; A. Heintz, 1938, 1962; Moy-Thomas, 1939; Romer, 1941; Tarlo, 1962; Wängsjö, 1952; Watson, 1954; White, 1935).

Из работ, описывающих циатаспид и близкие к ним группы, можно отметить следующие: (Обручев, 1938; Шмидт, 1893; Branson a. Mehl, 1931; Bryant, 1926—1935; Claypole, 1884—1892; Denison, 1953—1963; Dineley, 1953; Flower a. Wayland-Smith, 1952; Heintz A., 1933; Kiaer, 1930, 1932; Kiaer a. A. Heintz, 1935; Lankester, 1868—1873; Lindström, 1896; Matthew, 1887, 1888; Stensiö, 1926, 1958; Tarlo, 1960, 1962; Wills, 1935; Woodward, 1934; Zych, 1927, 1931).

Древнейшие гетеростраки из ордовика описаны следующими авторами: (Bryant, 1936; Örvig, 1958; Stensiö, 1958; Tarlo, 1962; Walcott, 1892).

Самая обширная литература по птераспидам (Балабай, 1956—1961; Alth, 1884, 1886; Asselberghs, 1942—1955; Broili, 1933; Brotzen, 1933—1936; Bryant, 1926—1935; Denison, 1953—1960; Dollo, 1903; Drevermann, 1904; Fahlbusch, 1957; Fraipont, 1907; Gross K., 1949; Gross W., 1933—1937; Heintz N., 1960—1962; Kermack, 1943; Lankester, 1868—1874; Leriche, 1903; Roemer, 1856; Schmidt F., 1873; Schmidt W., 1954—1959; Stensiö, 1926, 1958; Tarlo, 1961b, 1962; White, 1935—1960; White a. Ball, 1955; Zych, 1927, 1931).

Псаммостеиды, известные главным образом из СССР и Шотландии, описаны в следующих работах: (Марк 1956; Обручев, 1933—1961; Преображенский, 1911; Смирнов, 1948; Gross W., 1930—1942; Gürich, 1891; Heintz A., 1957; Kiaer, 1915; Örvig, 1961; Rohon, 1901; Ružička, 1929; Schlüter, 1881; Tarlo, 1957, 1961, 1962; Traquair, 1894, 1903, 1905; Woodward, 1911).

Heterostraci стали особенно усиленно изучаться в последние годы и число известных их родов и семейств растет очень быстро. Их разнообразие оказалось много больше, чем во времена Траквэра, были открыты самые неожиданные формы, для которых названия Pteraspides или Pteraspidomorphi уже слишком узки. Особенно неожиданной оказалась нижнедевонская курейская фауна, широко распространенная на С.-З. Сибирской платформы. Здесь было обнаружено не менее 10 новых родов, для которых пришлось установить три новых отряда.

Морфология

В наиболее дифференцированном виде наружный скелет гетеростраков развит у птераспид, у которых состоит из 10 пластинок (рис. 1а): на спинной стороне непарные — роstralная,

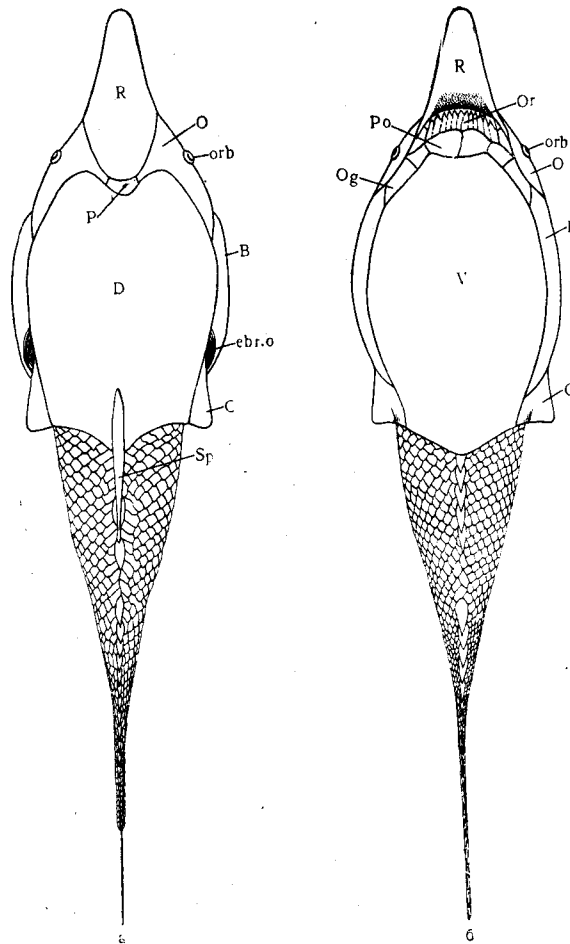


Рис. 1. *Pteraspis rostrata toombsi* White, реконструкция а — сверху; б — снизу, $\times 0,75$; В — бранхиальная; С — корнуальная; D — дорзальная; O — орбитальная; Og — орогониальная; Or — ротовые (оральные); P — пинеальная; Po — посторбитальные; R — роstralная; Sp — дорзальный шип; V — ventральная пластинка, ebr. o — жаберное отверстие; orb — орбита; н. девон (диттон), Англия (White, 1935)

пинеальная и дорзальная, и парные — орбитальные и корнуальные; на брюшной — непарная ventральная и парные бранхиальные (рис. 1б). Между бранхиальной и корнуальной находится жаберное отверстие. Поперечный ряд ротовых пластинок образует задний край рта, действуя против неподвижных зубных на заднем крае ventральной поверхности роstra. Пара орогониальных пластинок лежит между ротовыми, орбитальными и ventральной. У более поздних

форм имеются еще заротовые (посторальные) в разном числе (рис. 2).

Эта тенденция к увеличению числа пластинок наблюдается и у псаммостеид, где прибавляется еще пара посторбитальных пластинок, заменяющих бранхиальные на краю панциря, а

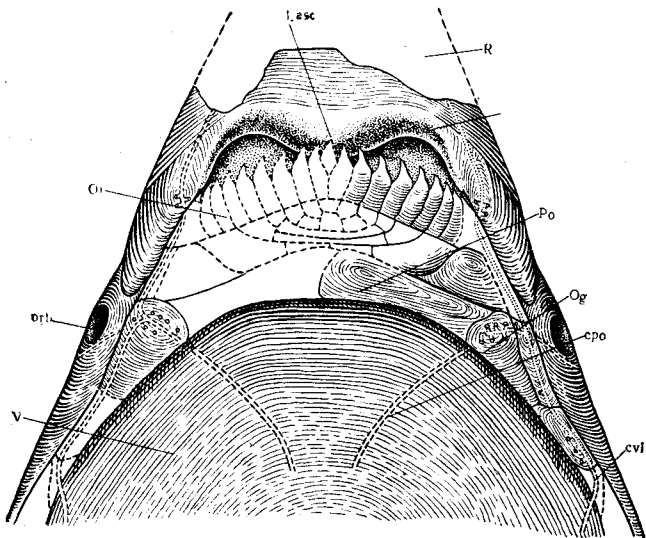


Рис. 2. *Althaspis samsonowiczi* Tarlo, ротовая область, $\times 3$

Обозначения см. рис. 1, кроме того: *l. asc* — восходящая пластинка; *cro* — посторальный чувствительный канал; *cvl* — вентролатеральный канал; н. девон, Подолия (Stensiö, 1958)

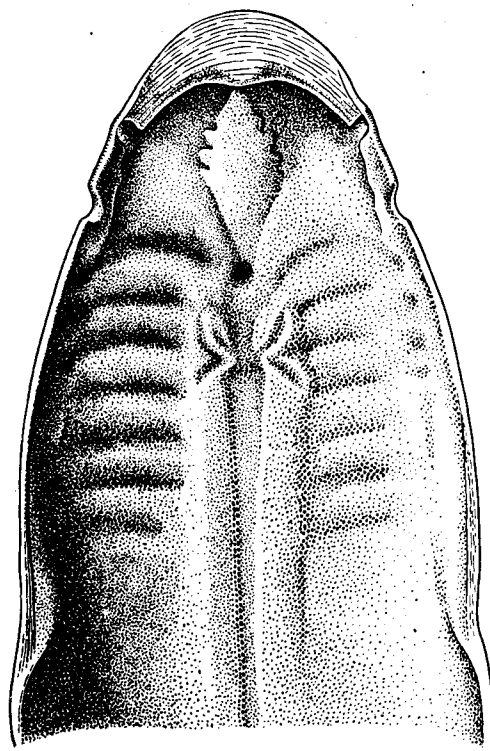


Рис. 3. *Poraspis pompeckji* Brotzen, дорзальная сторона внутреннего ядра, $\times 2,5$; н. девон, Подолия (Stensiö, 1958)

посторальные представлены широким поясом многоугольных тессер. Такие же пояса тессер расположены между остальными крупными пластинками по ходу каналов системы боковой линии (рис. 45). Только у псаммостеид сохраняется полный набор пластинок птераспид, что ясно указывает на близкое родство этих двух групп. У остальных гетеростраков уменьшенное число пластинок. Так у траквэраспид бока панциря заняты только одной бранхио-корнуальной пластинкой, замыкающей жаберное отверстие. У циатаспид всего шесть главных пластинок — все дорзальные слиты в единый дорзальный щит, орбиты образуют вырезки в его краях, а снизу замыкаются суборбитальными пластинками. Имеется только пара бранхиальных, ограничивающих вместе с дорзальным щитом жаберное отверстие. Вентральная сохраняется в том же объеме, но в ротовой области имеется только ряд ротовых.

Сильной консолидации подверглись панцири Hibernaspida, у которых только по направлению дентиновых валиков можно выделить в сплошном панцире бранхиальные пластинки, а у Amphiaspida и Olbiaspida нельзя различить и таковых. У этих трех групп и жаберные отверстия и орбиты включены в дорзальный щит,

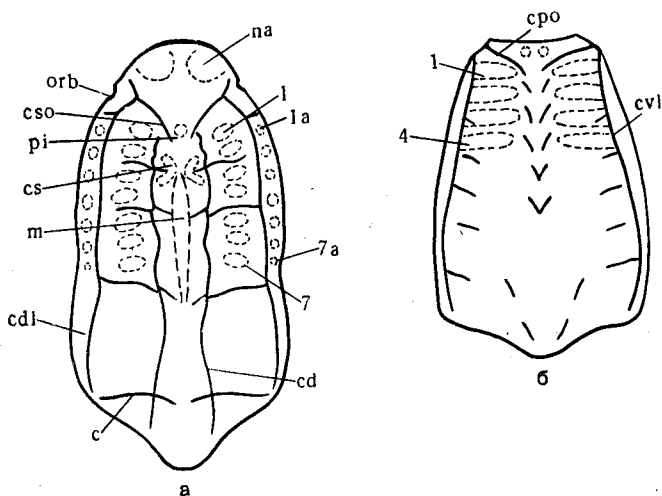


Рис. 4. *Poraspis* sp.

a — дорзальный; *б* — вентральный щит с отпечатками внутренних органов и каналов боковой линии, $\times 2$; *c* — поперечная комиссура; *cd* — дорзальный канал; *cdl* — дорзо-латеральный канал; *cvl* — вентролатеральный канал; *cro* — посторальный канал; *cs* — полукружные каналы; *cso* — надглазничный канал; *m* — продолговатый мозг; *na* — носовые капсулы; *orb* — орбиты; *pi* — пинеальный орган; *1—7* — жаберные мешки; *1a—7a* — выводная часть жаберных мешков; н. девон, Шницберген (Heintz, 1938)

слитый с вентральным, так что никаких мелких элементов в панцире нет. Ротовые пластинки неизвестны, но отверстие на переднем крае панциря имеет вид небольшой щели и предполагать здесь наличие развитого ротового скелета трудно.

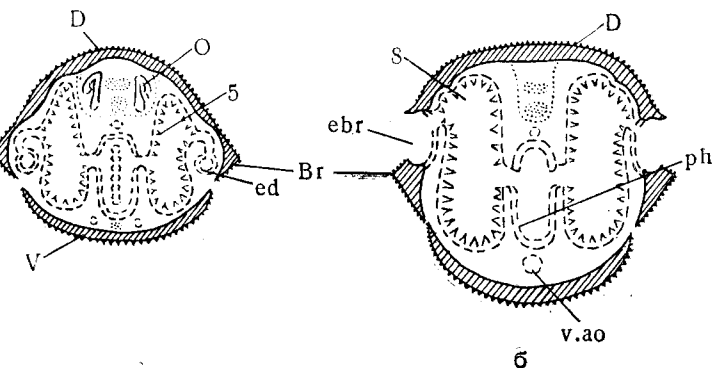


Рис. 5. *Anglaspis macculoughi* Woodward, поперечные разрезы (реконструкция)

а — ушной области; б — в области жаберного отверстия, $\times 2,25$; Br — бронхиальная пластинка; D — дорзальный щит; V — вентральный щит; ebr — наружное жаберное отверстие; ed — общий жаберный выводящий проток; O — ухо; ph — глотка; v. ao — брюшная аорта; 5, 8 — 5-й и 8-й жаберные мешки; н. девон, Англия (Watson, 1954)

Задняя часть туловища (позади жаберных отверстий) и хвост покрыты налегающими чешуями. Вдоль спинного и брюшного края идет по ряду удлиненных коньковых чешуй, с кожными

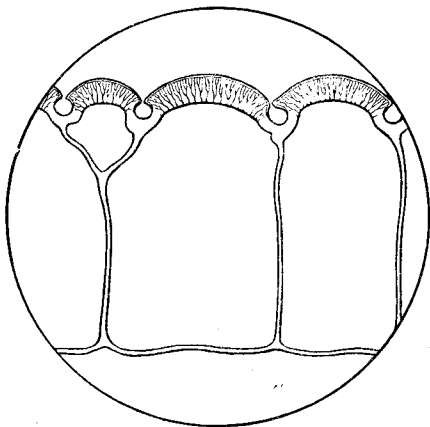


Рис. 6. *Tolypelepis undulata* Pander, поперечный разрез щита, $\times 50$; в. силур (в. лудлоу, слон охесааре), о-в Саарема (Быстров, 1955)

зубами или гребешками на наружной и в значительной степени на внутренней стороне. Это показывает, что между чешуями входили карманы кожи, и они не налегали плотно друг на

друга, а до некоторой степени топорщились постоянно или могли подниматься, превращая хвост в колючий защитный орган. Бока хвоста с чешуями, иногда очень высокими, образующими только один ряд боковых и один — вентролатеральный — у циатаспид, например *Poraspis*,

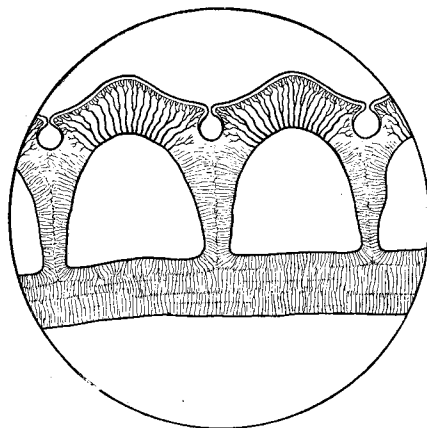


Рис. 7. *Anglaspis macculoughi* Woodward, поперечный разрез щита, $\times 54$; н. девон, Англия (Быстров, 1955)

Anglaspis (рис. 19). Такие чешуи ограничивают подвижность хвоста, и поэтому в других группах заменяются более мелкими, ромбовидными или округлыми, причем можно иногда

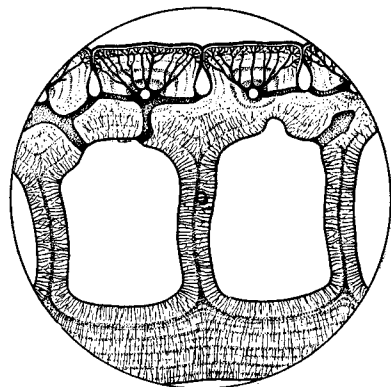


Рис. 8. *Poraspis sericea* (Lankester), поперечный разрез щита, $\times 54$; н. девон (диттон), Англия (Быстров, 1955)

наблюдать, как с ходом эволюции размеры чешуй уменьшаются (псаммостейды). Каудально их размеры, как у всех рыбообразных животных, также уменьшаются.

Хвост (*Fraenkelaspis*, *Pteraspis*) гипоцеркный (ось тела загибается вниз), но ни плавниковой перепонки, ни лучей неизвестно, весь хвост покрыт чешуей; у *Pteraspis* можно различать ниж-

ною и верхнюю лопасти. Других плавников нет. Их функцию как органов сопротивления, играли парные и непарные выросты панциря (корнуальные и бронхиальные пластинки, спинной шип).

Панцирь построен из аспидина — костной ткани, в которой остеобласты не включаются в откладываемые ими костные пластинки, а в последних можно видеть только шарпеевы волокна¹. Базальный слой, как у всех имеющих наружный скелет животных, состоит из горизонтальных пластинок (изопедин). Он никогда не достигает у гетеростраков такой толщины,

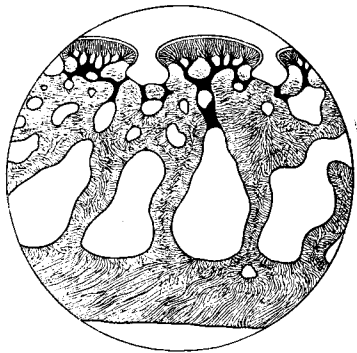


Рис. 9. *Corvaspis kingi* Woodward, поперечный разрез щита, $\times 21$; н. девон, Англия (Быстров, 1955)

как, например, у кистеперых. Средний слой включает полости разных размеров, более крупные внизу. Их стенки утолщаются с возрастом особи путем отложения пластинок аспидина, concentрически окружающих полость, которая, таким образом, вместе с пластинками образует остеон (аспидон). У циатаспид имеется всего один ряд высоких призматических полостей, иногда равных по ширине лежащим выше дентиновым полоскам, иногда крупнее или мельче последних (рис. 6—9). У *Corvaspis*, птераспид и амфиаспид над такими призматическими полостями имеется еще небольшой слой губчатой ткани с мелкими полостями неправильной формы. У многих групп, в том числе самых древних (*Astraspis*) и самых поздних (псаммостеиды), весь средний слой, достигающий здесь значительной толщины, представляет собою губчатую ткань (рис. 11). Само собой разумеется, что все полости сообщаются между собой, а также узкими каналами, проходящими через слой изопедина, с внутренними тканями животных.

¹ Недавно в аспидине обнаружены веретеновидные полости аспидиноцитов и их отростки (Tarlo, 1963).

Верхний слой пластинок панциря состоит из дентиновых образований — кожных зубов или валиков самого разнообразного рисунка и строения. В простейшем случае дентинные каналы выходят прямо из призматических вакуолей,

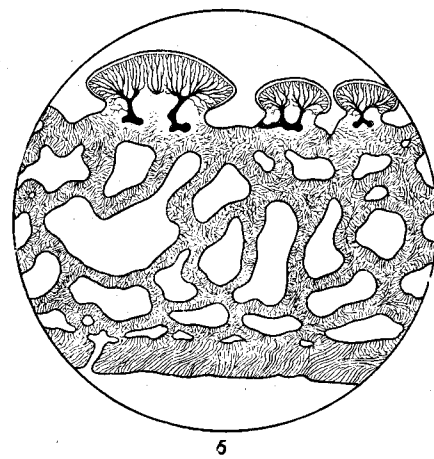
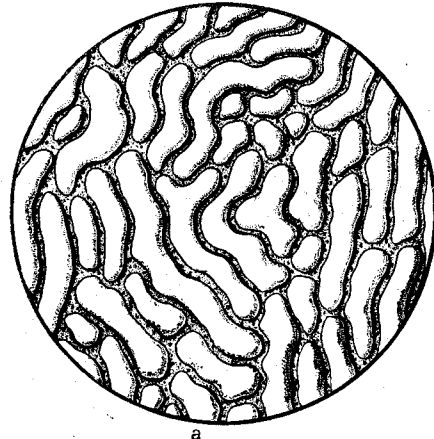


Рис. 10. *Kallostrakon podura* Lankester
а — орнамент поверхности, $\times 10$; б — поперечный разрез щита; н. девон, Англия (Быстров, 1955)

которые, таким образом, играют роль пульпарных полостей (рис. 6—7). Чаще, однако, пульпарные полости кожных зубов отделены от полостей среднего слоя, сообщаясь с ними только каналами (рис. 8—10). Пульпарная полость может быть простая (рис. 11) и из нее расходится пучок дентинных канальцев или сложная — в виде нескольких пульпарных каналов, дающих пучки дентинных канальцев (рис. 10), или, наконец, одна полость может давать отростки с пучком канальцев у каждого (рис. 9). Вероятно, эти различия связаны с условиями образования и роста кожных зубов — сложные пульпарные полости возникали в результате слияния не-

скольких зачатков кожных зубов (лепидоморов). Дентиновые валики представляют собою сложные образования, возникшие также путем слияния рядов кожных зубов. В них может быть один продольный канал, из которого выходят пучки дентинных канальцев, отвечающие отдельным пульпарным полостям, или вместо канала имеются отдельные, более или менее сложные пульпарные полости. Происхождение дентиновых валиков из сращения зачатков кожных

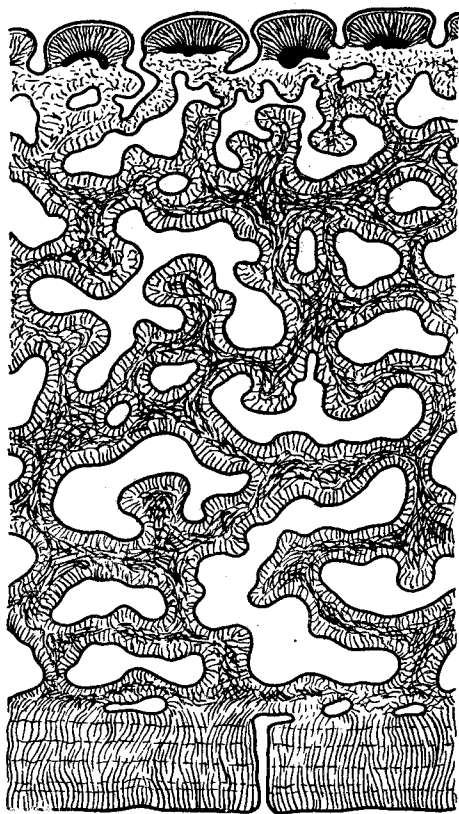


Рис. 11. *Psammolepis* sp. разрез пластинки, $\times 26$; ср. девон (н. тартуские слои), Эстония (Быстров, 1955)

зубов часто сказывается и на наружной поверхности их, где может располагаться один (табл. IV, фиг. 1) или несколько (*Allocryptaspis*) рядов бугорков.

Форма и расположение элементов дентинового покрова многое говорит о способах образования и роста панциря и позволяет делать некоторые выводы о филогенетических связях. Тессеры псаммостеид, на которых вокруг центрального, обычно самого крупного, кожного зуба более или менее правильными кольцами располагаются остальные, увеличиваются путем возникновения концентрических рядов кожных

зубов и образования и роста под ними аспидиновой пластинки. Крупные пластинки птераспид, псаммостеид, кардипельтид с концентрическим или радиальным расположением дентиновых валиков или кожных зубов также росли путем зонального нарастания вокруг центра роста. Все эти элементы наружного скелета, следовательно, закладывались на ранних стадиях развития особи и увеличивались в размерах вместе с ее ростом.

Совсем другое у циатаспид, особенно у пораспид. Продольное расположение дентиновых валиков на их дорзальном и вентральном щитах показывает, что панцирь не рос (находимые экземпляры одного вида почти одинаковых размеров), а образовывался только после окончания роста особи. Это подтверждается расположением каналов боковой линии на дорзальном щите, которые у циатаспид образуют прямоугольную сетку (рис. 4), тогда как у птераспид оба дорзальных канала и поперечные комиссуры явно расходятся из центра роста и только латеральные каналы имеют продольное положение, т. е. включались в дорзальную пластинку только по окончании роста особи. Отсюда можно сделать вывод, что молодь циатаспид была лишена панциря. Однако строение некоторых родов показывает, что это не так. У *Tolypelepis* поверхность панциря состоит из чешуеобразных тессер, в которых вокруг центрального крупного дентинового валика располагаются более узкие, т. е. такая тессера росла концентрически, или, большей частью, эксцентрически — только в стороны и вперед, а не назад (табл. II, фиг. 1). Следовательно, первоначально животное было покрыто отдельными тессерами, увеличивавшимися по мере роста особи, и только после его окончания развивался средний слой, включавший каналы боковой линии, а затем — базальный. Следы этого процесса остались у многих других циатаспид в виде дифференциации дентиновых валиков на крупные и разделяющие их мелкие и в виде напоминающих *Tolypelepis* чешуеобразных участков в задней части дорзального или вентрального щитов (табл. II, фиг. 2). Можно думать, что и у тех форм, у которых нет этих следов существования дискретного дентинового покрова задолго до окончания роста особи, дентиновые валики образовывались не все сразу, а постепенно. Это видно из того, что валики вклиниваются между собой.

У гетеростраков не наблюдается костной выстилки полостей и каналов, которая позволила бы изучить их внутреннее строение с такой же полнотой, как у остеостраков. Однако у циатаспид и ранних птераспид (*Protopteraspis*) на внутренней поверхности панциря имеются отпечатки

некоторых внутренних органов, которые особенно рельефно выделяются на внутренних ядрах этих форм (рис. 3,5; табл. I, фиг. 1). Это отпечатки пинеального органа, иногда среднего мозга, продолговатого мозга, полукружных каналов уха, разного числа жаберных мешков, начиная с прегиондного, и их выводных частей, а также пары образований в ростральной области, которые большинством авторов принимаются за носовые капсулы, тогда как Стеншё (Stensiö, 1958) считает их преназальным синусом, через который назогипофизная трубка открывалась наружу впереди рта. Эта интерпретация опровергается: 1) парностью этого органа, тогда как преназальный синус впереди непарного обонятельного органа и непарной назогипофизной трубки должен быть непарным и 2) отсутствием пространства между ротовыми пластинками и восходящей пластинкой ростра для выхода преназального синуса (Tarlo, 1961; Heintz, 1962).

Реконструкции строения головы птераспид, сделанные Э. Стеншё (Stensiö, 1958) в развитие его взглядов на родство гетеростраков с миксидами, настолько гипотетичны и не подтверждаются известными фактами, что нет надобности приводить их здесь.

Принципы систематики

Heterostraci относятся к Agnatha потому, что они не имеют ни настоящих челюстей, ни тех расчлененных жаберных дуг, из которых могли возникнуть челюсти. Так же, как нынеживущие круглоротые и Osteostraci, они являются энтобранхиатами, т. е. дыхательный аппарат представлен жаберными мешками, лежащими внутри от жаберного скелета и построенными из энтодермы. Так же, как у названных двух групп, у них, видимо, имелось только два полукружных канала. Вместе с тем они отличаются от других бесчелюстных отсутствием назогипофизного хода и, возможно, наличием пары обонятельных капсул, открывающихся в крышу ротовой полости. Это заставляет противопоставить их остальным бесчелюстным в качестве класса парноноздревых, Diplorhina, и считать, что они являются целиком вымершей еще в девоне группой, не имеющей потомков среди нынеживущих круглоротых.

Систематика гетеростраков представляет некоторые трудности, так как мы еще слишком мало знаем об устройстве внутренних органов, хвоста, ротовых частей. Для многих даже нельзя дать реконструкцию панциря. При разделении на отряды приходится руководствоваться в первую очередь такими признаками, как степень дифференциации панциря на отдельные

элементы, положение орбит и жаберных отверстий по отношению к пластинкам панциря, строение аспидина и характер дентиновых элементов.

К классическим группам, которые хорошо характеризуются как отряды Cyathaspidida, Pteraspidida и Psammosteida (включая *Drepanaspis*), в последние годы прибавилось много групп, характеристика которых не так четка.

Как сильно изменились и пополнились наши знания об этой группе, не говоря уже о более древних, наглядно видно при сравнении хотя бы системы, принятой в четвертом немецком издании «Циттеля» (Broili u. Schlosser, 1923) с современными системами. Еще 40 лет назад в отряд Heterostraci включали семейства Coelolepidae (теперь отряд Thelodonti), Gemündinidae (теперь отряд в подклассе Arthrodira), Drepanaspidae (с включением родов артродир *Phyllolepis*, *Holonema*, *Sphenophorus*), Astraspididae и Pteraspididae (включая циатаспид). Нисколько не полнее и система А. Ромера (Romer, 1933; Romer, 1939); почти такая же она и во втором издании (Romer, 1945), где отряд Heterostraci содержит семейства: Astraspididae, Poraspididae, Cyathaspididae, Pteraspididae, Drepanaspidae и Amphiaspididae, но число родов уже достигло 43.

Во втором издании «Системы» Л. С. Берга (1955) различалось шесть отрядов: Astraspidiformes, Psammosteiformes, Pteraspidiformes, Phialaspidiformes (=Traquairaspidida), Cyathaspidiformes и Amphiaspidiformes. В основу деления и последовательности отрядов была положена консолидация панциря из отдельных тессер. Э. Стеншё (Stensiö, 1958) различает уже 10 отрядов, которые он считает провизорными: Astraspidida, Eriptychida, Drepanaspidida, Pteraspidida, Traquairaspidida, Cyathaspidida, Corvaspidida, Amphiaspidida, Cardipeltida и Turiniida. Последний отряд мы, в согласии со всеми другими авторами, относим к телодонтам (см. выше). Порядок отрядов здесь тот же, что у Л. С. Берга, хотя автор и считает, что наряду с образованием панциря из отдельных тессер наблюдается и распадение его на мелкие элементы, тессеры (у псаммостеид) и даже отдельные кожные зубы (*Turinia* и *Thelodonti*).

Тот же принцип консолидации панциря принят и в новейшей классификации Heterostraci, предложенной Л. Б. Тарло (Tarlo, 1962), однако порядок принятых им восьми отрядов оказался несколько иным: Astraspidiformes, Eriptychidiformes, Cyathaspidiformes (с подотрядами Cyathaspidida, Poraspidida, Ctenaspidida), Psammosteiformes (подотряды Tesseraspidida, Psammosteida), Traquairaspidiformes, Pteraspidiformes

(подотряды Pteraspida, Doryaspida), Cardipeltiformes и Amphiaspidiformes (подотряды Amphiaspida, Eglonaspida). Автор, выводя всех гетеростраков из ордовикских Eriptychiida, панцирь которых состоял из дискретных тессер, не ставит циатаспид промежуточным звеном в развитии сплошного панциря после птераспид, а, учитывая геологическую последовательность групп, выделяет циатаспид в особую линию развития. Он расширяет объем отряда псаммостеид, включая в него корваспид, тессераспид и вейгельтаспид, и производит собственно псаммостеид из тессераспид через вейгельтаспид, имеющих еще дискретные тессеры. В результате получается, что несомненно гомологичное деление панциря на пластинки, имеющиеся у птераспид и псаммостеид, приобретено этими группами независимо друг от друга.

Исходя из несколько отличных представлений об эволюции гетеростраков (см. в «Истории развития»), мы принимаем здесь систему, близкую к системам Стеншэ и Тарло, но с изменениями, оговоренными ниже:

10 отрядов: Astraspida, Eriptychiida, Cyathaspida, Traquairaspida, Cardipeltida, Pteraspida, Psammosteida, Amphiaspida, Hibernaspida, Olbiaspida. Последние три отряда курейских гетеростраков может быть можно объединить в один, как сделал Л. Тарло (Tarlo, 1962).

Tesseraspis здесь отделен от Psammosteida и рассматривается как реликт древнего отряда Eriptychiida, *Corvaspis* соединен с Cyathaspida, хотя и с сомнением. Все это связано с той точкой зрения, что тессеры псаммостеид не унаследованы от ордовикских предков через *Tesseraspis*, а возникли заново при развитии псаммостеид из птераспид.

Слабо изученный род *Weigeltaspis* отнесен к Traquairaspida по сходству орнамента и внутреннего строения пластинок и кожных зубов, хотя план строения наружного скелета (неописанный), видимо, отличен.

Историческое развитие

Первые известные остатки гетеростраков (рис. 11а) из среднего ордовика Колорадо — *Astraspis* и *Eriptychius* сделаны типами особых отрядов. *Astraspis* с его толстыми эмалеподобными шапками на грибовидных бугорках тессер, видимо, не имеет потомков, кроме *Rynaspis* в верхнем ордовике Уайоминга. Тессеры *Eriptychius* иногда очень сходны с тессерами *Strosipherus* из верхнего лудлоу о-ва Саарема и с *Tesseraspis* из низов девона Англии. Всех их объединяет отсутствие призматических

вакуолей и сложность удлиненных кожных зубов.

Циатаспиды, обильные уже в раннем лудлоу (Юкон), представляют собою преобладающую группу гетеростраков в конце силура и начале девона. *Tolypelepis* из верхнего лудлоу о-ва Саарема показывает, что панцирь циатаспид мог возникнуть путем срастания цикломориевых тессер по окончании роста особи. Можно думать, что формы с несросшимися тессерами были достаточно обильны в силуре, но имели меньше шансов сохраниться в ископаемом состоянии, чем заключенные в панцирь.

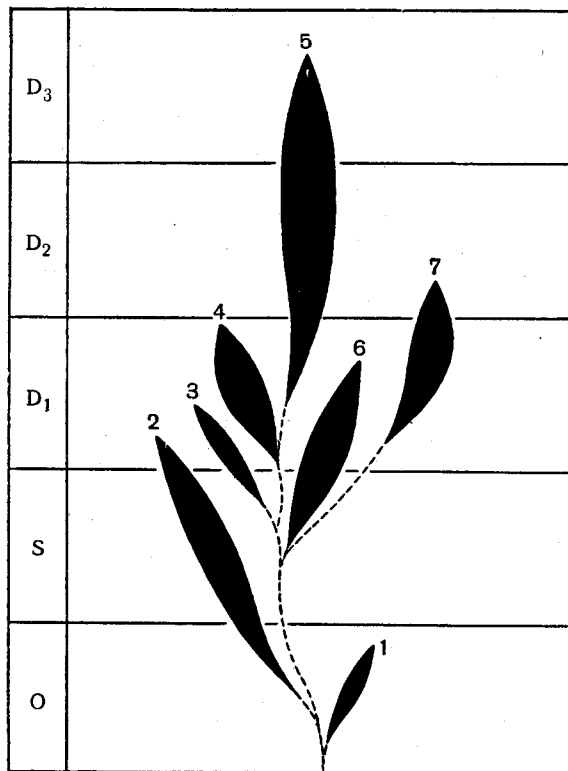


Рис. 11а. Филогенетические отношения Heterostraci

1 — Astraspida; 2 — Eriptychiida; 3 — Traquairaspida;
4 — Pteraspida; 5 — Psammosteida; 6 — Cyathaspida;
7 — Amphiaspida

Для циатаспид характерно наличие призматических вакуолей, занимающих почти всю толщину очень тонких щитов панциря. Эти вакуоли сохраняются и в отрядах Traquairaspida и Pteraspida, хотя наряду с ними у них появляется и губчатая кость. Traquairaspida известна по немногим формам в нижнем лудлоу и даунтоне. Pteraspida — самая известная группа гетеростраков, появляются в начале

диттона и существуют почти до конца раннего девона. Самые классические области их развития — Подолия и Англия.

С птераспидами несомненно связаны псаммостеиды, панцирь которых состоит из тех же элементов, как у птераспид (кроме лишней посторбитальной пластинки), но крупные пластинки его разделены поясами тессер. Их можно считать новообразованием, принесшим большую пользу этой группе. У птераспид часть каналов боковой линии включалась в панцирь только на поздних стадиях роста и, следовательно, на молодых стадиях между пластинками существовали полосы, не прикрытые панцирем и уязвимые для врагов. Появление тессер на этих полосах способствовало безопасности молодого псаммостеид и удлинению периода роста. Действительно, псаммостеиды достигали громадных для гетеростраков размеров и просуществовали почти до конца девона, тогда как из остальных гетеростраков очень немногие перешагнули нижнюю границу среднего девона. Псаммостеиды утратили призматические вакуоли своих предков, замененные губчатой тканью, что, видимо, способствовало увеличению толщины панциря.

Вероятно, от циатаспид, в частности от ктенаспид, унаследовали свое строение курейские гетеростраки с их призматическими вакуолями и сплошным панцирем, в котором бронхиальная пластинка, как у ктенаспид, срослась с дорзальной и образовала боковое ребро панциря, а орбиты и жаберные отверстия включились в дорзальный щит, утратив свои самостоятельные пластинки. Вместе с тем все представители этой средне- и поздненижнедевонской группы (отряды *Amphiaspidida*, *Hibernaspidida* и *Olbiaspidida*) отличаются значительной величиной, что можно объяснить только предположением, что пластинки панциря срастались у них лишь по окончании роста особи. Нахождение отдельных пластинок наряду с цельными панцирями подтверждает это.

Особняком стоят *Cardipeltida*, представленными двумя родами в нижнем девоне Северной Америки и Англии. Их строение — спинной щит с бронхиальными вырезками, отсутствие призматических вакуолей и крупные радиальные дентиновые валики — слишком отличает их от всех гетеростраков, чтобы можно было связать их генетически с какой-либо группой последних, хотя расположение каналов боковой линии сближает их с птераспидами. Ни в коем случае их нельзя поставить в одну линию с амфиаспидами (Tarlo, 1962), от которых их отличают все перечисленные признаки.

Согласно собранным Р. Денисоном (Denison, 1956) данным по распространению древнейших позвоночных (ордовик — ранний девон), первые гетеростраки, *Astraspida*, *Eriptychiida* и *Suathaspida*, в ордовике и силуре были морскими формами, обитавшими в мелких эпиконтинентальных морях, включая прибрежные области, но в конце силура некоторые циатаспиды могли проникать в солоноватые или пресные воды. В раннем девоне большинство гетеростраков были эвригалинными типами, способными жить или в морях, или в нижнем течении рек.

Остатки птераспид в раннем девоне Подолии известны сначала из осадков мелющего моря борщовского и чортковского времени. Как обычно для морских отложений, эти остатки встречаются спорадически и только в самой верхней части чортковского горизонта, где уже почти нет морской фауны, появляются в достаточном количестве. Но особенно обильны они уже в красноцветных отложениях дельтового или речного происхождения.

Курейские гетеростраки верхней части нижнего девона захоронены в мелкозернистых осадках почти без другой фауны, но все же несомненно морских.

В то время как древнейший представитель псаммостеид связан с морскими осадками нижнего девона Рейнской области, расцвет этой группы приурочен в среднем и позднем девоне к области отложения красноцветов, в основном дельтового происхождения. В то же время их остатки встречаются и в чисто морских, но прибрежных или лагунных осадках, например нарвских и снетогорских слоев.

Эти данные подтверждают и для среднего и позднего девона выводы Денисона об эвригалинности гетеростраков.

Об этиологии гетеростраков некоторые данные можно получить из анализа их морфологических особенностей. Полное отсутствие плавников, кроме хвостового, слабое развитие перепонки последнего и отсутствие, насколько известно, лучей в нем, ясно свидетельствуют, что это были формы малоподвижные, державшиеся преимущественно возле дна. Важное значение имела форма профиля тела — у большинства спинная сторона слабо выпуклая или плоская и даже вогнутая (рис. 65), тогда как брюшная более или менее выпуклая. Такое соотношение создавало повышенное сопротивление воды снизу и позволяло животным подниматься вверх. Контрдействие гипоцеркного хвоста, создававшего тягу вверх для задней части тела, обеспечивало возможность движения на одном уровне.

Отсутствие челюстей и наличие ротовых пластинок наружного скелета не давало возможности питаться сколько-нибудь крупной или защищенной панцирем или раковиной добычей. Это согласуется и с небольшой подвижностью. Пищей гетеростраков могли служить, в основном, мелкие беспозвоночные бентоса и всякая органика в илу. С таким характером питания коррелирована и малая величина глаз, у некоторых форм и вовсе исчезающих—*Eglonaspis* и может быть *Pelurgaspis*. Это представление об образе жизни отражено в названии последнего рода, означающем „роющийся в илу“.

В эволюции птераспид наблюдается однако переход к другому образу питания. Удлинение ростра, удлинение и утончение ротовых пластинок были связаны, видимо, с переходом к питанию планктоном. Как у современных *Polyodontidae*, нижняя поверхность ростра и отодвигавшиеся ротовые пластинки образовывали воронку для всасывания планктона. Выпуклость брюшного профиля помогала подниматься в верхние слои воды, хвост у этих птераспид сильнее развит, чем у циатаспид (рис. 19 и 30).

Из сказанного ясно, в каких осадках захоронились остатки гетеростраков — в основном в краевой зоне моря, в лагунах и дельтах. При этом в морских отложениях с фауной беспозвоночных — спорадические остатки, отдельные пластинки, чешуи, обломанные или окатанные. В дельтовых осадках — обильные местами остатки, более или менее хорошей сохранности, отдельные пластинки или цельные панцири. Наилучшие образцы доставляют мелкозернистые осадки лагунного типа, где не редкость цельные панцири, но цельные экземпляры с сохранившимся хвостом представляют большую редкость.

Биологическое и геологическое значение

Гетеростраки представляют значительный интерес как древнейшая группа, изучение которой может пролить некоторый свет на первые этапы развития позвоночных. Чрезвычайно примитивные в своем строении (отсутствие плавников, кроме хвостового, низкий уровень развития органов захвата пищи), они наглядно свидетельствуют о большом прогрессе, достигнутом позвоночными в течение ордовика и силура до момента появления известных нам остатков челюстноротых.

Гетеростраки дают материал для теории происхождения наружного скелета из кожных зубов, образующих сначала мелкие пластинки —

тессеры, а затем и более крупные кости. Микроскопическое строение их наружного скелета очень своеобразно и заслуживает подробного изучения.

У псаммостеид наблюдается совершенно исключительное среди позвоночных явление — прижизненное стирание конца и наружного края бранхиальных пластинок, а также поверхности других пластинок панциря. Это стирание компенсируется пломбировкой обнажающихся полостей губчатой ткани вторичным дентином вокруг кровеносных сосудов этих полостей (рис. 12).

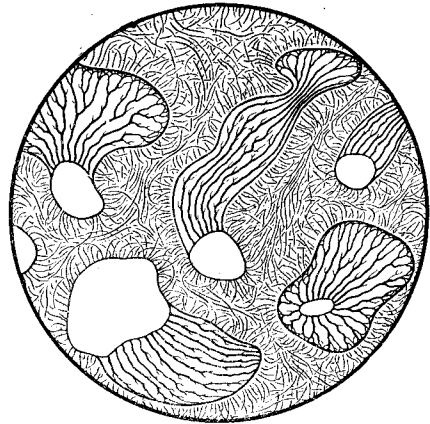


Рис. 12. *Psammolepis* sp., пломбировка полостей губчатого аспидина вторичным дентином (Быстров, 1955)

Геологическое значение гетеростраков также очень велико. В последние годы выяснилась возможность выделения зон континентальных и морских отложений нижнего девона и корреляции их на больших расстояниях по разным гетеростракам (например, *Tesseraspis*, *Traquairaspis*, *Corvaspis*, *Anglaspis* и многие другие), а особенно по птераспидам. Последние позволяют точно коррелировать разрезы Англии, Бельгии, Рейнской области, Подолии, отчасти и Сибири, Шпицбергена, Северной Америки.

Гетеростраки помогают разрешить вопрос о положении границы между силуром и девоном в Подолии и других районах Союза. В частности, птераспиды, появляющиеся только в диттоне, позволяют утверждать, что чортковский горизонт, в котором они преобладают, относится к диттону, а нижележащий борщовский — к даунтону. Для среднего и верхнего девона СССР и Шотландии ту же роль играют псаммостеиды, позволяющие иногда по мелким фрагментам определять возраст слоев, не содержащих других органических остатков, кроме рыб.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД ASTRASPIDIDA

Панцирь из отдельных многоугольных тессер концентрического строения (цикломорного роста), покрытых округлыми зазубренными бугорками. Тессеры состоят из аспидинового пластинчатого базального слоя, губчатого среднего и аспидиновых бугорков, увенчанных толстыми эмалеподобными колпачками. Ср. — в. ордовик. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО ASTRASPIDIDAE EASTMAN, 1917

Ср. — в. ордовик.

Astraspis Walcott, 1892. Тип рода — *A. desiderata* Walc., 1892; ср. ордовик (трентон) Колорадо, США. Кроме разрозненных тессер известны сохранившиеся в связи тессеры дорзального панциря длиной 11 см, на нем три продольных ряда коньковых четырехугольных тессер и два краевых. В центре каждой из многоугольных тессер, заполняющих остальное пространство, выделяется один крупный бугорок (рис. 13). Один вид.

Pycnaspis Örvig, 1958. Тип рода — *P. splendens* Örvig, 1958; в. ордовик Уайоминга, США. Толстые тессеры с высокими бугорками, в эмале подобные колпачки которых проникают короткие дентинные каналы. Бугорки мелкие звездчатые, и крупные, грибовидные. Один вид.

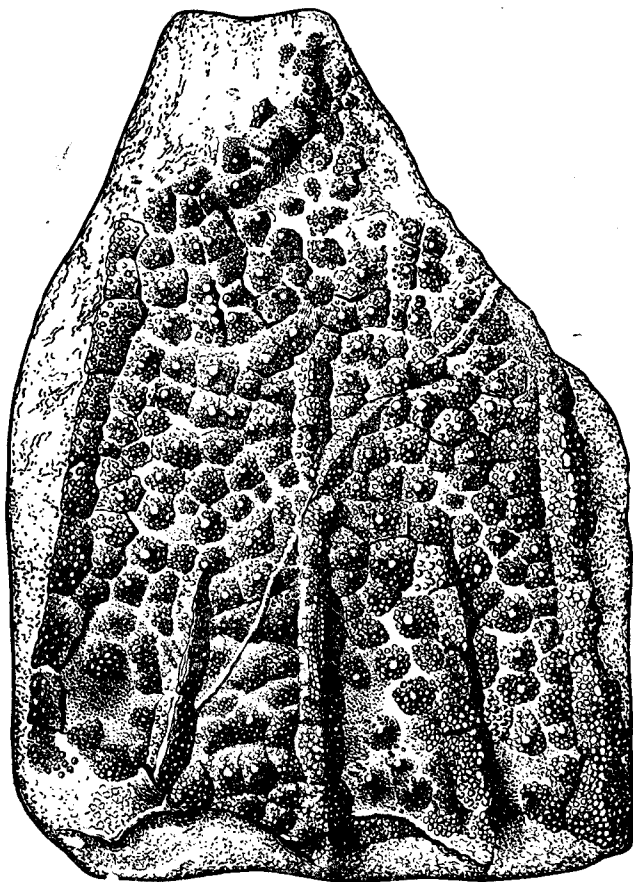


Рис. 13. *Astraspis desiderata* Walcott, дорзальный щит, × 1; ср. ордовик, США (Stensiö, 1958)

ОТРЯД ERIPTYCHIIDA

Панцирь из отдельных тессер с удлиненными бугорками. Два ряда боковых коньковых тессер. Средний слой аспидина губчатый. В бугорках многочисленные пульсарные каналы с пучками дентинных канальцев. Ср. ордовик — н. девон. Два семейства: Eriptychiidae, Tesseraspidae.

СЕМЕЙСТВО ERIPTYCHIIDAE TARLO, 1962

Отдельные тессеры и чешуи с удлиненными кожными зубами и продольными ребрышками, иногда неправильной формы и зазубренными. Одна из боковых тессер несет вырезку жаберного отверстия. Ср. ордовик — в. силур.

Eriptychius Walcott, 1892. Тип рода — *E. americanus* Walc., 1892; ср. ордовик (трентон) Колорадо, США. Крупные тессеры панциря покрыты дентиновыми ребрышками, чешуи — более короткими, заостренными на заднем конце. Иногда ребрышки неправильной формы и зазубренные, как у *Strosipherus*. Один вид.

Strosipherus Pander, 1856 (*Oniscolepis* Gross, 1961, non Pander). Тип рода — *S. indentatus* Pand., 1856; в. силур (в. лудлоу, слой охсааре) о-ва Саарема. Тессеры и чешуи губчатого аспидина с удлиненными зубчатыми кожными зубами и гребешками, концентрическими на тессерах, продольными на чешуях. Отдельные ден-

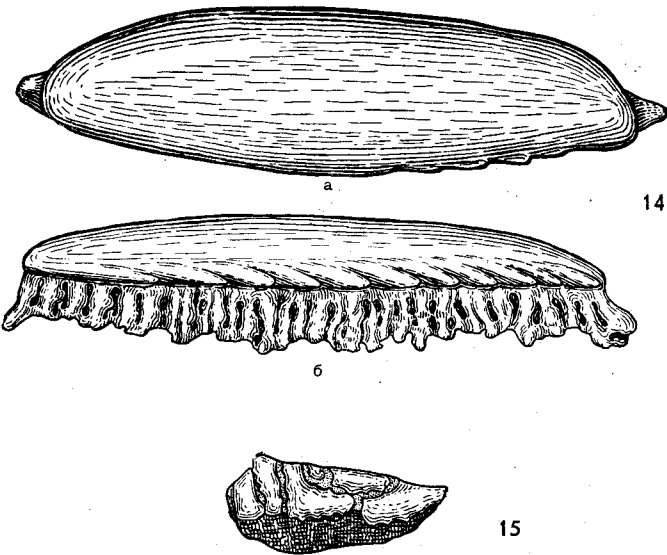


Рис. 14—15. *Strosipherus indentatus* Pander, кожные зубы, $\times 16$
14a — крупный зуб сверху; 14б — сбоку; 15 — мелкие зубы;
в. Лудлоу, о-в Саарема (Gross, 1947)

тиновые валики до 5 мм длиной (рис. 14, 15).
Один или больше видов. Лудлоу Саарема,
С. Тимана и С. Германии (валуны).

СЕМЕЙСТВО TESSERASPIDIDAE BERG, 1940

Панцирь из многоугольных средних тессер и коленчатых краевых, с крупными удлинёнными, простыми или ветвистыми кожными зубами.
Н. девон.

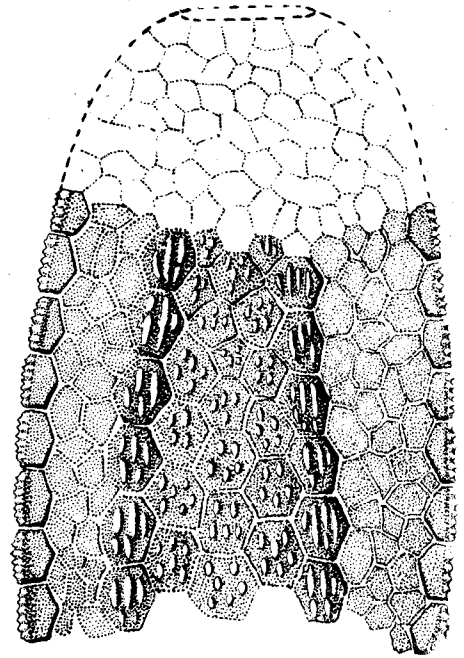


Рис. 16. *Tesseraspis tessellata* Wills, тессеры дорзальной стороны, $\times 1$; н. девон, Англия (Tarlo, 1962)

Tesseraspis Wills, 1935. Тип рода — *T. tessellata* Wills, 1935; н. девон (в. даунтон) Англии. Выделяются ряды тонких (1 мм) тессер с мелкими, удлинёнными бугорками, толстых (4 мм) с крупными бугорками и широкие поля умеренно толстых (2 мм) с бугорками средней величины. Тессеры 0,5—1 см в диаметре (рис. 16). Один или больше видов. В. даунтон Литвы (тильжеская свита) и Англии.

ОТРЯД CYATHASPIDIDA

Панцирь сложен дорзальным и вентральным щитами, парой брахиальных, парой суборбитальных и поперечным рядом ротовых пластинок. Две пары продольных чувствительных каналов на дорзальном щите параллельны друг другу и соединены четырьмя комиссурами. Они не расходятся из центра окостенения, т. е. средний и базальный слои образовывались после окончания роста особи. Пара косых надглазничных каналов (рис. 4). На внутренней стороне дорзального щита вдавления семи жаберных мешков и их выводных протоков, продолговатого мозга, вертикальных полукружных каналов, пинёального органа и носовых капсул. На вентральном щите пара продольных каналов вдоль краев, средняя вентральная линия, комиссуры в виде не связанных друг с другом отрезков и углубления от жаберных мешков. Глаза в вырезке дорзального щита, снизу ограничены суборбитальной пластинкой. Рот между передним краем дорзального щита и ротовыми пластинка-

ми. Жаберное отверстие (одно с каждой стороны) между жаберной вырезкой дорзального щита и брахиальной пластинкой. Чешуи крупные, в каждом поперечном ряду по шести: дорзальная и вентральная коньковые и с каждой стороны по высокой латеральной и ромбической вентрально-латеральной. Панцирь покрыт дентиновыми ребрышками с незазубренными краями, иногда подразделёнными на короткие отрезки и отдельные кожные зубы. Средний слой панциря из призматических вакуолей. В. силур — н. девон. Пять семейств: Tolyaspidae, Cyathaspidae, Poraspidae, Anglaspidae, Corvaspidae, Ctenaspidae.

СЕМЕЙСТВО TOLYPASPIDIDAE KIAER, 1932

(*Tolypelepidae* Strand, 1934)

Панцирь образован слиянием тессер цикломорного роста, с эксцентрическим (чешуевидным) строением. Передний и боковые края —

синхроморные, с ребрышками, параллельными краям. Поры чувствительных каналов выходят в центральных крупных дентиновых валиках тессер. В. силур.

Tolytepepis Pander, 1856 (*Oniscolepis* Pander, 1856; *Tolyaspis* Schmidt, 1891). Тип рода — *T. undulata* Pand., 1856; в. силур (н. лудлоу, слою охесааре) о-ва Саарема. Мелкие формы, панцирь до 3 см длиной. В тессерах выделяется более широкий и высокий средний дентиновый валик, часто прободенный одной-двумя порами чувствительных каналов, и окружающие его спереди и с боков более узкие и низкие. Валики цельнокрайние. Вакуоли среднего слоя панциря тонкостенные, соответствуют ширине одного валика (рис. 6; табл. II, фиг. 1). Два вида. В. силур (н. лудлоу) о-ва Саарема; (ср. лудлоу) Польши; н. девон (в. даунтон) С. Тимана и Англии.

СЕМЕЙСТВО CYATHASPIDIDAE KIAER, 1932

Дорзальный щит поверхностно подразделен на четыре части — дорзальную, рostrальную и пару латеральных. Задний конец панциря закруглен или прямой (не вытянут). В задней части иногда сохраняются тессеры или их следы. Дентиновые ребрышки параллельны боковым краям, образуя эллиптический рисунок, на ростре они частью поперечны. В. силур — н. девон.

Cyathaspis Lankester, 1864. Тип рода — *Pteraspis banksii* Huxley et Salter, 1856; в. силур — н. девон (н. лудлоу — н. даунтон) Англии. Мелкие формы. Дорзальный щит длиной 2—2,5 см, латеральная часть широкая, в задней части невысокий гребень, задний край закруглен, с коротким шипом. Есть гребень на вентральном щите. Дентиновые валики более или менее параллельны боковым краям. Среди них более широкие и высокие разделены обычно четырьмя-пятью узкими. Широкие гребешки местами более короткие — остатки цикломорных чешуй. Один вид.

Archegonaspis Jaekel, 1927. Тип рода — *Cyathaspis integra* Kunth, 1872; в. силур (лудлоу?) С. Германии (валун). Мелкие формы. Дорзальный щит 4 см длиной, эллиптической формы, латеральная часть узкая, задний край прямой, без шипа. Дентиновые валики расходятся от пинеальной области, дальше назад параллельны боковым краям, в рostrальной части короткие. Среди них более высокие, но такой же ширины (4,5—5 на 1 мм) неравномерно чередуются с остальными (табл. I, фиг. 4). Один вид.

Lauaspis Stensiö, 1958. Тип рода — *Archegonaspis lindstromi* Kiaer, 1932; в. силур (н. лудлоу) о-ва Готланд. Более крупные формы. Дорзальный щит около 5 см длиной, овальный, с

узкими латеральными частями, задний край слабо выпуклый. Все дентиновые валики одинаковой ширины и высоты; в пинеальной области короткие, образуют веер, расходясь вперед; в рostrальной поперечные, короткие; у заднего конца щита — следы синхроморных чешуй. У переднего края вентральной пластинки валики расчленены на отдельные кожные зубы. Один вид.

Aequiarchegonaspis Stensiö, 1958. Тип рода — *Cyathaspis schmidti* Geinitz, 1884; в. силур (лудлоу?) С. Германии (валун). Дорзальный щит около 4 см длиной. Деление на части слабо выражено. Все дентиновые валики одинаковой ширины, в пинеальной области образуют несколько участков с концентрическим расположением. Один вид.

Vernonaspis Flower et Wayland-Smith, 1952. Тип рода — *V. allenae* Fl. et W.-S., 1952; в. силур (салина) Нью-Йорка, США. Дорзальный щит 4—6 см длиной, довольно узкий (ширина к длине = 0,54—0,64); орбиты и пинеальное пятно впереди (орбитальная длина к общей = 0,1—0,13, пинеальная к общей = 0,2—0,22). Постбранхиальные выступы длинные. Есть медиальный выступ на рostrальном крае, преорбитальные выступы сильно развиты. 5—9 дентиновых ребрышек на 1 мм. На ростре гребешки поперечные, часто распадающиеся на отдельные бугорки, на спине — продольные. Четыре вида. В. силур США и С.-З. Канады.

Ptomaspis Denison, 1963. Тип рода — *P. canadensis* Den., 1963; в. силур (н. лудлоу) Юкона, С.-З. Канада. Дорзальный щит 6 см длиной, довольно узкий (ширина к длине = 0,58), орбиты и пинеальное пятно впереди (орбитальная длина к общей = 0,13, пинеальная = 0,24). Рostrальный край закруглен, орбитальные вырезки мелкие. Постбранхиальные выступы слабые. Дентиновые ребрышки двух категорий — более высокие и более низкие между ними. Они короткие, часто разделены на бугорки; на ростре поперечные, на спине — продольные. Пинеальный треугольник выражен. Задний конец щита подразделен на чешуеобразные участ. и. Один вид.

Dikenaspis Denison, 1963. Тип рода — *D. yukonensis* Den., 1963; в. силур (н. лудлоу) Юкона, С.-З. Канада. Дорзальный щит около 3 см длиной, сравнительно широкий в задней части (ширина к длине = 0,63). Орбиты сравнительно задние, орбитальная длина к длине щита = 0,17, пинеальная = 0,22. Сильный выступ на рostrальном крае. Постбранхиальные выступы широкие и обрубленные впереди. Дентиновые ребрышки узкие, 9—10 на 1 мм, на ростре они концентричны к центру, близкому к переднему краю, на спине параболические. Каналы бо-

ковой линии образуют развитую сеть, как у *Irregulareaspis*, на ростре пара дополнительных каналов латерально от надглазничных. Один вид.

Americaspis Whitley, 1940. Тип рода — *Palaeaspis americana* Claypole, 1885, пом. ген. праеосс.; в. силур (салина) Пенсильвании, США. Крупные формы, длина дорзального щита 6,5 см. Дентиновые валики образуют сложный рисунок, как у *Irregulareaspis*. Один вид.

Diplaspis Matthew, 1887. Тип рода — *Pteraspis? acadica* Matthew, 1886; в. силур (клинтон) Нью Брунсвика, Канада. Приблизительно такого

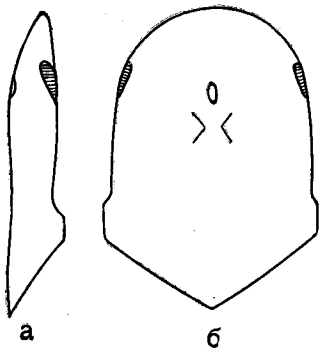


Рис. 17. *Irregulareaspis stensioi* Zych, дорзальный щит а — сбоку; б — сверху; $\times 1$; н. девон, Подолия (Zych, 1931)

же размера, как *Americaspis*, с четким делением на части. Среди дентиновых валиков более крупные и мелкие, как у *Cyathaspis*, 6—8 на 1 мм. Валики короткие — следы цикломорных тесер. Один вид.

Steinaspis Obruchev, nov. gen. Тип рода — *S. miroshnikovi* Obr., nov. sp.; н. девон (низы даунтона, зубовской свиты) Норильска. Очень узкий вентральный щит длиной 3,4 см, отношение длины к ширине = 2:3. Дентиновые валики параллельны боковым краям, 4—5 на 1 мм, в передней части поперечные, распадаются на короткие участки, в задней трети следы цикломорных чешуй в виде выдающихся коротких более широких валиков (табл. II, фиг. 2). Один вид и экземпляр.

Irregulareaspis Zych, 1931 (*Dictyaspis* Kiaer, 1932, пом. праеосс.; *Dictyaspidella* Strand, 1934). Тип рода — *I. stensioi* Zych, 1931; н. девон (н. диттон, верхи чортковского гор.) Подолии. Дорзальный щит длиной 3—4 см, сравнительно широкий, заканчивается тупым углом, деление на части почти незаметно; орбитальная длина к длине щита = 0,17—0,23, пинеальная = 0,28—0,30. Вентральный щит длинный, в передней части сужен. Дентиновые валики узкие, 10—11 на 1 мм, образуют сложные завитки, на ростре валики поперечные. Чувствительные каналы образуют густую сеть,

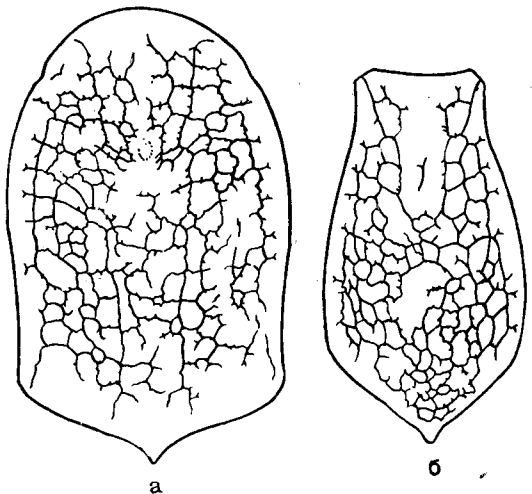


Рис. 18. Сеть каналов боковой линии

а — дорзальный щит *Irregulareaspis complicata* (Kiaer), $\times 2$; б — вентральный щит *I. hoeli* (Kiaer), $\times 1,5$; н. девон, Шпицберген (Kiaer, 1932)

открываются на поверхности многочисленными порами (рис. 17, 18; табл. I, фиг. 1, 2, 5; табл. II, фиг. 6). Четыре вида. Н. девон (диттон) Подолии и Шпицбергена; ? в. силур (в. лудлоу, верхи скальского гор.) Подолии.

СЕМЕЙСТВО PORASPIDIDAE KIAER, 1932

Поверхность дорзального щита без следов подразделения на четыре части. Задний конец панциря вытянут. Число иннервируемых 10-м нервом (вагальных) жаберных дуг 12—13. На ростре дентиновые валики часто образуют веер, расходясь от пинеальной области, на переднем крае они параллельны ему. Н. девон.

Poraspis Kiaer, 1930. Тип рода — *Holaspis sericea* Lankester, 1873; н. девон (диттон) Англии. Длина панциря 2,5—8 см. Ростральная область несколько сужена, бронхиальная вогнута. Тонкие гладкие дентиновые валики продольные на вентральном щите и на дорзальном, кроме пинеально-ростральной области, где образуют веер, иногда тоже с продольными валиками. Чувствительные каналы открываются крупными порами (рис. 4, 8, 19; табл. I, фиг. 7). Много видов. Н. девон (жедин, чортковский гор.— 1-й гор. олд-реда) Подолии, (в. даунтон — диттон) Англии, Бельгии, Шпицбергена.

Homalaspidella Strand, 1934 (*Homaspis* Heintz, 1935). Тип рода — *Homalaspis nitida* Kiaer, 1932, пом. ген. праеосс.; н. девон (в. жедин) Шпицбергена. Мелкие формы, панцирь около 2,5 см длиной. Как *Poraspis*, но пинеально-ростральный веер из продольных валиков. Очень тонкий панцирь. Валики более широкие, плоские, около пяти на 1 мм. Один вид.

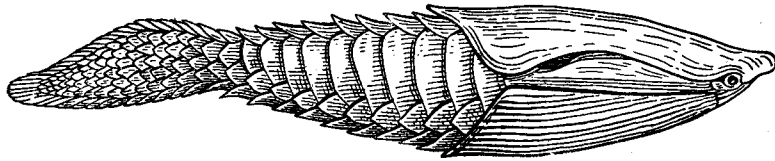


Рис. 19. *Poraspis* sp., реконструкция, сбоку; н. девон, Шпицберген (Heintz, 1.38)

Dinaspidella Strand, 1934. Тип рода — *Dinaspis robusta* Kiaer, 1932, пом. gen. праеосс.; н. девон (жедин) Шпицбергена. Мелкие формы, длина дорзального щита около 2,5 см. Дорзальный щит короткий, как у *Anglaspidae*, задний край образует угол с прямыми сторонами. Вентральный щит длинный. На ростре дентиновые валки поперечные или образуют завитки. Один вид.

СЕМЕЙСТВО ANGLASPIDIDAE KIAER, 1932

Как *Poraspidae*, но постбранхиальная часть панциря короче и число вагальных жаберных дуг (иннервируемых 10-м нервом) меньше (6—10). Задний край дорзального щита выдается углом, не вытянут. Н. девон.

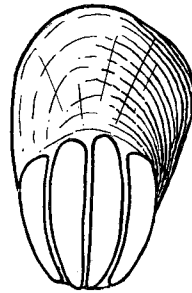
Anglaspis Jaekel, 1926. Тип рода — *Cyathaspis macculoughi* Woodward, 1891; н. девон (верхи даунтона) Англии. Небольшие формы. Длина дорзального щита около 3 см, орбиты отодвинуты назад, орбитальная длина к длине щита = 0,22, пинеальная = 0,27. 9—10 вагальных жаберных дуг. Дентиновые валки широкие, 2,5 на 1 мм, выпуклые, часто коньковидные (рис. 7; табл. III, фиг. 3). Один вид.

Fraenkelaspis Stensiö, 1958. Тип рода — *Anglaspis heintzi* Kiaer, 1932; н. девон (н. диттон) Шпицбергена. Мелкие формы длиной около 6 см. 7—8 вагальных жаберных дуг. Длина дорзального щита около 2 см, орбитальная длина к длине щита = 0,17, пинеальная = 0,23. Дентиновые валки широкие, 3—4 на 1 мм, менее выпуклые, чем у *Anglaspis*. Три вида. Н. отдел свиты ред-бей (н. диттон) Шпицбергена.

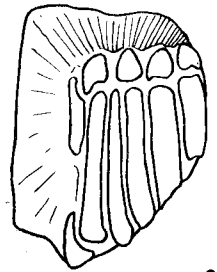
Seretaspis Stensiö, 1958. Тип рода — *S. zuchi* St., 1958; н. девон (даунтон) Подолии. Мелкие формы. Длина дорзального щита около 2,5 см, задний край вытянут в короткий отросток. Шесть поствагальных жаберных дуг. На передней части ростра дентиновые валки поперечные, в пинеальной области, видимо, образуют веер, в окологлазничной — завитки; они узкие, 9—10 на 1 мм. Один вид.

СЕМЕЙСТВО CORVASPIDIDAE DINELEY, 1954

Вентральный щит из слившихся синхрономорных тессер с продольными дентиновыми полосками, часто разделенных зонами кожных зубов. Краевая зона кожных зубов по всей периферии пластинок. Есть орбитальные пластинки с концентрическим расположением дентиновых полосок вокруг орбит. Призматические вакуоли среднего слоя неправильной формы. Н. девон.



20



21

Рис. 20—21. *Corvaspis kingi* Woodward, чешуи, × 9; н. девон, Англия (Dineley, 1954)

Corvaspis Woodward, 1934. Тип рода — *C. kingi* Woodw., 1934; н. девон (в. даунтон — диттон) Англии. Вентральный щит (длиной до 10 см) закруглен впереди, заострен сзади (рис. 9, 20, 21; табл. V, фиг. 5). Три вида. Н. девон (в. даунтон — диттон) Подолии (верхи чортковского гор.), Литвы (тильжеская свита), Англии, Шпицбергена (свита ред-бей).

СЕМЕЙСТВО STENASPIDIDAE KIAER, 1930

Боковой край дорзального щита загибается вентрально, образуя латеральный зазубренный гребень и вентро-латеральную пластинку, гомологичные бранхиальной пластинке пораспид. Панцирь покрыт заостренными назад бугорками или сетью гребешков с редкими бугорками или широкими полосками из слившихся бугорков. Латеральные каналы боковой линии

с метамерными короткими веточками латерально, вентролатеральные — с веточками в обе стороны, вентральные — непрерывные и с веточками. Н. девон.

Ctenaspis Kiaer, 1930. Тип рода — *C. dentata* Kiaer, 1930; н. девон (верхи свиты ред-бей, в. диттон) Шпицбергена. Мелкие формы, панцирь до 3 см длиной. Передний конец дорзальной и вентральной пластинок тупо закруглен,

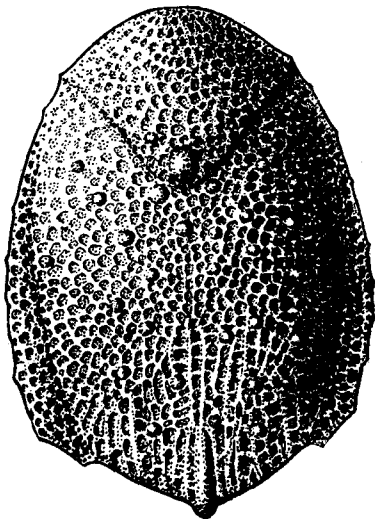


Рис. 22. *Bothriaspis kiaeri* (Zych), реконструкция дорзального щита, $\times 3$; н. девон, Подолия (Stensjö, 1958 и Балабай, 1961)

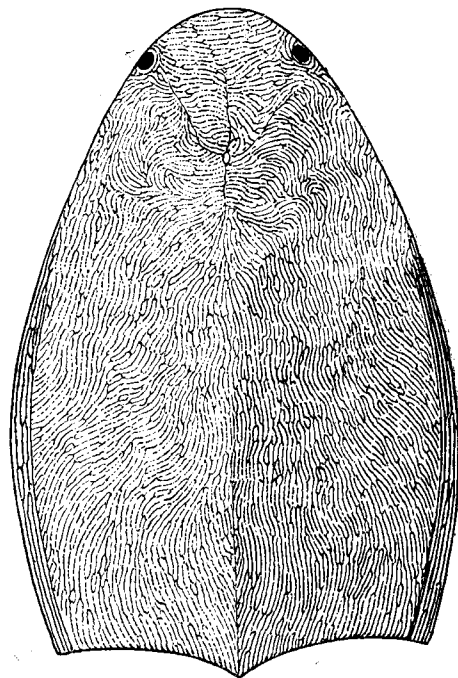
задний — заострен. Орбиты приближены к переднему краю панциря, орбитальная длина = 0,07 длины дорзального щита, пинеальная = 0,24. Боковые края панциря зазубрены. Орнамент из крупных заостренных кзади бугорков. Один вид.

Bothriaspis Obruchev, nov. gen. Тип рода — *Ctenaspis kiaeri* Zych, 1931; н. девон (верхи чортковского гор., н. диттон) Подолии. Мелкие формы, панцирь 2,3 см длиной. Задний конец его более тупой, чем у *Ctenaspis*, с небольшим шипом. Орбитальная длина = 0,14 длины щита, пинеальная = 0,31. Боковые края панциря слабо зазубрены. Орнамент ячеистый с отдельными круглыми бугорками (рис. 22). Кроме типа, ? *B. cancellata* (Kiaer), верхняя часть свиты ред-бей (в. диттон) Шпицбергена.

Cryptaspidisca Strand, 1934 (*Allocryptaspis* Whitley, 1940; *Bryantaspis* White et Moy-Thomas, 1940). Тип рода — *Cryptaspis elliptica* Bryant, 1934, пом. gen. раеосс.; н. девон (в. диттон) Уайоминга, США. Крупные формы, дорзальный щит 8—9 см длиной. Задний край

дорзального и вентрального щитов с выступом посередине. Орбитальная длина = 0,12—0,23 длины щита. Орбиты маленькие, обращены вниз. Жаберное отверстие очень маленькое, круглое. Края панциря не зазубрены. Дентиновые валики (2,3—5 на 1 мм) продольные, плоские, с 1—4 рядами бугорков, в rostro-пинеальной области могут образовывать веер. Четыре вида. Н. девон (в. диттон) Уайоминга и Огайо, США.

?*Ariaspis* Denison 1963. Тип рода — *A. ornata* Den., 1963, в. силур (н. лудлоу) Юкона, С.-З. Канада. Мелкие формы. Дорзальный щит длиной 2,15 см, короткий и широкий, слабо выпуклый; задний край прямой, включает одну коньковую чешую. Загнутые на бока пластинки узкие, видимо, без гомологов бранхиальных. Нет постбранхиальных выступов. Дентиновые валики узкие, 7,5—8 на 1 мм, параллельные боковым сторонам, сходятся по средней линии впереди пинеального пятна, в окологлазничной области образуют завитки, на переднем конце ростра — поперечные. Один вид и экземпляр.



0 2см

Рис. 23. *Putoranaspis prima* Obruchev, реконструкция дорзального щита, $\times 1,3$; н. девон, р. Курейка (ориг.)

?*Putoranaspis* Obruchev, nov. gen. Тип рода — *P. prima* Obr., nov. sp.; н. девон (низы курейской свиты, н. зиген) С.-З. Сибирской плат-

формы. Панцирь 7—12 см длины, 5—8,5 см ширины. Дорзальная и вентральная поверхности слабо выпуклы. Орбиты заключены в край дорзального щита. Боковые края панциря образованы гомологами бранхиальных пластинок, перегнутыми на вентральную сторону. Жаберные отверстия маленькие, на дорзальной стороне. Дентиновые полоски широкие, 0,5—0,6 мм, плоские или гребнистые или с рядом бугорков, расположены в общем радиально. В задней части дорзального щита чередуются с овальными кожными зубами. Каналы боковой линии в виде борозд на поверхности (рис. 23; табл. III, фиг. 1—2). Два вида. Курейская свита С.-З. Сибирской платформы.

? *Aphataspis* Obruchev, nov. gen. Тип рода — *A. kiaeri* Obr. nov. sp.; н. девон (низы курейской свиты, н. зиген) С.-З. Сибирской платф. Длина панциря 7 см, ширина 6 см. Орбиты включены в дорзальный щит. Боковые края панциря сзади с тремя зубцами, задний край вытянут в отросток. Дентиновые валики узкие, 4—5 на 1 мм, расположены продольно и параллельно боковым краям, с отдельными круглыми или овальными кожными зубами между ними (рис. 24; табл. III, фиг. 4, 5). Один вид.

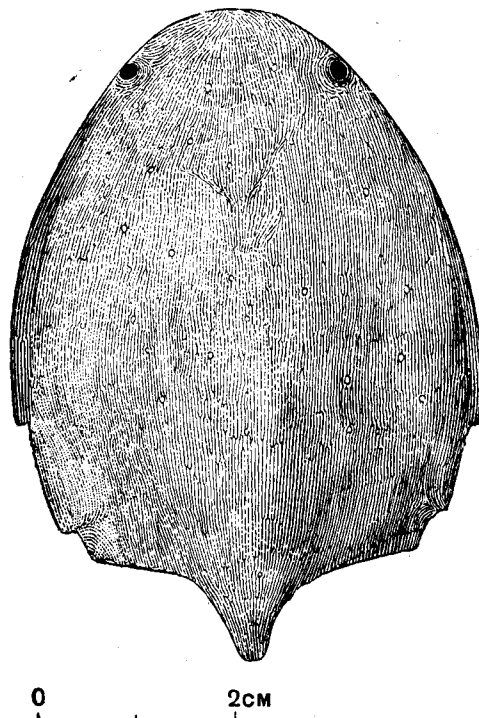


Рис. 24. *Aphataspis kiaeri* Obruchev, реконструкция дорзального щита, $\times 1,3$; н. девон, р. Курейка (ориг.)

ОТРЯД TRAQUAIRASPIDIDA

Дорзальный щит разделен на рostrальную, пинеальную и дорзальную непарные пластинки. Пара орбитальных замыкают орбиты, пара бранхиальных (гомологичных, видимо, бранхиальным и корнуальным птераспид) включают жаберные отверстия. По бранхиальным пластинкам идет пара продольных каналов боковой линии, в остальном каналы такие же, как у циатаспид. Панцирь покрыт крупными удлиненными зигзагообразными и крупнозубчатыми кожными зубами или гребешками, включающими многочисленные пульпы с пучками дентиновых канальцев. В. силур (н. лудлоу) — н. девон (низы диттона). Два семейства: Traquairaspidae, Weigeltaspidae.

СЕМЕЙСТВО TRAQUAIRASPIDAE KIAER, 1932

На дорзальной пластинке пять рядов крупных гребешков, образующих продольные ребра, среднее из которых заканчивается невысоким гребнем. Между гребешками могут находиться параллельные им тонкие ребрышки. Те и другие имеют концентрическое расположение в крупных пластинках, но на последних сохра-

няются еще продольные ряды цикломорных тессер, в которых элементы орнамента располагаются вокруг своих центров, часто несущих особенно крупный гребешок. Центральная часть вентрального щита без орнамента, гладкая; средний слой из крупных призматических вакуолей (как у циатаспид). В остальных пластинках, кроме центральной части дорзальной, и на периферии вентрального щита средний слой представляет толстую губчатую ткань. В. силур — н. девон (лудлоу — н. диттон).

Traquairaspis Kiaer, 1932 (*Orthaspis*, *Lophaspis* Brotzen, 1934; *Phialaspis* Wills, 1935; *Lophapiscis* Whitley, 1951). Тип рода — *Cyathaspis campbelli* Traquair, 1913; н. девон (н. даунтон?) Англии. Длина вентрального щита 5—10 см (ширина к длине 0,58—0,70), он выпуклый, особенно впереди, дорзальная пластинка выпукла позади. Гладкая середина занимает 0,3—0,6 ширины вентрального щита (рис. 25, 26; табл. I, фиг. 3). Три вида. Н. девон (тильжеская свита, в. даунтон) Литвы, (н. жединские валуны) С. Германии, (даунтон — н. диттон) Англии, (низы свиты ред-бей, н. диттон) Шпицбергена.

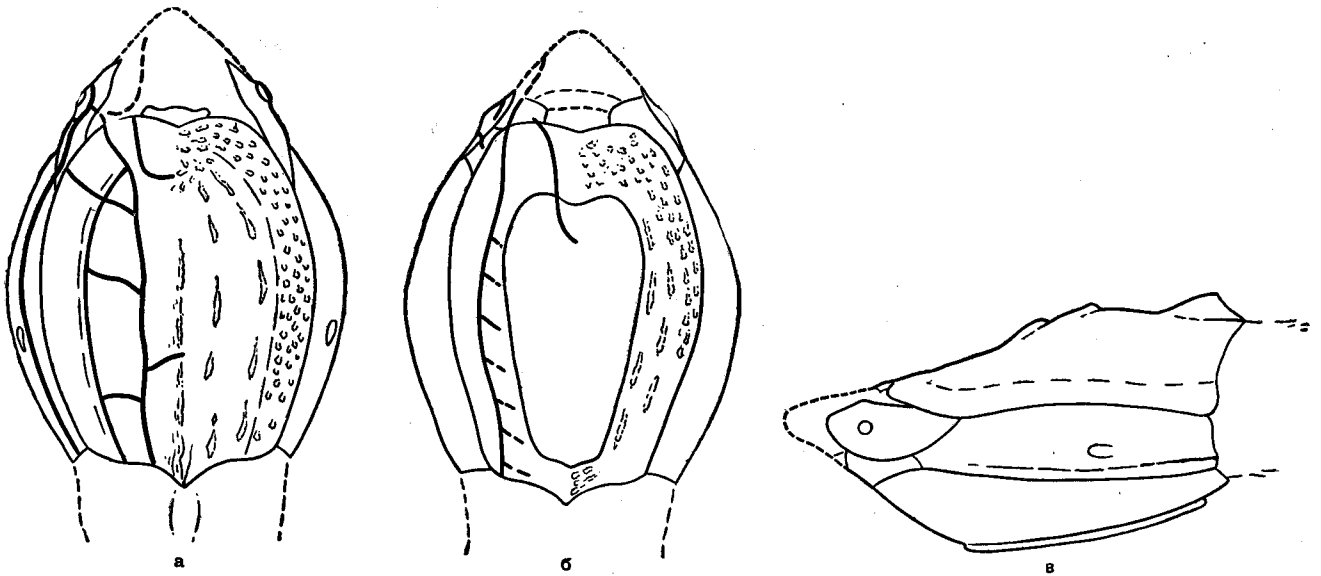


Рис. 25. *Traquairaspis pococki* White, реконструкция панциря, $\times 2,25$

а — сверху; б — снизу; в — сбоку; толстыми черными линиями показаны каналы боковой линии; н. девон, Англия (White, 1946)

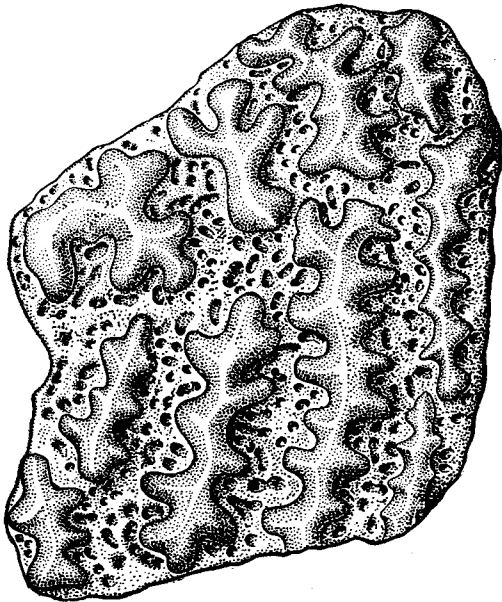


Рис. 26. *Traquairaspis plana* (Brotzen), кожные зубы, $\times 21$; н. девон, С. Германия (валун) (Örvg, 1961).

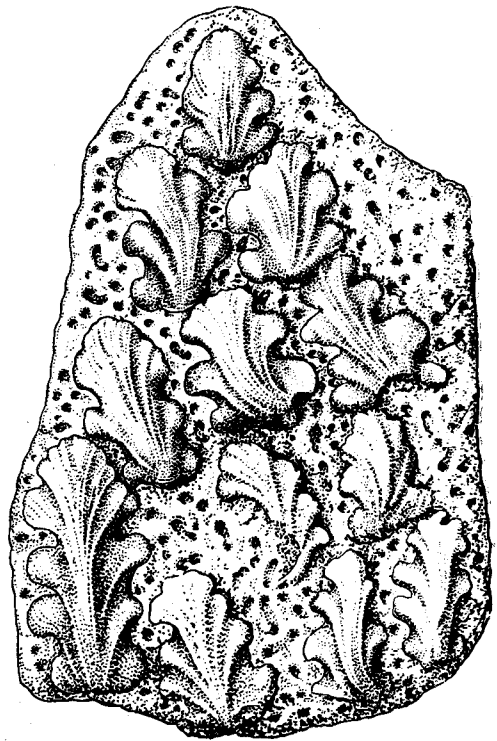


Рис. 27. *Weigeltaspis alta* Brotzen, кожные зубы, $\times 15$; н. девон, Подолия (Örvg, 1961)

Yukonaspis Öbrüchew, nov. gen. Тип рода — ? *Traquairaspis angusta* Denison, 1963; в. силур (н. лудлоу) Юкона, С.-З. Канада. Вентральный щит очень узкий (ширина к длине = 0,42—0,44), длина его 8—8,5 см. Гладкая середина занимает почти 0,9 ширины вентрального щита. Один вид.

**СЕМЕЙСТВО WEIGELTASPIDIDAE
BROTZEN, 1933**

Дорзальная пластинка узкая, с высоким продольным гребнем в задней части, посторбитальная четырехугольная, бранхиальная выпуклая. Поля тессер между пластинками и в ростральной области. Крупные удлиненные не густо сидящие кожные зубы с пульпарными каналами и пучками дентинных канальцев. Аспидин с призматическими вакуолями. Н. девон.

Weigeltaspis Brotzen, 1933. Тип рода — *W. alta* Br., 1933, н. девон (1-й гор. олд-реда) Подолии. Длина дорзальной пластинки около

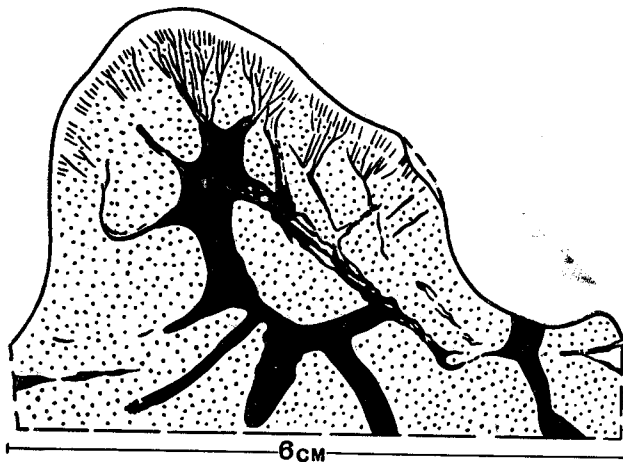


Рис. 28. *Weigeltaspis alta* Brotzen, разрез кожного зуба, $\times 72,5$; н. девон, Подолия (Brotzen, 1933)

6 см при ширине 2,5 см. Кожные зубы в общем параллельны ее краям (рис. 27, 28). Род не изучен, один вид или более. Н. девон (жедин) Подолии, Литвы, Англии.

ОТРЯД CARDIPELTIDA

Крупные уплощенные формы. Дорзальная пластинка расширяющаяся назад, с мелкой вырезкой на переднем крае и более глубокой, прерванной медиальным выступом, на заднем. По середине боковых краев по вырезке наружного жаберного отверстия, ведущей изнутри наружу и назад. Дентиновые валики около 1 мм шириной и до 15—20 мм длиной расходятся радиально из центра вблизи заднего края, но местами образуют запутанные завитки. Чувствительные каналы, как у птераспид — оба продольных дорзальных несколько сближаются в задней трети пластинки, латеральные образуют угол, огибая жаберную вырезку, имеется четыре комиссуры. Средний слой аспидина — губчатый, без призматических вакуолей. Н. девон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО CARDIPELTIDAE BRYANT, 1933

Н. девон.

Cardipeltis Branson et Mehl, 1931. Тип рода — *C. wallacii* Br. et M., 1931; н. девон (зиген) штата Юта, США. Дорзальные пластинки 13—17 см длиной. Известны также мелкие боковые коленчатые пластинки и чешуи (рис. 29). Три вида. Н. девон (зиген) штатов Юта и Уайоминг, США.

? *Kallostrakon* Lankester, 1870. Тип рода — *K. podura* Lank. 1870; н. девон Англии. Фраг-

менты с радиальным расположением широких дентиновых полосок и губчатым строением аспидина (рис. 10). Один вид.

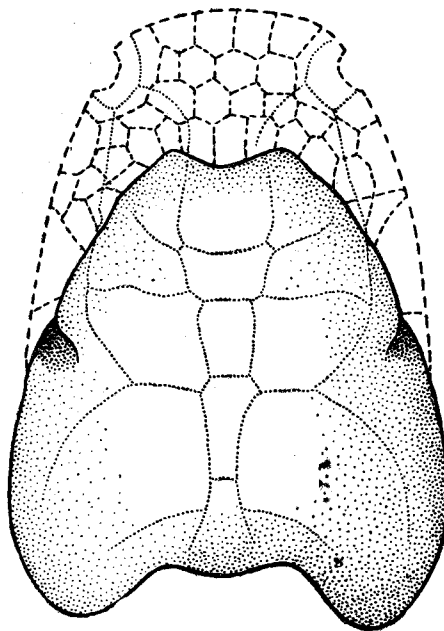


Рис. 29. *Cardipeltis wallacii* Branson et Mehl, дорзальный щит и реконструкция передней части, $\times 0,4$; н. девон, США (Tarlo, 1962)

ОТРЯД PTERASPIDIDA

Панцирь из 10 пластинок: непарных — дорзальной, вентральной, ростральной, пинеальной, парных — орбитальных, бранхиальных, корнуальных (последних нет у *Gigantaspis*). Кроме того, впереди вентральной — одна или две пары латеральных пластинок и поперечный ряд ротовых. Дорзальная на заднем конце несет спинной шип (рис. 1, 30). В среднем слое аспидина пластинок над слоем призматических вакуолей расположен губчатый слой мелких полостей. Дентиновые ребрышки узкие, зазубренные (у *Gigantaspis* — гладкие), расположены обычно концентрически вокруг центра окостенения пластинки, на некоторых (branchiale, спинной шип, чешуи) — продольно. Пара дорзальных продольных чувствительных каналов и

поперечные комиссуры расходятся из центра окостенения. Боковые продольные каналы параллельны сторонам дорзальной пластинки. Полость рostrа отделена от ротовой восходящей пластинкой. Чешуи округлые, мелкие и многочисленные. Н. девон. Два семейства: Pteraspidae и Doryaspidae.

СЕМЕЙСТВО PTERASPIDIDAE CLAYPOLE, 1885

Рот нижний, снизу ограничен оральными пластинками. Ростральная пластинка образует более или менее вытянутый рostr. Н. девон. *Protopteraspis* Leriche, 1924 (*Simopteraspis* White, 1950). Тип рода — *Pteraspis gosseleti* Ler., 1906; н. девон (верхи н. жедина) С. Фран-

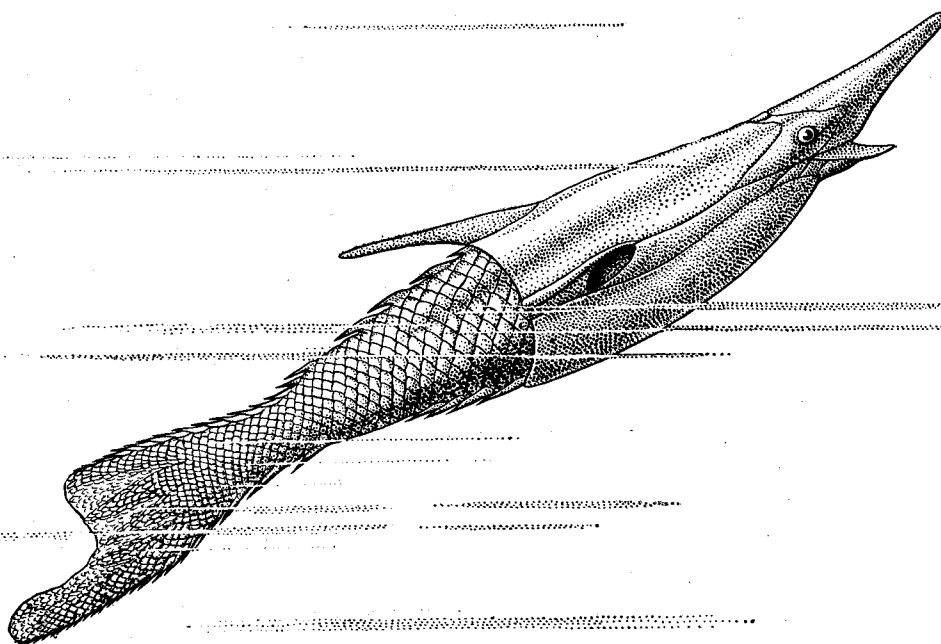


Рис. 30. *Pteraspis rostrata toombsi* White, реконструкция сбоку, $\times 0,75$; н. девон (дйтон), Англия (White, 1935)

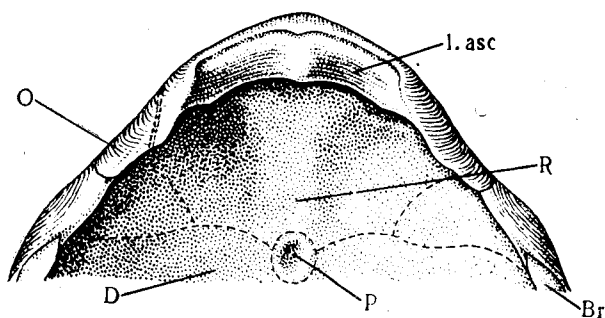


Рис. 31. *Protopteraspis primaeva* (Kjaer), рostrо-пинеальная область снизу, $\times 4$; н. девон (свита ред-бей), Шпицберген (Stensiö, 1958). Обозначения см. рис. 1, 2

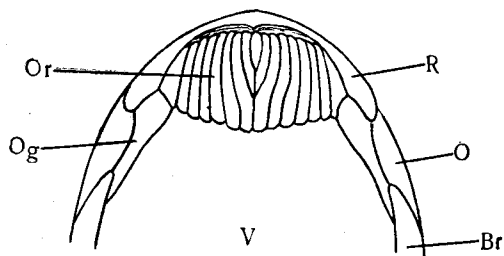


Рис. 32. *Protopteraspis vogti* (Kjaer), передняя часть брюшной стороны, $\times 2$; н. девон (свита ред-бей), Шпицберген (Kjaer, 1928). Обозначения см. рис. 1 и 2

ции. Мелкие птераспиды, дорзальный панцирь до 5 см длины. Рыло короткое, закругленное (ширина rostrale в 1,5 раза больше длины).

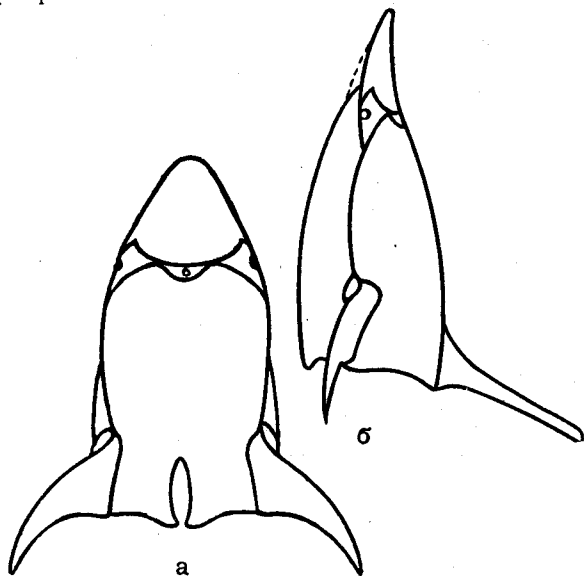


Рис. 33. *Podolaspis lerichei* (Zych), панцирь, $\times 0,6$
а — сверху; б — сбоку; н. девон, Подолия (Brotzen, 1933)

Пинеальная пластинка маленькая, треугольная, далеко отделена от орбитальных, лишенная медиальных отростков. Преоральное поле не

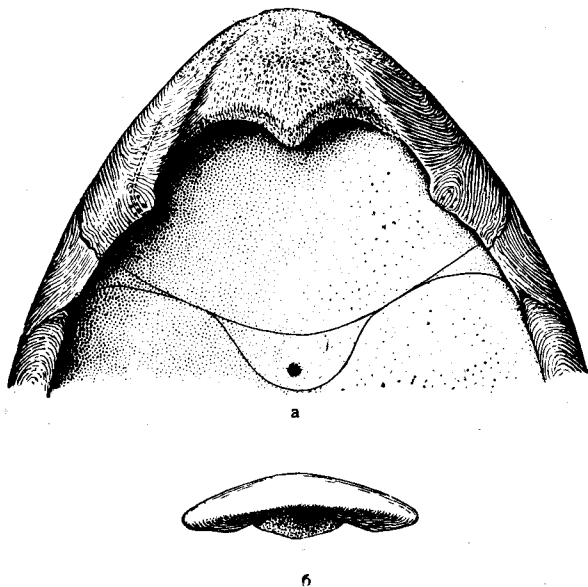


Рис. 34. *Podolaspis lerichei* (Zych), росто-пинеальная область, $\times 3$
а — снизу; б — спереди; н. девон, Подолия (Stensiö, 1958)

развито, восходящая пластинка узкая. Ротовые пластинки соприкасаются с вентральной. Корнуальные небольшие, треугольные (рис. 31,

32). Четыре вида. Н. девон (верхи н. жедина) Англии, С. Франции, Бельгии, Шпицбергена, В. Канады (?).

Podolaspis Zych, 1931 (*Plesiopteraspis* Stensiö, 1958). Тип рода — *Pteraspis lerichei* (mut. *rostrata*) Zych, 1927; н. девон (в. жедин) Подолии. Птераспиды средней величины, дорзальный панцирь до 10 см длины. Рыло короткое, закругленное (ширина rostrale немного больше длины). Пинеальная пластинка широкая, полу-круглая, почти соприкасается с вытянутыми медиальными углами орбитальных. Преоральное поле развито, но нерезко отделено от восходящей пластинки. Корнуальные пластинки большие, серповидные (рис. 33, 34; табл. VI, фиг. 8). Несколько видов. Н. девон (жедин) Подолии.

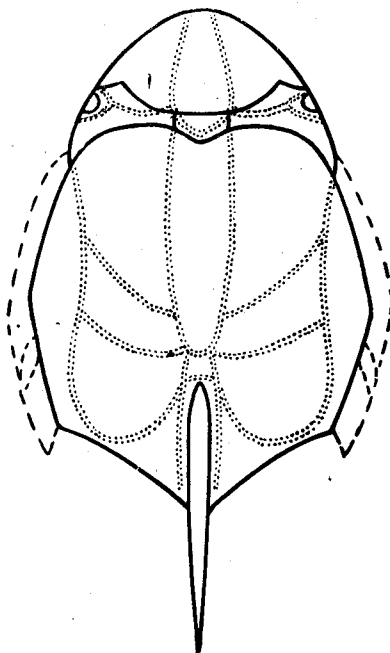


Рис. 35. *Zascinaspis heintzi* (Brotzen), дорзальный панцирь, $\times 0,8$; н. девон, Подолия (Brotzen, 1936)

Zascinaspis Stensiö, 1958 (*Brotzenaspis* Stensiö, 1958). Тип рода — *Brachipteraspis heintzi* Brotzen, 1936; н. девон (в. жедин) Подолии. Средней величины птераспиды, дорзальный панцирь до 9 см длины. Рыло короткое, закругленное (ширина rostrale вдвое больше длины). Пинеальная пластинка широкая, пятиугольная, соприкасается с медиальными отростками орбитальных. Преоральное поле не развито, восходящая пластинка широкая и высокая. Ротовые пластинки отделены от вентральной поясом посторальных. Корнуальные пластинки узкие (рис. 35, 36; табл. VI, фиг. 4). Три вида. Н. девон (жедин) Подолии и США (Огайо).

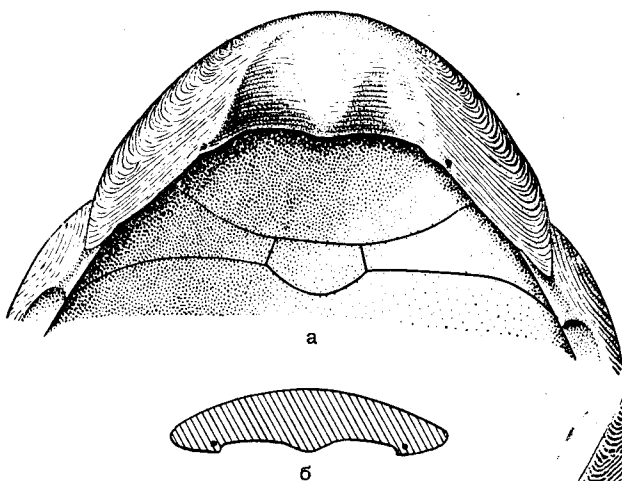


Рис. 36. *Zascinaspis* sp., росто-пинеальная область, $\times 2$
 а — снизу; б — разрез; н. девон (устечский гор.), Подолия (Stensiö, 1958)



Рис. 37. *Loricopteraspis althi* (Stensiö), ростральная область (снизу, $\times 5,5$; н. девон, Подолия (Stensiö, 1958)

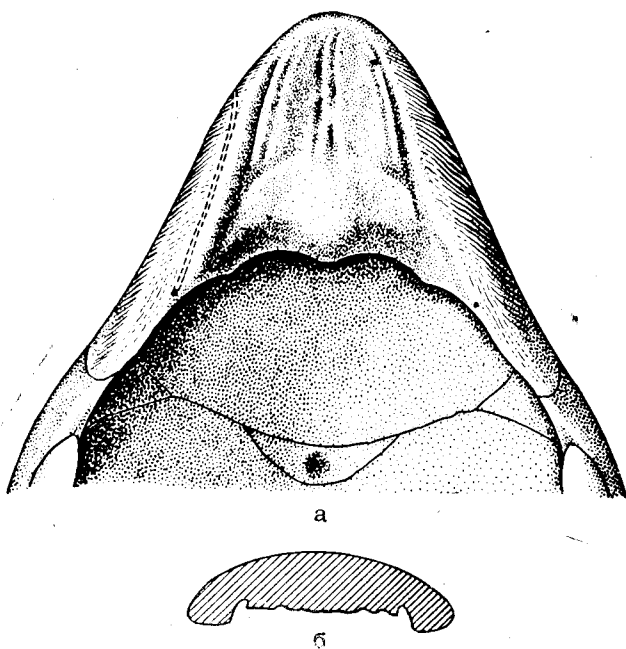


Рис. 38. *Pteraspis gracilis* (Stensiö), росто-пинеальная область, $\times 2$
 а — снизу; б — разрез; н. девон (в. жедин), Подолия (Stensiö, 1958)

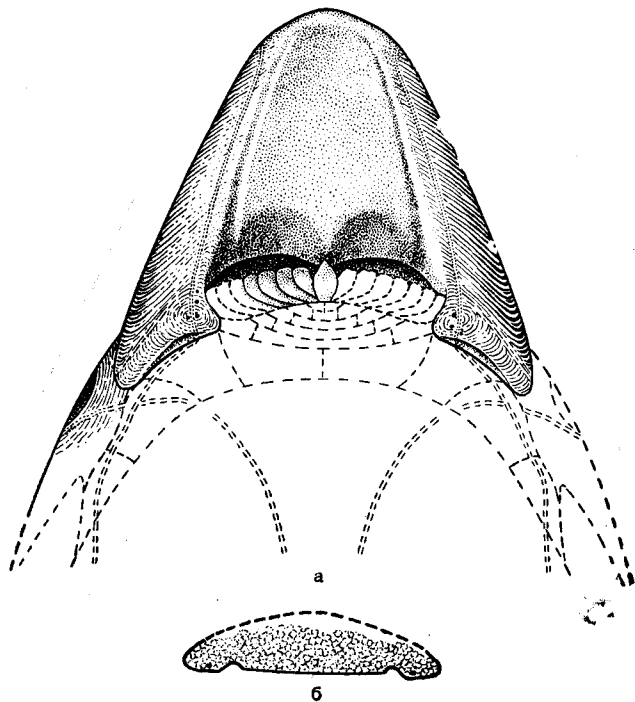


Рис. 39. *Mylopteraspis robusta* Stensiö, росто-оральная область, $\times 2,5$
 а — снизу; б — разрез; н. девон, Подолия (Stensiö, 1958)

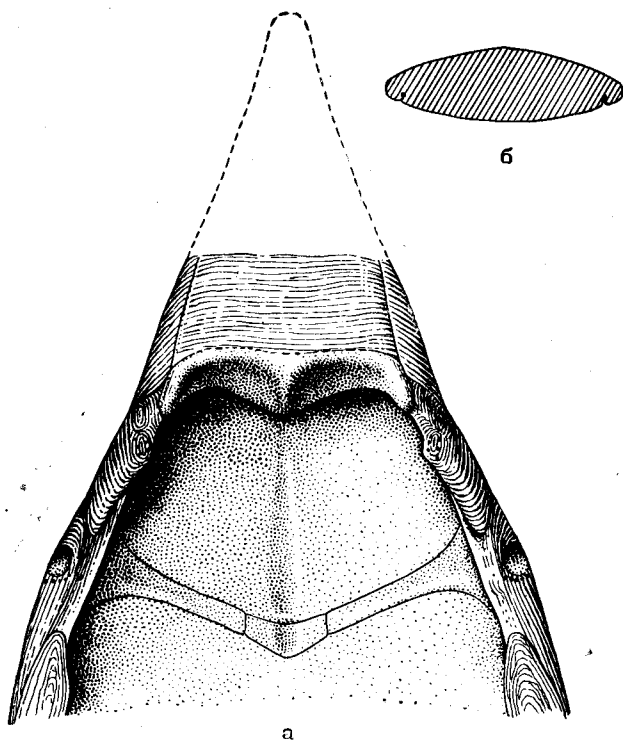


Рис. 40. *Althaspis samsonowiczi* Tarlo, ростро-пинеальная область, $\times 1,6$
а—снизу; б—разрез; н. девон (н. зиген), Подолия (Stensiö, 1958)

дин) Подолии. По величине и форме рыла близки к *Podolaspis*, но преоральное поле более длинное и покрыто чешуеобразными участками перемежающихся продольных и поперечных дентиновых гребешков (рис. 37). Два вида. Н. девон (жедин) Подолии.

Pteraspis Kner, 1847 (*Scaphaspis* Lankester, 1864; *Brachipteraspis* Brotzen, 1936; *Parapteraspis* Stensiö, 1958). Тип рода — *Cephalaspis rostrata* Agassiz, 1835; н. девон (в. жедин) Англии. Птераспиды средней величины, дорзальный панцирь до 10 см длины. Рыло треугольное, более или менее вытянутое впереди от преорального поля, которое хорошо развито и покрыто мелкими бугорками. Восходящая пластинка имеется. Ротовые пластинки тонкие и узкие, примыкают к посторальным. Пинеальная вытянута поперек, обычно соприкасается с медиальными отростками орбитальных. Корнуальные небольшие, не сильно выдаются в стороны (рис. 1, 30, 38). Несколько видов. Н. девон (в. жедин) Подолии, З. Германии, Бельгии, С. Франции, Англии.

Belgicaspis Zych, 1931. Тип рода — *Pteraspis crouchi* Lankester, 1864; н. девон (в. жедин) Англии, Подолии, З. Германии, Бельгии. Как *Pteraspis*, но роstralные пластинки узкие, с центром окостенения не на конце, а в передней части (табл. II, фиг. 3). Один вид.

Mylopteraspis Stensiö, 1958. Тип рода — *M. robusta* St., 1958; н. девон (в. жедин) Подолии.

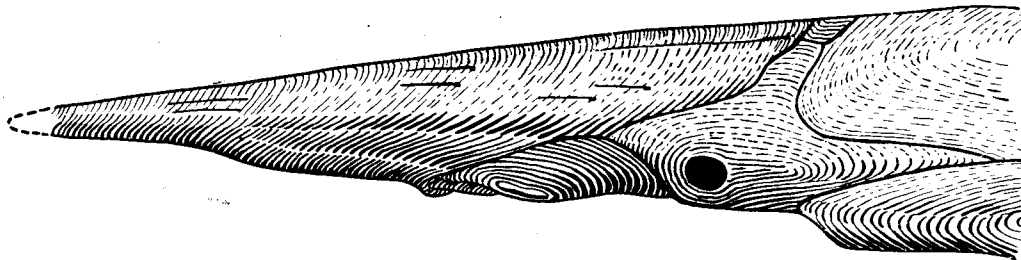


Рис. 41. *Althaspis samsonowiczi* Tarlo, ростро-пинеальная область сбоку, $\times 1,5$; н. девон, Подолия (Stensiö, 1958)

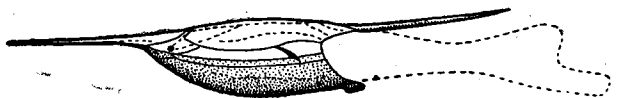


Рис. 42. *Rhinopteraspis cornubica* (McCoey), реконструкция, $\times 0,22$; н. девон (зиген—эмс), Рейнская обл. (Gross, 1937)

Loricopteraspis Tarlo, 1962. Тип рода — *Pteraspis althi* Stensiö, 1958; н. девон (н. же-

Размеры и форма рыла как у *Pteraspis*. Пинеальная пластинка крупная, вытянута поперек, соприкасаясь с орбитальными. Преоральное поле хорошо развито, восходящая пластинка есть. Задние углы вентральной поверхности роstra образуют медиальные выступы. Ротовые пластинки изогнутые, с утолщенным передним концом (рис. 39). Два вида. Н. девон (в. жедин) Подолии.

Althaspis Zych, 1931 (*Lericheaspis* Zych, 1931; *Pseudopteraspis* Stensiö, 1958; *Cymripte-*

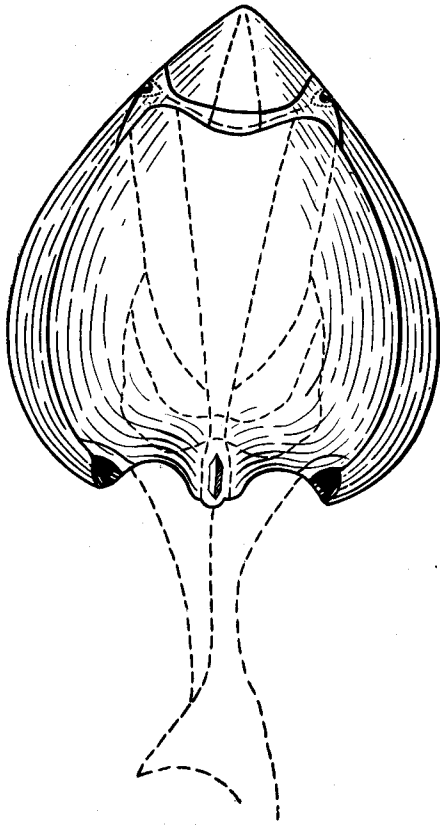


Рис. 43. *Glossoidaspis arnelli* (Brotzen), реконструкция, $\times 0,6$; н. девон, Подолия (Brotzen, 1936)

raspis White, 1960). Тип рода — *A. samsonowiczii* Tarlo, 1962 (= *Pteraspis lerichei* mut. *elongata* Zych, 1927); н. девон (н. зиген) Подолии. Крупные птераспиды, дорзальный панцирь до 30 см в длину. Рыло и весь панцирь удлиненные. Широкая пинеальная пластинка соединена с длинными медиальными отростками орбитальных. Ротовые треугольные в поперечном разрезе, примыкают к посторальным. Преорального поля нет, нижняя поверхность рostrа покрыта поперечными дентиновыми гребешками. Восходящая пластинка есть. Корнуальные пластинки удлиненные, не выдаются в стороны (рис. 2, 40, 41). 3—4 вида. Н. девон (н. зиген) Подолии, Бельгии, С. Франции, Англии и США (? *Protaspis priscillae* Denison, 1953).

Rhinopteraspis Jaekel, 1919 (*Palaeoteuthis*, *Archaeoteuthis* Roemer, 1855). Тип рода — *Steganodictyum cornubicum* McCoy, 1851 (= *Palaeoteuthis dunensis* Roemer, 1855); н. девон (брекон) Англии. Очень крупные птераспиды, с сильно вытянутым рылом. Длина дорзального панциря до 40 см, такой же длины ростр и дорзальный шип. Дентиновые гребешки грубее (3—6 на 1 мм), чем у других родов, на дорзальной

стороне ростра продольные, кроме основания. Преоральное поле треугольное, покрытое продольными дентиновыми гребешками. Восходящая пластинка хорошо развита. Оральные массивные. Корнуальные неизвестны. Пинеальная сильно изогнутая, соприкасается с недлинными медиальными отростками орбитальных (рис. 42, табл. II, фиг. 4, 5). Один (?) вид. Н. девон (ср. зиген — ср. эмс) Таймыра (?), Польши, З. Германии, Бельгии, Англии.

Penygaspis Stensiö, 1958. Тип рода — *Pteraspis dixonii* White, 1938; н. девон (ср. зиген) Уэльса. Мелкие короткорылые птераспиды, длина дорзальной пластинки менее 4 см. В отличие от других родов дорзальная и вентральная пластинки состоят из двух зон каждая — центральной с продольными дентиновыми гребешками и периферической с концентрическими гребешками. Один вид.

Glossoidaspis Branson et Mehl, 1931 (*Protaspis* Bryant, 1933). Тип рода — *G. gigantea* Br. et M., 1931; н. девон (н. зиген) шт. Юта, США. Средних размеров короткорылые птераспиды, близкие к *Zascinaspis*, но отличающиеся от других родов удлиненной формой брахиальной пластинки, смещенным назад жаберным отверстием и уменьшенной корнуальной пластинкой (рис. 43). Несколько видов. Н. девон (н. зиген) Подолии, Англии и США.

Gigantaspis N. Heintz, 1962. Тип рода — *G. isachseni* N. Heintz, 1962; н. девон (св. вудбей) Шпицбергена. Как *Glossoidaspis*, но корнуальных пластинок нет, дентиновые гребешки узкие, незазубренные и нерасчлененные. Крупные формы, дорзальный панцирь до 25 см длины. Два вида. Н. девон (в. зиген — эмс) Шпицбергена.

Cyrta-spis White et Moy-Thomas, 1940 (*Eucyrta-spis ovata* Bryant, 1932, nom. gen. praecoss.; н. девон (н. зиген) шт. Уайоминг, США. Как *Glossoidaspis*, но брахиальные пластинки расширяются к заднему концу, а вместо дентиновых гребешков имеются концентрические ряды отдельных кожных зубов. Два вида. Н. девон (н. зиген) США.

Grumantaspis Obruchev, nov. gen. Тип рода — *Pteraspis? lyktensis* N. Heintz, 1960; н. девон (в. зиген — эмс) Шпицбергена. Очень мелкие, уклоняющиеся птераспиды. Длина дорзальной пластинки до 2 см. Спинного шипа нет. Дентиновые гребешки незазубренные, сравнительно грубые (4—5,5 на 1 мм), расположены концентрически вокруг центра роста в задней части пластинки. Каналы системы боковой линии на дорзальной пластинке, как у *Protopteraspis*, но дорзальный канал соединяется с пинеальным. Два вида. Н. девон (в. зиген — эмс) Шпицбергена.

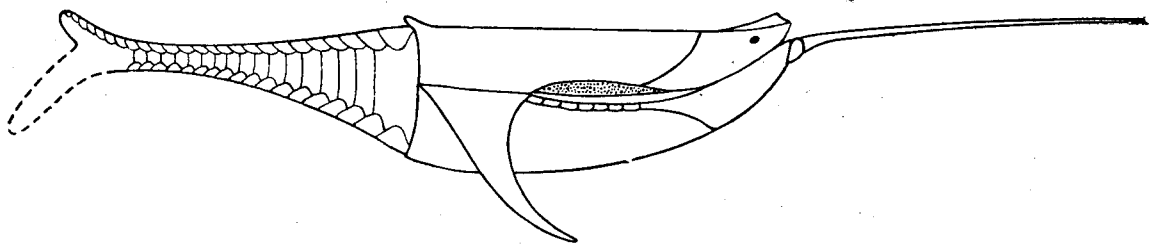


Рис. 44. *Doryaspis nathorsti* (Lankester), реконструкция; н. девон (свита вуд-бей), Шпицберген (рис. N. Heintz)

СЕМЕЙСТВО DORYASPIDIDAE N. HEINTZ, 1963

Оральные пластинки отсутствуют, рот верхний, снизу образован сильно вытянутыми пластинками вентрального панциря. Ростральная пластинка с прямым передним краем. Н. девон.

Doryaspis White, 1935 (*Dyreaspis* Heintz, 1934, nom. nud.). Тип рода — *Scaphaspis na-*

thorsti Lankester, 1884; н. девон (в. зиген — эмс) Шпицбергена. Средней величины птераспиды, дорзальная пластинка до 8 см, подротовые 6 см в длину. Корнуальные сильно выдаются под прямым углом в стороны. Концентрические дентиновые гребешки подразделены радиальными линиями на мелкие участки (рис. 44; табл. V, фиг. 1). Один вид.

ОТРЯД PSAMMOSTEIDA

Панцирь из тех же пластинок, что у *Pteraspida*, но в него вошла еще одна пара — посторбитальных. Между большими пластинками, по пути следования чувствительных каналов полосы неслившихся тессер цикломорного строения (рис. 45). Рот конечный или верхний, поперечный. Спинная сторона слабо выпуклая, брюшная — сильно. От заднего края дорзальной и вентральной пластинок вдоль хвоста удлиненные коньковые чешуи, на боках округлые. Хвост слабо гипоцеркный. В процессе эволюции бронхиальные пластинки, первоначально прикрывавшие выводные жаберные протоки и образующие боковые края туловища, увеличиваются латерально, превращаясь в несущие плоскости, а затем укорачиваются и служат только для опоры о дно. Панцирь и чешуя покрыты отдельными кожными зубами с зубчатыми краями, часто радиально ребристыми, или гребешками из слившихся кожных зубов, или, наконец, совершенно лишены покрова кожных зубов, функционально замененного пломбировой полостей губчатой ткани дентином (*Aspidosteus*). Губчатый слой аспидина без крупных призматических вакуолей (рис. 11). Лагунные (*Drepanaspis*) или пресноводные придонные формы (рис. 46). Девон. Пять семейств: *Drepanaspidae*, *Psammolepididae*, *Psynosteidae*, *Psammosteidae*, *Aspidosteidae*.

СЕМЕЙСТВО DREPANASPIDIDAE TRAQUAIR, 1899

Рот обращен вверх в виде длинной поперечной щели на переднем крае головы, между ростральной пластинкой сзади и ротовыми

спереди. Орбиты маленькие, обращены в стороны и вверх. Посторбитальные пластинки много короче бронхиальных; последние узкие, образуют бока панциря от уровня пинеальной области до жаберных отверстий, выходящих на спинную сторону. Морские (лагунные) формы. Н. девон.

Drepanaspis Schlüter, 1888. Тип рода — *D. gemundenensis* Schl., 1888; н. девон, зиген (гунсрюк) Рейнской обл. Рыбы 40—60 см длиной. Вентральная пластинка с вырезкой сзади, достигающей $\frac{1}{3}$ длины ее. Дорзальная с вогнутыми передним и задним краями. Бронхиальные длинные, узкие, коленчатые в поперечнике, с постепенно редуцирующимся дорзальным коленом, прикрывающим выводной жаберный проток сверху. Пластинки и чешуи покрыты зазубренными кожными зубами, на заднем крае чешуй сливающимися в гребешки (рис. 45, 56a). Три вида. Н. девон (зиген — н. эмс) Рейнской обл.

СЕМЕЙСТВО PSYNOSTEIDAE TARLO, 1962

Длина бронхиальных пластинок немного превосходит ширину или меньше ее. Широкая свободная часть загибается вниз. Вентральная пластинка с более или менее глубокой задней вырезкой, закрытой одной клиновидной пластинкой или сросшимися тессерами. Тессер нет или есть на краях средних пластинок. Дорзальная пластинка плоская, вентральная очень выпуклая. Кожные зубы от мелких простых до очень крупных, с дихотомирующими длинными лучиками. Лагунные и пресноводные формы. Ср. девон.

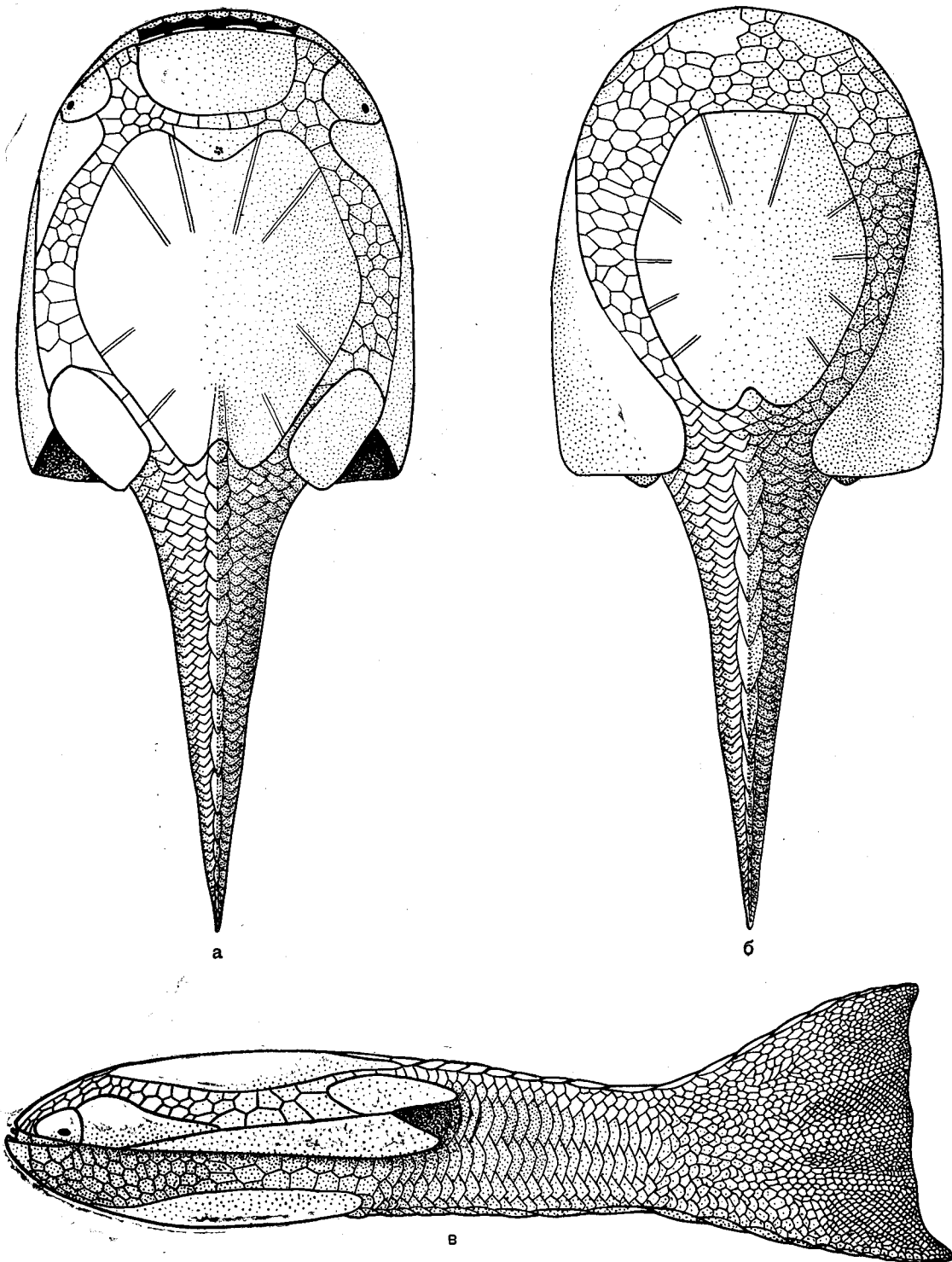


Рис. 45. *Drepanaspis gemundenensis* Schlüter, реконструкция, $\times 0,5$
а — сверху; б — снизу; в — сбоку; н. девон (зиген), Рейнская обл. (Gross, 1963)

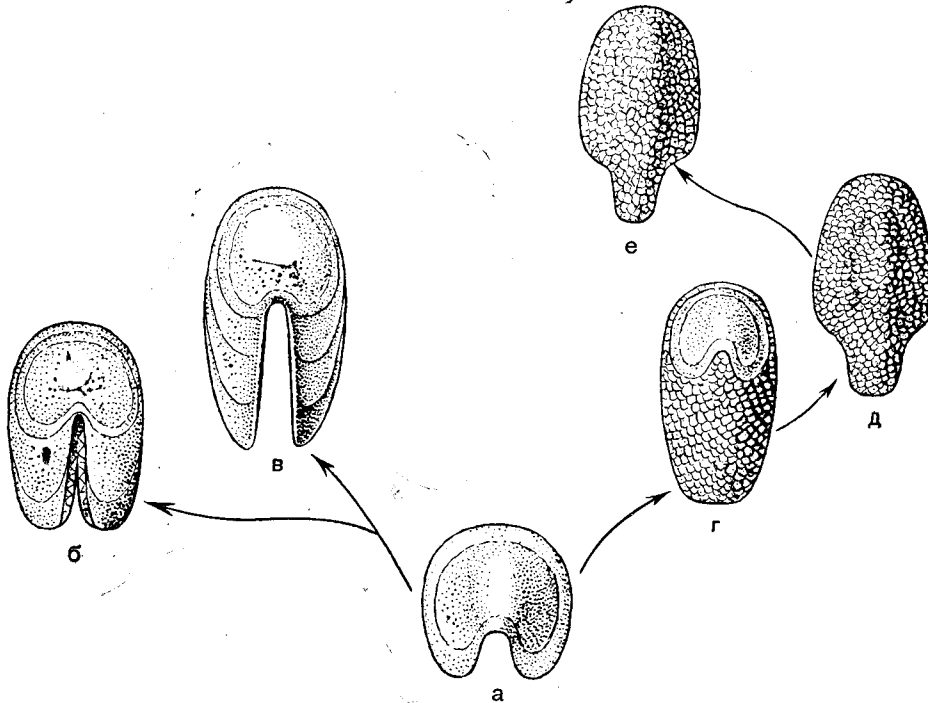


Рис. 46. Изменение формы вентральной пластинки у псаммостеид
 а — *Schizosteus*; б — *Tartuosteus*; в — *Pycnosteus*; г, д — *Psammolepis*; е — *Psammosteus* (Tarlo, 1962)

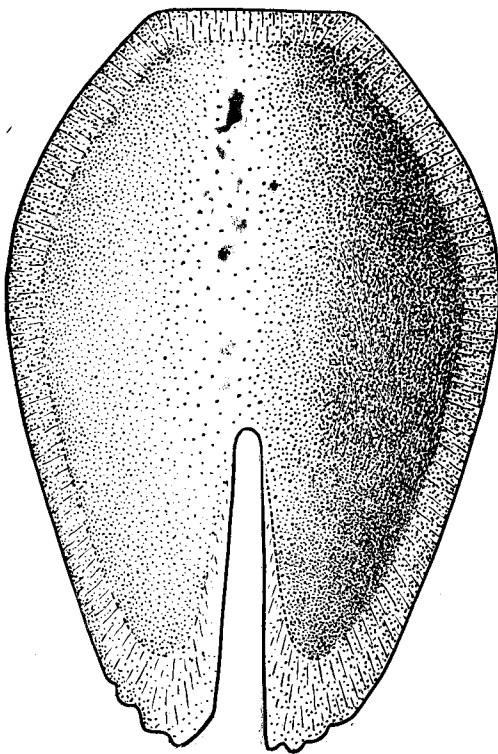


Рис. 47. *Tartuosteus giganteus* (Gross), вентральная пластинка, $\times 0,2$; ср. девон (арукюльские слои), Эстония (Обручев, 1961)

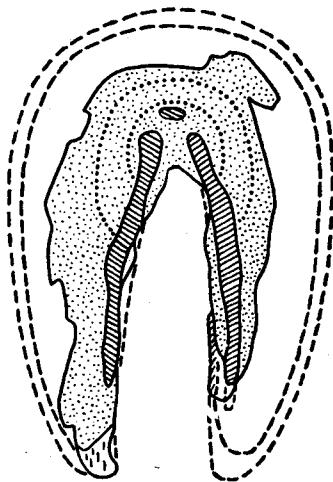
! ? *Psephaspis* Ørvig, 1961. Тип рода — *P. williamsi* Ørv., 1961; н. девон Юта, США. Широкая дорзальная пластинка (длина 20, ширина 23 см), с concentрическим расположением мелких кожных зубов, частью сливающихся в гребешки (45—50 на 1 см). Один вид.

Schizosteus Obruchev, 1940 (*Cheirolepis*, *Microlepis* Eichwald, 1844). Тип рода — *S. asatkini* Obr., 1940; ср. девон (живет, арукюльские слои) Ленинградской обл. Некрупные формы. Ширина брахиальной пластинки меньше или немного больше длины. Дорзальная широкая, с вырезкой спереди, закругленная сзади. Вентральная овальная, задняя вырезка достигает середины ее длины. Тессер, как правило, нет. Кожные зубы с короткими простыми зубчиками, на брахиальных пластинках часто сливаются в гребешки (рис. 46а; табл. VII, фиг. 2, 7). Пять видов. Ср. девон (живет, ярнукские — арукюльские слои) Прибалтики и Ленинградской обл.

Tartuosteus Obruchev, 1961. Тип рода — *Psammolepis gigantea* Gross, 1933; ср. девон (живет, арукюльские слои) Эстонии. Очень крупные формы, брахиальные пластинки до 6 см в ширину, их длина меньше ширины. Дорзальная

плоская, вентральная очень выпуклая, без тессер, задняя вырезка короче половины ее длины. Кожные зубы простые, мелкие (рис. 46б, 47; табл. VII, фиг. 6). Три вида. Ср. девон (живет, тартуский гор.) Прибалтики и Ленинградской обл.

48



49



Рис. 48 — 49. *Pycnosteus palaeformis* Preobrashensky, вентральная пластинка, $\times 0,1$

48 — снизу; 49 — сбоку; ср. девон (арукюльские слои), Эстония (Марк, 1956)

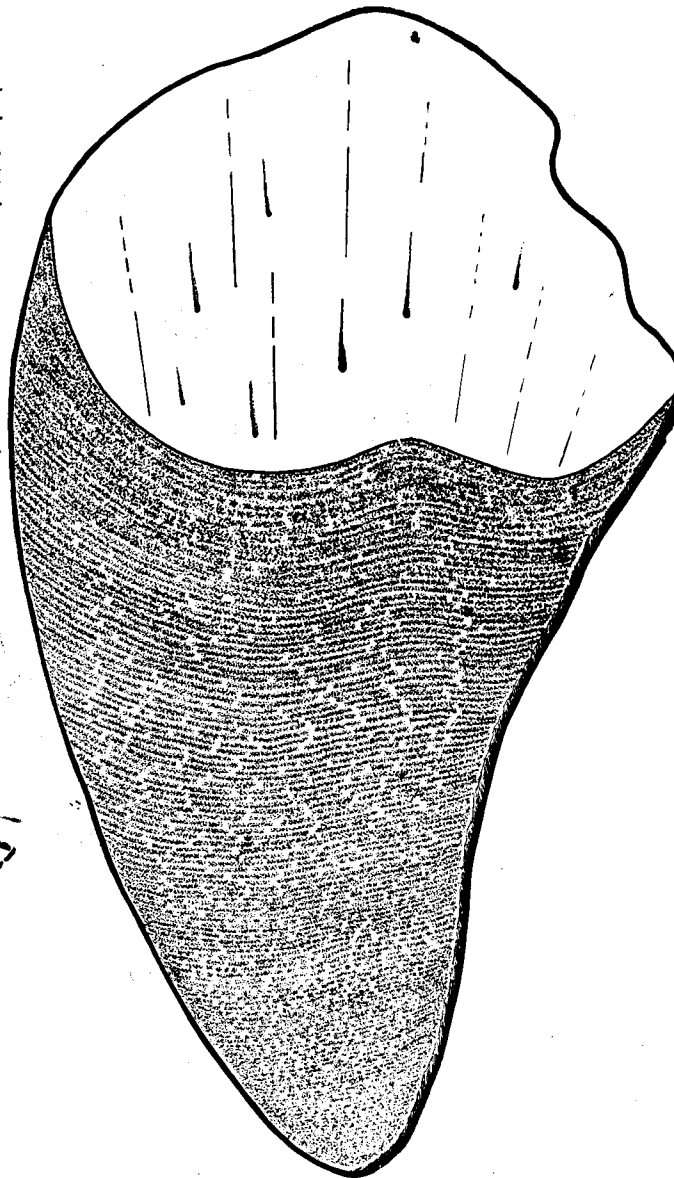


Рис. 50. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon), бронхиальная пластинка, $\times 0,25$; ср. девон \times (буртнекские слои), Эстония (колл. Ин-та геологии АН ЭССР)

Pycnosteus Preobrashensky, 1911. Тип рода — *P. palaeformis* Pr., 1911; ср. девон (живет, арукюльские слои) Эстонии. Крупные формы. Ширина бронхиальных пластинок значительно больше длины, передний край обычно вогнутый. Дорзальная без тессер, плоская, вентральная очень выпуклая, с широкой и длинной задней вырезкой, достигающей $\frac{2}{3}$ ее длины. Кожные зубы крупные, высокие, с простыми (и тогда сидят неплотно) или ветвистыми зубчиками (рис. 46в, 48—51; табл. VII, фиг. 4). Три вида. Ср. девон (живет, тартуский гор.) Прибалтики, Ленинградской и Псковской обл., Шпицбергена.

Ganosteus Rohon, 1901. Тип рода — *G. stellatus* Roh., 1901; ср. девон (живет, буртнекские

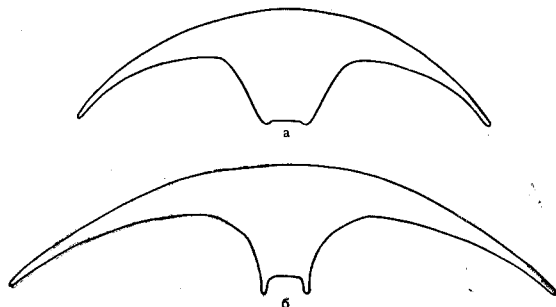


Рис. 51. Реконструкция поперечного разреза, $\times 0,1$
а — *Pycnosteus palaeformis* Preobrashensky; б — *P. tuberculatus* (Rohon); ср. девон (тартуский гор.), Эстония (Марк, 1956)

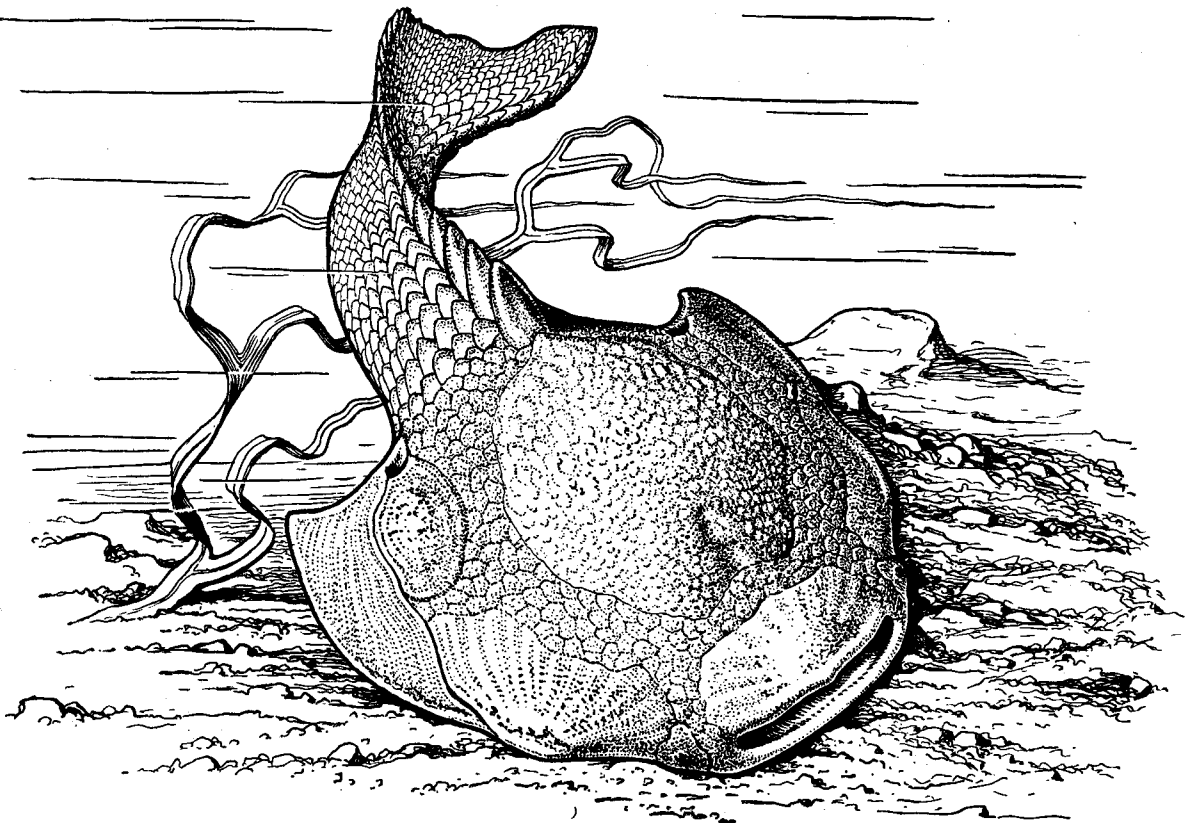


Рис. 52. *Psammolepis venyukovi* Obruchev, рис. А. П. Быстрова, $\times 0,5$

слои) Прибалтики. Ширина бранхиальной пластинки примерно равна длине, дистальный конец оттянут назад. Настоящих тессер нет, но крупные кожные зубы окружены кольцом мелких, указывая на цикломорный рост. Кожные зубы очень крупные и сложные, с дихотомирующими лучами (табл. VI, фиг. 9; табл. VII, фиг. 1). Три вида. Ср. девон (живет, тартуский гор.), редко в. девон (низы франа) Прибалтики, Ленинградской, Псковской обл. и Урала.

СЕМЕЙСТВО PSAMMOLEPIDIDAE
TARLO, 1962

Бранхиальные пластинки одинаковой длины и ширины, с широкой свободной частью, загибающейся вниз. Посторбитальные такой же длины, как бранхиальные. Вентральная в передней части с концентрическими полосами нарастания, в задней покрыта чешуеобразными тессерами эксцентрически-циклморного строения. У более поздних видов вся пластинка покрыта такими тессерами. Дорзальная широ-

кая, немного вогнутая спереди, закругленная сзади, с тессерами, за исключением небольшого поля в передней половине. Пресноводные формы. Ср. девон — низы в. девона.

Psammolepis Agassiz, 1844. Тип рода — *P. paradoxa* Ag., 1844; в. девон, н. фран (гауйский гор.) Латвии. Задняя вырезка вентральной пластинки сохраняется на заднем крае центрального поля. Кожные зубы простые, с короткими зубчиками. Чешуи крупные (рис. 11, 12, 46г, д, 52, 53, 54, 56б; табл. VI, фиг. 1, 2). Около 10 видов. Ср.— в. девон (живет — н. фран) Русской платформы, Тимана, Донбасса, Шотландии.

СЕМЕЙСТВО PSAMMOSTEIDAE
TRAQUAIR, 1896

Бранхиальные пластинки очень вытянуты в ширину, превращены в опорные загнутые вниз костыли, без всякой связи с жаберными протоками. Посторбитальные длинные и узкие, образуют боковые края панциря (рис. 55, 56в).

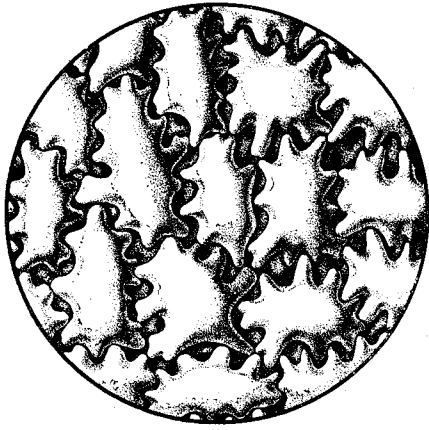
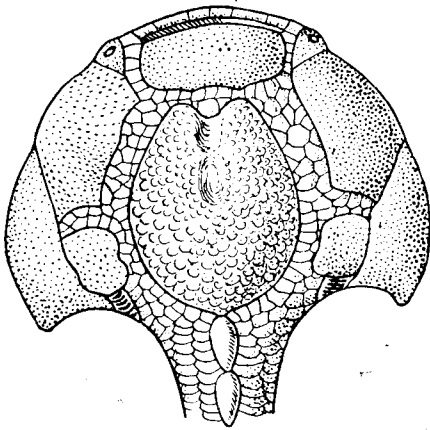
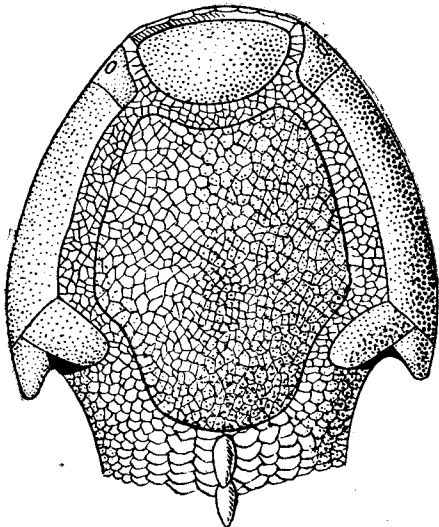


Рис. 53. *Psammolepis* sp., кожные зубы, увел.; ср. девон, Эстония (Быстров, 1955)



54



55

Рис. 54—55. Реконструкция дорзальной стороны

54 — *Psammolepis venyukovi* Obruchev; 55 — *Psammosteus megalopteryx* (Trautschold); в. девон, Прибалтика (Tarlo, 1961)

Дорзальные и вентральные удлиненные, целиком покрыты цикломорными тессерами. Пресноводные и морские формы. Ср.— в. девон. *Yoglinia* Obruchev, 1943. Тип рода — *Y. bergi* Obr., 1943; живет (буртнекские слои) Псковской обл. и Прибалтики. Бранхиальные пластинки очень похожи на таковые *Psammosteus maeandrinus*, но изогнуты, в отличие от всех *Psammosteida*, вверх. Кожные зубы слиты в длинные гребешки (рис. 56). Остальной панцирь не известен. Один вид.

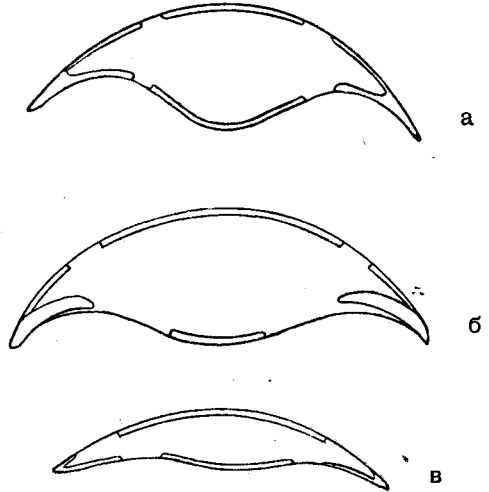


Рис. 56. Поперечные разрезы

а — *Drepanaspis gemundenensis* Schlüter; б — *Psammolepis paradoxa* Agassiz; в — *Psammosteus megalopteryx* (Trautschold) (Tarlo, 1961)

Psammosteus Agassiz, 1844 (*Placosteus* Agassiz, 1840; *Megalopteryx* Trautschold, 1889; *Dyptychosteus* Preobrashensky, 1911). Тип рода — *P. maeandrinus* Ag., 1844; н. фран (аматские и снеогогорские слои) Ленинградской обл. Бранхиальные пластинки в разной степени вытянуты в ширину, служили для опоры на субстрат, их кончики и наружный (выпуклый) край сильно стирались при жизни, и обнажающаяся губчатая ткань пломбировалась вторичным дентином. Тессеры средних пластинок иногда легко отделяются. Кожные зубы большей частью с длинными ветвящимися зубчиками (рис. 46e, 55, 56e, 58; табл. V, фиг. 3; табл. VI, фиг. 3, 5, 7; табл. VII, фиг. 5). Не менее 10 видов. В. девон (фран) Русской платформы, Тимана, Северной Земли, Шотландии, Земли Элсмира.

Karelosteus Obruchev, 1933. Тип рода — *K. weberi* Obr., 1933; в. девон (фран) р. Свири. Бранхиальные пластинки не сильно вытянуты в ширину. Кожные зубы очень крупные, с простыми зубчиками (табл. VI, фиг. 6). Один вид.

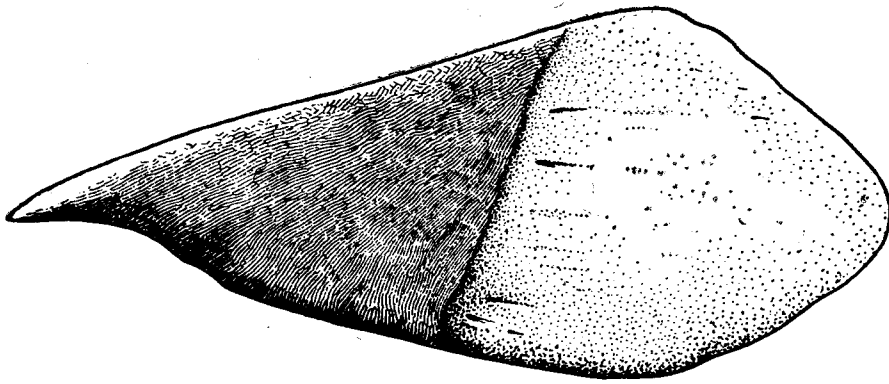
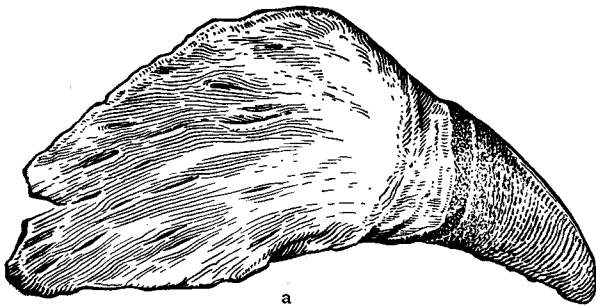
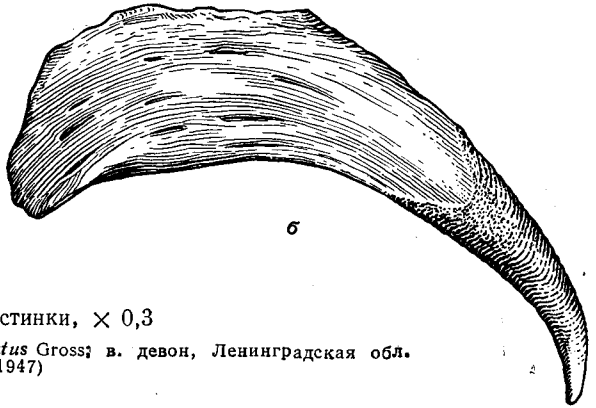


Рис. 57. *Yogliinia bergi* Obruchev, брахиальная пластинка, $\times 0,5$; ср. девон (буртнекские слои), Эстония (колл. Ин-та геологии АН ЭССР)



а



б

Рис. 58. Брахиальные пластинки, $\times 0,3$

а — *Psammosteus megalopteryx* (Trautschold); б — *P. falcatus* Gross; в. девон, Ленинградская обл. и Латвия (Обручев, 1947)

СЕМЕЙСТВО ASPIDOSTEIDAE BERG, 1955

Крупные плоские дорзальные пластинки, широкие впереди, сужающиеся назад, с неглубокими выемками на переднем и боковых краях. Брахиальные пластинки длинные, тонкие, сильно загнутые вниз. Кожных зубов нет, верхний слой полостей губчатой ткани заплombирован вторичным дентином. Пресноводные формы. В. девон.

Aspidosteus Obruchev, 1941 (*Obruchevia* Whitley, 1940). Тип рода — *A. heckeri* Obr., 1941; в. девон (в. фран, надснежские слои) Новгородской обл. и Латвии. Дорзальные пластинки 40—60 см длиной, брахиальные 19—26 см в длину и 7—16 в ширину. Поверхность панциря покрыта неглубокими ямками, на периферии часто сменяющимися радиальными желобками (табл. VII, фиг. 3). Один вид.

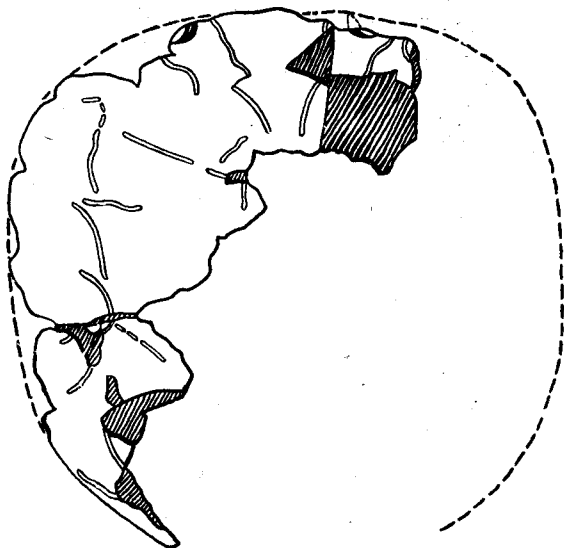
ОТРЯД AMPHIASPIDIDA

Дорзо-вентрально уплощенные голова и передняя часть тела покрыты сплошным панцирем, в котором нельзя различить отдельных элементов. Нет ростра. Глаза у переднего края дорзальной стороны. Рот — на вентральной, у переднего края. Ротовые пластинки и жаберные отверстия не найдены. Вентральная сторона плоская, дорзальная слабо выпуклая, угол между ними острый. В аспидине крупные призматические вакуоли до 1 мм в диаметре и губчатая ткань над ними. Н. девон. Одно семейство.

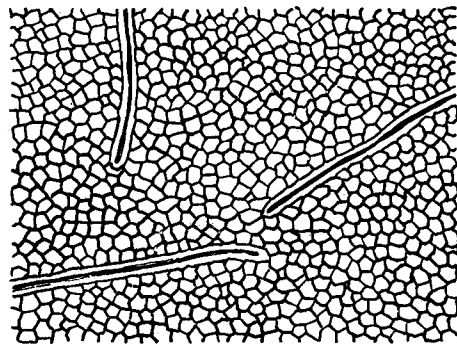
СЕМЕЙСТВО AMPHIASPIDIDAE OBRUCHEV, 1939

Округленный панцирь одинаковой ширины и длины, покрыт мелкими кожными зубами. Каналы боковой линии в виде отрезков борозд, окаймленных слившимися в валики кожными зубами. На дорзальной стороне пара надглазничных каналов, две пары продольных, спинной и латеральный, и поперечные комиссуры; на вентральной — пара посторальных и пара лате-

ральных, поперечные комиссуры отходят от последних латерально, а не медиально, как обычно. Н. девон.



Amphiaspis Obruchev, 1938. Тип рода — *A. argos* Obr., 1938; н. девон (курейская свита, зиген) С.-З. Сибирской платформы. Длина и ширина панциря около 24 см. Кожные зубы слабо выпуклые, мелкие, 3—5 на 1 мм, с нерезкими 10—13 зубчиками. Орбиты с выпуклыми краями (рис. 59, 60; табл. I, фиг. 6). Один вид.



59

60

Рис. 59—60. *Amphiaspis argos* Obruchev

59 — дорзальная сторона панциря, $\times 0,3$; 60 — кожные зубы и каналы боковой линии, $\times 6$; н. девон (курейская свита), р. Курейка (Обручев, 1939)

ОТРЯД HIBERNASPIDIDA

Плоскотелые гетеростраки с субтреугольным головно-туловищным панцирем, состоящим из слившихся дорзальной, вентральной и двух бронхиальных пластинок. Треугольное ротовое отверстие на вентральной стороне у переднего края панциря. Орбиты, если есть, на спинной стороне близ переднего края головы. Панцирь покрыт очень широкими плоскими дентиновыми полосками. Призматические вакуоли среднего слоя аспидина крупные, 0,5—1,0 мм в диаметре. Чувствительные каналы в виде отрезков борозд на поверхности панциря между дентиновыми полосками. Жаберные отверстия не найдены. Н. девон. Два семейства: *Hibernaspidae*, *Eglonaspidae*.

СЕМЕЙСТВО HIBERNASPIDIDAE OBRUCHEV, 1939

Орбиты есть, сближены у переднего края. Ротовой трубки нет, рот большой, у переднего края. Дорзального шипа нет. Бронхиальные пластинки узкие, образуют крупнозубчатые боковые края панциря. Н. девон.

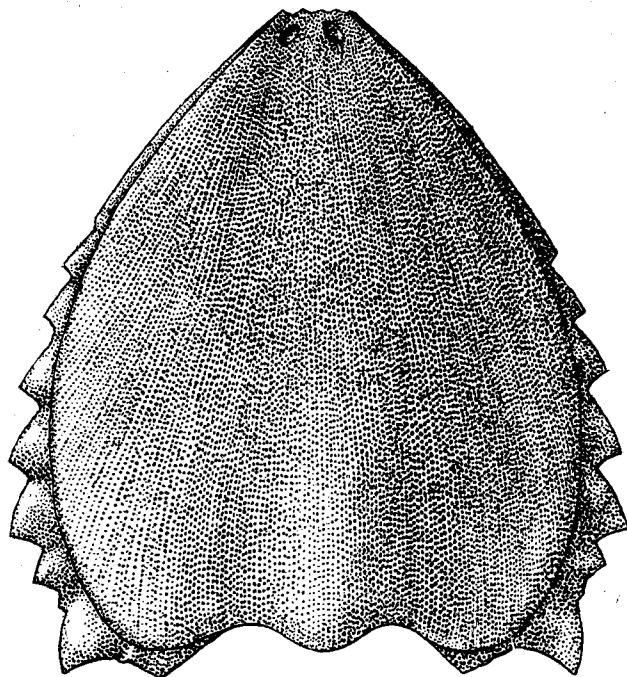


Рис. 61. *Hibernaspis macrolepis* Obruchev, реконструкция дорзальной стороны, $\times 0,4$; н. девон (курейская свита), р. Курейка (Обручев, 1959)

1 8cm

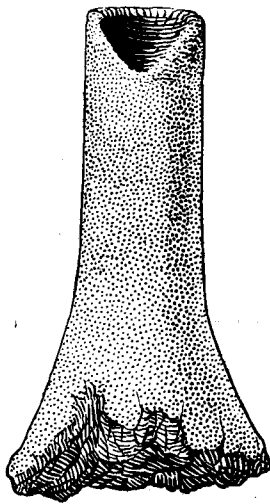
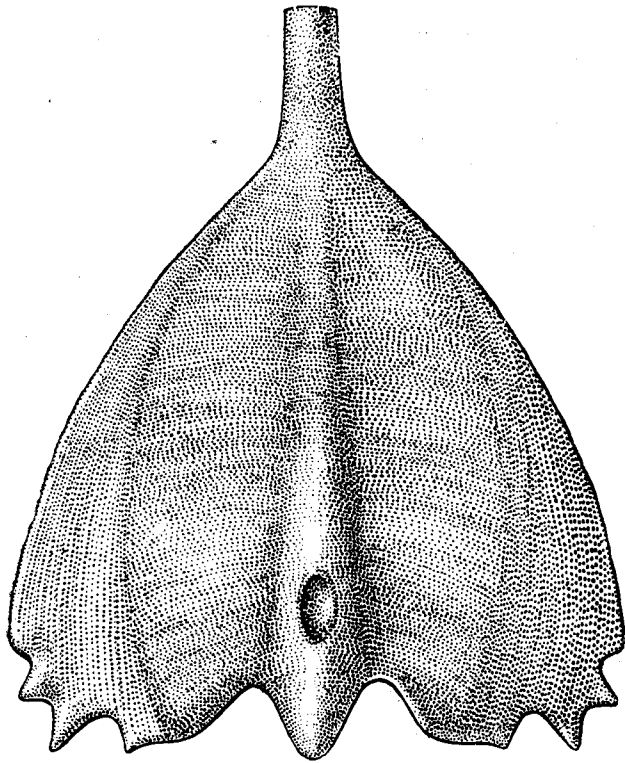


Рис. 62—63. *Eglonaspis rostrata* Obruchev

62 — реконструкция дорзальной стороны, $\times 0,5$; 63 — ротовая трубка снизу; $\times 1$; н. девон (курейская свита); р. Курейка (Obruchev, 1959)

Hibernaspis Obruchev, 1939. Тип рода — *H. macrolepis* Obr., 1939; н. девон (курейская свита, зиген) С.-З. Сибирской платформы. Крупные формы, до 20 см в поперечнике. Панцирь имеет

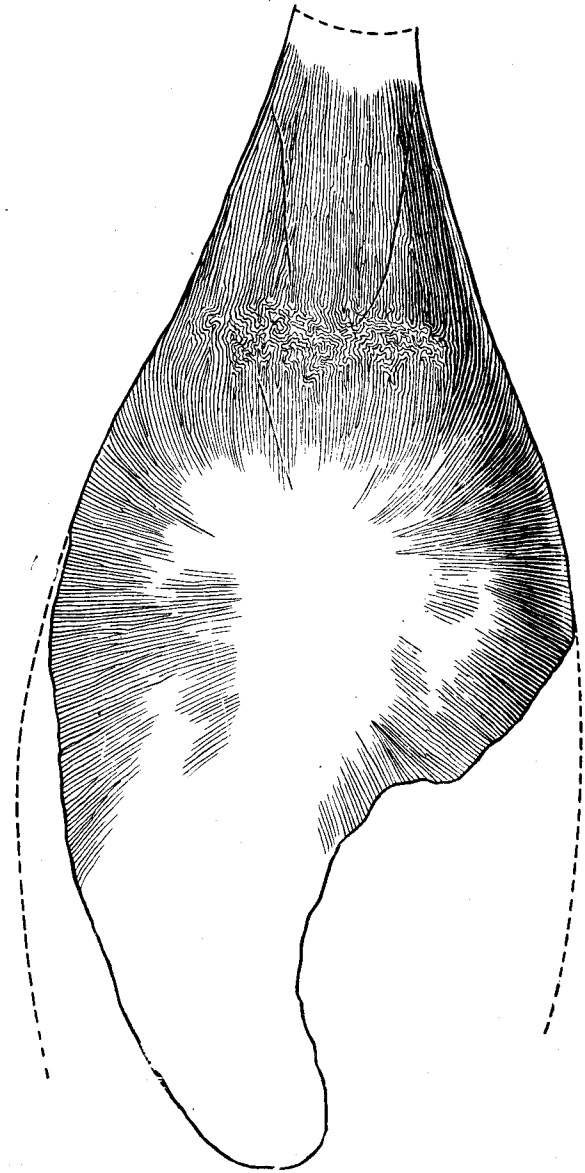


Рис. 64. *Pelurgaspis macrorhyncha* Obruchev, дорзальная сторона, $\times 0,5$; н. девон (разведочнинская свита), р. Курейка (колл. Палеонтол. ин-та)

форму овала с усеченным задним концом. Передний край прямой, короткий. Дентиновые полоски шириной 1—2 мм, в средней части дорзальной и вентральной пластинок направлены продольно, на боках — назад и в стороны. В задней части дорзальной пластинки короткие, 2—3 мм длиной, овальной формы. На брахиальных более узкие, 0,5—0,6 мм в ширину, продольные, местами прерываются группами округлых кожных зубов (рис. 61; табл. IV, фиг. 4). Один вид.

СЕМЕЙСТВО EGLONASPIDIDAE
TARLO, 1962

Орбит нет. Небольшой треугольный рот на конце трубки. Бранхиальные пластинки расширяются к заднему концу, образуя несколько зубцов. Есть овальное отверстие для вертикального спинного шипа. Н. девон.

Eglonaspis Obruchev, 1959. Тип рода — *E. rostrata* Obr., 1959; н. девон (курейская свита, зиген) С.-З. Сибирской платформы. Панцирь треугольный, ширина и длина без ротовой трубки до 18 см. Дентиновые полоски такие же, как у *Hibernaspis*, в общем радиальны, в задней части вентральной пластинки веерообразны. На рото-

вой трубке они короткие, овальные, на бранхиальных и средних пластинках широкие (рис. 62, 63; табл. IV, фиг. 3). Один вид.

Pelurgaspis Obruchev, nov. gen. Тип рода — *P. macrorhyncha* Obr., nov. sp.; н. девон (низы разведочнинской свиты, эмс) р. Курейки (С.-З. Сибирской платформы). Крупные формы, панцирь более 30 см в длину при 14 см ширины, впереди вытянут в трубку. Бранхиальные пластинки и орбиты не найдены. Дентиновые полоски более узкие, 0,5—0,8 мм шириной, расходятся радиально от центра дорзальной и вентральной пластинки, образуя завитки в пинеальной области (рис. 64; табл. IV, фиг. 2). Один вид.

ОТРЯД OLBIASPIDIDA

Панцирь овальной формы, более выпуклый вентрально, чем дорзально, без следов подразделения на пластинки, с острыми боковыми краями. Рот конечный, пластинки его неизвестны. Орбиты на дорзальной стороне или на боковом ребре близ переднего конца панциря. Жаберные отверстия, где известны, на спинной стороне. Панцирь тонкий, с призматическими вакуолями. Н. девон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО OLBIASPIDIDAE
OBRUCHEV, NOV. FAM.

Дентиновые валики узкие, в общем параллельные боковым краям, но образующие многочисленные завитки. Н. девон.

Olbiaspis Obruchev, nov. gen. (*Menneraspis* Obruchev, 1958, nom. nud., поп Pokrovskaya, 1959). Тип рода — *O. coalescens* Obr., nov. sp.; н. девон (курейская свита, зиген) С.-З. Сибирской платформы. Длина панциря около 14 см, ширина около 10,5 см. Дорзальная сторона вогнутая впереди, выпуклая сзади, с высоким

медиальным гребнем в задней половине. Вентральная выпуклая вдоль и поперек. Глаза на спинной стороне. Жаберные отверстия в заднебоковом углу панциря. Дентиновые валики, 3,5—5 на 1 мм, несут бугорки и зазубренные края. Каналы боковой линии в среднем слое аспидина, их поры на наружной поверхности прикрыты маленькими группами кожных зубов (рис. 65; табл. IV, фиг. 1). Один вид.

Siberiaspis Obruchev, nov. gen. Тип рода — *S. plana* Obr., nov. sp., н. девон (курейская свита, зиген) С.-З. Сибирской платформы. Длина панциря 12 см, ширина 11 см. Дорзальная поверхность почти плоская, сзади кончается небольшим выступом, вентральная сильно выпуклая. Боковые края в задней части образуют тонкие широкие плоскости. Орбиты на краях недалеко от рта. Дентиновые валики разбиты на короткие отрезки, довольно широкие, 1,8—2,8 на 1 мм. Каналы боковой линии в виде коротких бороздок между дентиновыми валиками (рис. 66; табл. V, фиг. 4). Один вид.

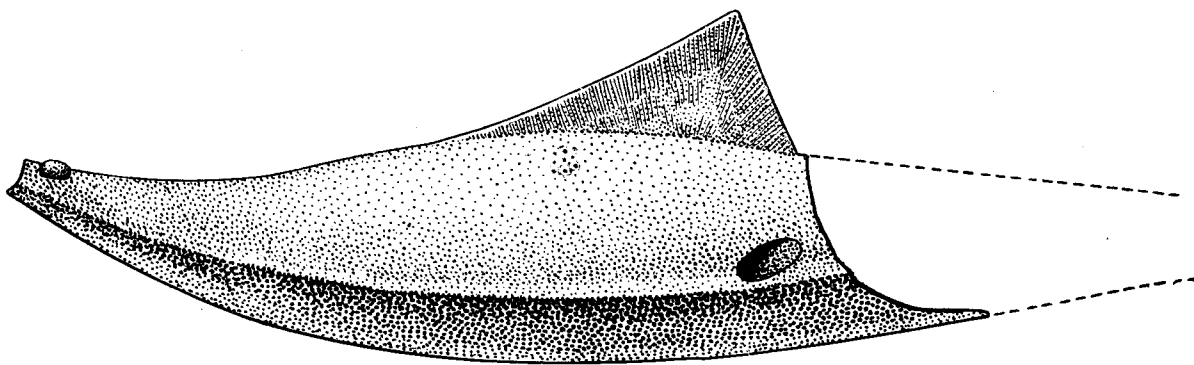


Рис. 65. *Olbiaspis coalescens* Obruchev, реконструкция сбоку, $\times 0,9$; н. девон (курейская свита), р. Курейка (ориг.)

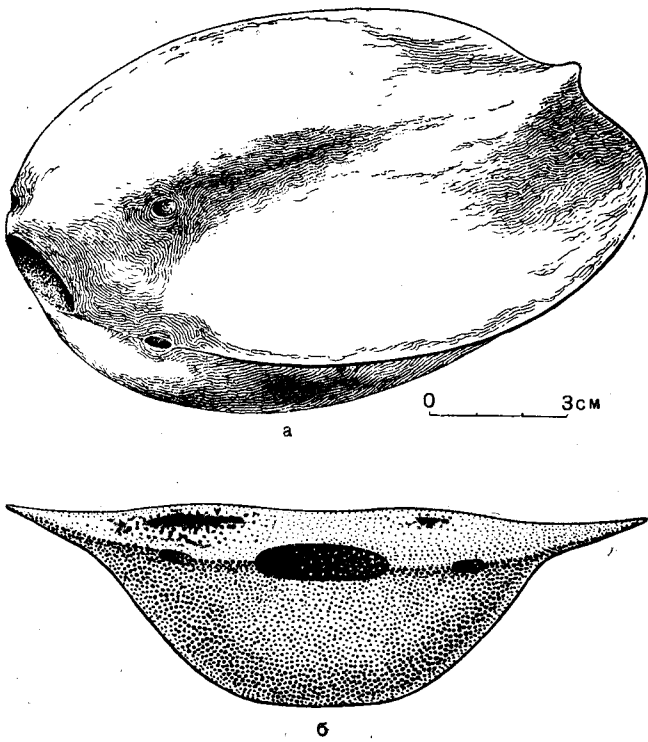


Рис. 66. *Siberiaspis plana* Obruchev

а — сверху; б — спереди; н. девон (курейская свита), р. Курейка (колл. Палеонтол. ин-та)

Angaraspis Obruchev, nov. gen. Тип рода — *A. urvantzevi* Obr., nov. sp.; н. девон (курейская свита, зиген) С.-З. Сибирской платформы. Панцирь длиной около 11 см, шириной без крыльев 6,5 см, сзади вытянут в отросток. Дорзальная поверхность вогнута впереди, выпуклая сзади, с медиальным гребнем. Бранхиальные? пластинки выдаются крыльями в средней трети длины панциря. Орбиты на дорзальной стороне,

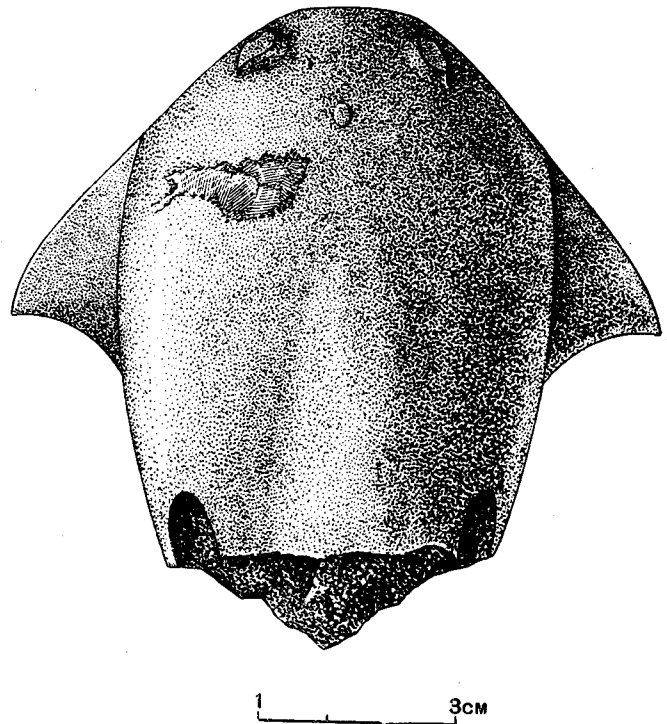


Рис. 67. *Angaraspis urvantzevi* Obruchev, рисунок с ядра, $\times 1$; н. девон (курейская свита), р. Курейка (колл. Палеонтол. ин-та)

у переднего края, жаберные отверстия у заднего. Дентиновые валики широкие, 2—3,5 на 1 мм, разделены промежутками такой же ширины, в которых есть отдельные кожные зубы (рис. 67; табл. V, фиг. 2). Два вида. Н. девон С.-З. Сибирской платформы.

Кроме того: *Sanidaspis*, *Gunaspis* Bystrow, 1959, н. девон Сибирской платформы.

ЛИТЕРАТУРА

- Б а л а б а й П. П. 1948. О положении в системе группы Heterostraci. Докл. АН СССР, т. 60, № 3, стр. 441—444.— 1956. До класифікації роду *Poraspis* Kiaer. Наук. зап. Природозн. муз. Львівск. філ. АН УРСР, т. 5, стр. 3—13.— 1957. К вопросу о вертикальном распространении птераспид подольского олд-реда. Геол. сб. Львовск. Геол. о-ва, № 4, стр. 305—309.— 1959а. До фауни птераспид Подільської плити. Геол. ж., т. 19, № 4, стр. 87—90.— 1959б. До вивчення птераспид нижнього девону Поділля. Повідомлення 1. Наук. зап. Природозн. муз. АН УРСР, т. 7, стр. 3—21.— 1960. То же. Повідомлення 2. Філогенез і поширення птераспид. Розчленування подільського олд-реду. Там же, т. 8, стр. 124—133.— 1961. Гетеростраки верхнього силуру Поділля. Там же, т. 9, стр. 3—11. Б а л а б а й П. П. и О п а л а т е н к о Л. К. 1957. Про фауну верхів олд-реду Подільської плити. Допов. АН УРСР, № 4, стр. 406—409.
- Л и е п и н ь ш П. 1959. Об остатках агнат и рыб нижних слоев девона Прибалтики. Изв. АН Латв. ССР, № 5, стр. 121—130.
- М а р к Э. Ю. 1956. О роде *Pycnosteus* (Psammosteidae, Agnatha). Тр. Ин-та геол. АН ЭССР, т. 1, стр. 74—88.
- Обручев Д. В. 1933. Описание четырех новых видов рыб Ленинградского девона. Материалы ЦНИГРИ, палеонтол. и стратигр., сб. 1, стр. 12—15.— 1935. Первая находка силурийских позвоночных в СССР. Природа, № 5, стр. 70.— 1936а. Две новые панцирные рыбы в СССР. Там же, № 3, стр. 118—119.— 1936б. Новые реконструкции панцирных рыб. Там же, № 5, стр. 128—130.— 1938. Верхнесилурийские и девонские позвоночные Урала. Мат. ЦНИГРИ, общ. сер., вып. 2, стр. 36—43.— 1939. Девонские рыбы с р. Курейки. Сборник «Акад. В. А. Обручеву». Изд. АН СССР, т. 2, стр. 315—330.— 1940. О некоторых псаммостеидах ленинградского и прибалтийского среднего девона. Докл. АН СССР, т. 28, № 8, стр. 766—768.— 1941. Остатки *Aspidosteus* n. g. (Heterostraci) из верхнего девона р. Ловати. Тр. Палеонтол. ин-та, т. 8, № 4, стр. 7—22.— 1943а. *Yoglinia* n. g., последний представитель птераспид из среднего девона Ленинградской области. Докл. АН СССР, т. 41, № 1, стр. 36—38.— 1943б. Новая реконструкция *Drepanaspis*. Там же, т. 41, № 6, стр. 269—272.— 1944а. Попытка реконструкции *Psammolepis paradoxa*. Там же, т. 42, № 3, стр. 147—149.— 1944б. Psammosteidae девона СССР и Шпицбергена и эволюция Agnatha. Реф. работ учр. Отд. биол. наук АН СССР, 1941—1943, стр. 227—228.— 1947. О роде *Psammosteus* (Heterostraci). Докл. АН СССР, т. 56, № 5, стр. 517—520.— 1961. Род *Tartuosteus* (Psammosteidae) из среднего девона Прибалтики. Палеонтол. ж., № 2, стр. 107—111.
- Преображенский И. А. 1911. О некоторых представителях сем. Psammosteidae Ag. Проток. о-ва естествоисп. Имп. Юрьевск. ун-та, т. 19, № 3, 4, стр. 21—36.
- Смирнов Г. А. 1948. О находке *Ganosteus stellatus* Rohon в девонских отложениях Урала. Изв. АН СССР, сер. геол., № 1, стр. 162.
- Шмидт Ф. Б. 1893. О *Tolypaspis* с о-ва Эзеля. Тр. С.-Пб. о-ва естествоисп., отд. геол. и минерал., т. 22, № 2, стр. 22.
- Alth A. 1884. Uwagi nad tarczami ryb rodzaju *Pteraspis* i *Scaphaspis* z warstw paleozoicznych galicyjskiego Podola. Rozpr. Sprawozd. Wyzd. III Akad. Umiej w Krakowi v. 11, p. 1—28.— 1886. Über die Zusammengehörigkeit der den Fischgattungen *Pteraspis*, *Cyathaspis* und *Scaphaspis* zugeschriebenen Schilder. Beitr. Paläontol. Geol. Österr.-Ungarns, Bd. 5, № 3, S. 61—73. Asselberghs E. 1942. Sur l'extension verticale de *Pteraspis dunensis* en Ardenne. Ann. Soc. géol. Belgique, v. 66, B, p. 33—39.— 1943. Les faunes du Gedinien de l'Ardenne. Bull. Mus. Roy. hist. natur. Belgique, v. 19, № 54.— 1955. Découverte de *Pteraspis dunensis* dans le Gedinien supérieur de Paliseul. Bull. Acad. Roy. Belgique (5), v. 41, № 9, p. 937—943.
- Beerbower J. R. a. Hait M. H. Jr. 1959. Silurian fish in northeastern Pennsylvania and northern New Jersey. Proc. Pennsylv. Acad. Sci., v. 33, p. 198—203. Branson E. B. a. Mehl M. G. 1931. Fishes of the Jefferson formation of Utah. J. Geol., v. 39, № 6, p. 509—531. Broili F. 1933. Die Gattung *Pteraspis* in den Hunsrückschiefern. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., S. 1—10. Brotzen F. 1933a. *Weigeltaspis* nov. gen. und die Phylogenie der panzertragenden Heterostraci. Zbl. Mineral. etc., B, № 12, S. 648—656.— 1933b. Die silurischen und devonischen Fischvorkommen in Westpodolien. I. Palaeobiologica, Bd. 5, № 3, S. 423—466.— 1936. Beiträge zur Vertebratenfauna des Westpodolischen Silurs und Devons. I. *Protaspis arnelli* n. sp. und *Brachipteraspis* n. gen. *latissima* Zych. Arkiv zool., v. 28A, № 22, p. 1—52. Bryant W. 1926. On the structure of *Palaeaspis* and on the occurrence in the United States of fossil fishes belonging to the family Pteraspidae. Proc. Amer. Philos. Soc. Philadelphia, v. 65, № 4, p. 256—271.— 1932. Lower Devonian fishes of Bear Tooth Butte, Wyoming. Ibid., v. 71, № 5, p. 225—254.— 1934. The fish fauna of the Beartooth Butte, Wyoming. Parts II a. III. Ibid., v. 73, № 3, p. 127—162.— 1935. *Cryptaspis* and other Lower Devonian fossil fishes from Beartooth Butte, Wyoming. Ibid., v. 75, № 2, p. 111—128.— 1936. A study of the oldest known vertebrates, *Astraspis* and *Eriptychius*. Ibid., v. 76, № 4, p. 409—427. Bystrow A. P. 1959. The microstructure of skeleton

elements in some vertebrates from Lower Devonian deposits of the USSR. Acta zool., v. 40, № 1, p. 59—83.

Claypole E. W. 1884. Preliminary note on some fossil fishes recently discovered in the Silurian rocks of North America. Amer. Naturalist, v. 18, p. 1222—1226.—1885. On the recent discovery of Pteraspidian fish in the Upper Silurian rocks of North America. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 41, № 161, p. 48—64.—1892. On the structure of the American Pteraspidian *Palaeaspis* (Claypole) with remarks on the family. Ibid., v. 48, p. 541—561.

Denison R. H. 1953. Early Devonian fishes from Utah. Part II. Heterostraci. Fieldiana: Geology, v. 11, № 7, p. 288—355.—1955. Early Devonian vertebrates from the Knoydart formation of Nova Scotia. Fieldiana: Zoology, v. 37, p. 449—464.—1960. Fishes of the Devonian Holland Quarry shale of Ohio. Fieldiana: Geology, v. 11, № 10, p. 554—613.—1963. New Silurian Heterostraci from South-eastern Yukon. Ibid., v. 14, № 7, p. 105—141. Dinelle y D. L. 1953. Notes on the genus *Corvaspis*. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, v. 65, B, pt. II, p. 166—181. Dollo L. 1903. Le *Pteraspis* dans l'Ardenne. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, v. 136, p. 699—701. Drevermann F. 1904. Über *Pteraspis dunensis* F. Roemer sp. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 56, S. 275—289.

Fahlbusch K. 1957. *Pteraspis dunensis* Roemer. Eine Neubearbeitung der Pteraspidenfunde (Agnathen) von Overath (Bez. Köln). Palaeontographica (A), Bd. 108, № 1—4, S. 1—56. Flower R. H. a. W. a. L. a. S. M. 1952. Cyathaspid fishes from the Vernon shale of New York. Bull. Mus. Compar. Zool., v. 107, № 6, p. 355—387. Fraipont Ch. 1907. Description d'un nouveau *Pteraspis* du Gedinnien Belge et note sur un remarquable bouclier ventral de *Pteraspis crouchi* (Lank.) des schistes Taunusiens. Ann. Soc. géol. Belgique, v. 35, Mém., p. 3—5.

Geinitz H. B. 1884. Ueber ein Graptolithen-führendes Geschiebe mit *Cyathaspis* von Rostock. Z. Dtsch. Geol. Ges., Bd. 36, S. 854—857. Gross K. 1949. *Pteraspis dunensis* (F. Roemer) aus den unteren Siegener Schichten (Unterdevon) des rheinischen Schiefergebirges. N. Jahrb. Mineral. etc., Monatsh., B, S. 383—384. Gürich G. 1891. Ueber Placodermen und andere devonische Fischreste im Breslauer mineralogischen Museum. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 43, № 4, S. 902—913.

Heintz A. 1933. Neuer Fund von *Archegonaspis* in einem obersilurischen Geschiebe. Z. Geschiebeforsch., Bd. 9, № 3, S. 123—131.—1957. The dorsal shield of *Psammolepis paradoxa* Agassiz. J. Palaeontol. Soc. India, v. 2, p. 153—162.—1962. Les organes olfactifs des Heterostraci. Coll. Intern., Centr. Nat. Rech. Sci., № 104, p. 13—29. Heintz N. 1960. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. X. Two new species of the genus *Pteraspis* from the Wood Bay series in Spitsbergen. Skrift. Norsk Polarinst., № 117, p. 1—13.—1962. *Gigantaspis*, a new genus of fam. Pteraspidae from Spitsbergen. A preliminary note. Årbok Norsk Polarinst. 1960, p. 22—27. Huxley T. H. 1858. Observations on the genus *Pteraspis*. Rep. Brit. Assoc. Advanc. Sci., 28 meet., p. 82—83.—1861. On *Pteraspis dunensis* (*Archaeoteuthis dunensis*, Roemer). Quart. J. Geol. Soc. London, v. 17, p. 163—166.

Kermack K. A. 1943. The functional significance of the hypocercal tail in *Pteraspis rostrata*. J. Exper. Biol., v. 20, № 1, p. 23—27. Kiaer J. 1915. Upper Devonian fish remains from Ellesmereland, with remarks on *Drepanaspis*. Rept. 2d Norweg. Arctic Exped. «Fram», № 33, p. 1—58.—1930. *Ctenaspis*, a new genus of cyathaspidian fishes. A preliminary report. Skrift. Svalbard Ishavet, № 33, p. 1—7.—1932. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. IV. Suborder Cyathaspida (A preliminary report edited by A. Heintz). Ibid., № 52, p. 1—26. Kiaer J. a. Heintz A. 1935. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. V. Suborder Cyathaspida. Pt. I. Tribe Poraspidei, family Poraspidae Kiaer.

Ibid., № 40, p. 1—139. Kner R. 1847. Ueber die beiden Arten *Cephalaspis loydii* und *C. lewisii* Agassiz und einige diesen zunächst stehenden Schalenreste. Naturwiss. Abhandl. Bd. 1, S. 159—168.

Lankester E. R. 1873a. (On *Scaphaspis* and *Pteraspis*). Geol. Mag., v. 10, p. 190—192, 478—479.—1873b. On *Holaspis sericeus* and on the relationships of the fish-genera *Pteraspis*, *Cyathaspis* and *Scaphaspis*. Ibid., p. 241—245, 331—332.—1874. Magister Schmidt on the shields of *Pteraspis* and *Scaphaspis*. Ibid. (2), v. 1, p. 288.—1884. Report on fragments of fossil fishes from the Palaeozoic strata of Spitzbergen. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., v. 20, № 9, p. 1—6. Leriche M. 1903. Le *Pteraspis* de Liévin (Pas-de-Calais). Ann. Soc. géol. Nord., v. 32, p. 161—175. Leutze V. P. 1960. Silurian fish fossils in the Salina basin. Bull. Geol. Soc. Amer., v. 71, № 2, p. 215—218. Lindström G. 1896. On remains of a *Cyathaspis* from the Silurian strata of Gotland. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., v. 21, № 3, p. 1—15.

Matthew G. F. 1887. A preliminary notice of a new genus of Silurian fishes. Bull. Natur. Hist. Soc. New Brunswick, v. 6, p. 69—73.—1888. On some remarkable organisms of the Silurian and Devonian rocks in Southern New Brunswick. Trans. Roy. Soc. Canada, v. 6, p. 49—62. Mitchell H. 1862. On the restoration of *Pteraspis*. Geologist, v. 5, p. 404—406.—1864. Restoration of *Pteraspis*. Ibid., v. 7, p. 117—118.

Örving T. 1958. *Pycnaspis splendens*, new genus, new species, a new ostracoderm from the Upper Ordovician of North America. Proc. U. S. Nat. Mus., v. 108, № 3391, p. 1—23.—1961. Notes on some early representatives of the Drepanaspida (Pteraspidomorphi, Heterostraci). Arkiv zool. (2), v. 12, № 33, p. 515—535.

Powrie J. 1864. The Scottish *Pteraspis*. Geologist, v. 7, p. 170—172.

Roemer C. F. 1856. *Palaeotheuthis*, eine Gattung nackter Cephalopoden aus devonischen Schichten der Eifel. Palaeontographica, Bd. 4, S. 72—74. Rohon J. V. 1901. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Psammosteiden. Sitzungsber. Kgl. Böhmisches Ges. Wiss., Math.-naturw. Kl., Bd. 16, S. 1—31. Ružička R. 1929. *Psammosteus (Ganosteus) perneri* n. sp. Contribution à la connaissance des Poissons du Paléozoïque de la Bohême. Věstník Statn. Geol. Ústavu Českoslov. Republ., v. 5, pt. 2—3, p. 166—171.

Schlüter C. A. J. 1881. Ueber Panzerfische aus dem rheinisch-westfälischen Devon. Verhandl. naturhist. Vereins. preuss. Rheinl., Bd. 44, S. 120—128. Schmidt F. 1873a. Note on *Pteraspis kneri*. Geol. Mag., v. 10, p. 152—153.—1873b. Further remarks on *Pteraspis*. Ibid., p. 330—331.—1873c. Ueber die Pteraspiden überhaupt und über *Pteraspis kneri* aus den obersilurischen Schichten Galiziens insbesondere. Verhandl. Russ. mineral. Ges. (2), Bd. 8, S. 132—152. Schmidt W. 1958. Die ersten Agnathen und Pflanzen aus dem Taunus-Gedinnium. Notizbl. Hessisch. Landesamt. Bodenforsch., Bd. 86, S. 31—49.—1959. Grundlagen einer Pteraspiden-Stratigraphie im Unterdevon der Rheinischen Geosynklinale. Fortschr. Geol. Rheinl. Westfal., Bd. 5, S. 1—82. Sinclair G. W. 1958. Occurrence of fish in the Ordovician of Canada. Bull. geol. Soc. Amer., v. 69, p. 1644. Stensiö E. A. 1926. On the sensory canals of *Pteraspis* and *Palaeaspis*. Arkiv zool., v. 18A, № 19, p. 1—14.

Tarlo L. B. 1957. A preliminary note on new ostracoderms from the Lower Devonian (Emsian) of Central Poland. Acta palaeontol. Polonica, v. 2, N 2—3, p. 225—233.—1960. The Downtonian ostracoderm *Corvaspis kingi* Woodward, with notes on the development of dermal plates in Heterostraci. Palaeontology, v. 3, pt. 2, p. 217—226.—1961a. Psammosteids from the Middle and Upper Devonian of Scotland. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 117, N 2, p. 193—213.—1961b. *Rhinopteraspis cornubica* (McCoy) with notes on the classification and evolution of the pteraspids.

Acta palaeontol. Polonica, v. 6, N 4, p. 367—402.— 1962. The classification and evolution of the Heterostraci. *Ibid.*, v. 7, p. 249—290.— 1963. Aspidin: the precursor of bone. *Nature*, v. 199, N 4888, p. 46—48. Traquair R. H. 1894. On *Psammosteus taylori*, a new fossil fish from the Upper Old Red Sandstone of Morayshire. *Ann. Scot. natur. Hist.*, v. 3, p. 225—226.— 1897. Additional notes on the fossil fishes of the Upper Old Red Sandstone of the Moray Firth area. *Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh*, v. 13, p. 376—385.— 1903. The Lower Devonian fishes of Gemünden. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, v. 40, p. 723—739.— 1905. Supplement to the Lower Devonian fishes of Gemünden. *Ibid.*, v. 41, p. 469—475.

Walcott C. D. 1892. Preliminary notes on the discovery of a vertebrate fauna in Silurian (Ordovician) strata. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, v. 3, p. 153—172. White E. I. 1935. The ostracoderm *Pteraspis* Kner and the relationships of the agnathous vertebrates. *Philos. Trans. Roy. Soc. London (B)*, v. 225, N 527, p. 381—457.— 1938. New pteraspids from South Wales. *Quart. J. Geol. Soc. London*, v. 94, pt. 1, p. 85—115.— 1946. The genus *Phialaspis* and the «*Psammosteus* limestones». *Ibid.*, v. 101, pt. 3—4, p. 207—242.— 1950. *Pteraspis leathensis* White a Dittonian zone-fossil. *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.)*, Geology, v. 1, N 3, p. 69—90.— 1956. Preliminary note on the range of pteraspids in Western Europe. *Bull. Inst. Roy. Sci. natur. Belg.*, v. 32, N 10, p. 1—10.— 1960. Notes on pteraspids from Artois and the Ardenne. *Ibid.*, v. 36, N 6, p. 1—16. White E. I. and Ball H. W. 1955. Proposed use of the plenary powers to validate the generic name «*Rhinopteraspis*» Jaekel, 1919, by suppressing the name «*Archaeoteuthis*» Roemer, 1855 (Class Ostracodermi). *Bull. Zool. Nomencl.*, v. 11, pt. 2, p. 66—67. Willis L. S. 1935. Rare and new ostra-

coderm fishes from the Downtonian of Shropshire. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, v. 58, pt. 2, N 18, p. 427—448. Woodward A. S. 1911. On the Upper Devonian ostracoderm *Psammosteus taylori*. *Ann. Mag. Natur. Hist.* (8), v. 8, p. 649—652.— 1934. Note on a new cyathaspidian fish from the Upper Downtonian rocks of Corvedale. *Quart. J. Geol. Soc. London*, v. 90, pt. 4, N 360, p. 566—567.

Zych W. 1927. Old Red Podolski. *Prace Polsk. Inst. Geol.*, v. 2, N 1, p. 1—65.— 1931. Fauna ryb dewonu i downtonu Podola. *Pteraspidomorphi: Heterostraci*. Cześć 1. A. Lwów, p. 1—9.

См. также в общем списке работ по позвоночным: Ромер А. Ш. 1939; Броули Ф. у. Schlosser M. 1923; Eichwald E. 1853—1861; Romer A. 1933, 1945; Zittel K. 1887—1890; в списке общем для рыб и бесчелюстных; Берг Л. С. 1955; Обручев Д. В. 1958; Agassiz L. 1833—1843, 1844; Eastman C. R. 1917; Gross W. 1930, 1933a, 1937, 1942, 1950; Husakof L. a. Bryant W. L. 1918; Moy-Thomas J. A. 1939; Pander C. H. 1856; Schmidt W. 1954; Woodward A. S. 1889—1901, pt. 2; в списке по Agnatha: Быстров А. П. 1955; Обручев Д. В. 1945, 1949a; Alth A. 1874; Gross W. 1947, 1961; Goodrich E. S. 1931; Heintz A. 1938; Huxley T. H. 1858; Kiaer J. 1928; Lankester E. R. 1868—1870, 1897; Ob-ruchev D. 1959; Patten W. 1903; Rohon J. V. 1893; Stensiö E. A. 1958; Watson D. M. S. 1954; Woodward A. S. 1921, 1931; в списке по Thelodonti: Stetson H. C. 1931; Traquair R. H. 1896; в списке по Osteostraci: Дерюгин К. М. 1928; Обручев Д. В. 1961; Bryant W. 1933; Eichwald E. 1854; Patten W. 1932; Rohon J. V. 1892; Stensiö E. A. 1927, 1932; Traquair R. H. 1899a. Wängsjö G. 1952; в списке по Anas-pida: Kiaer J. 1924; в списке по Placodermi 2, Euarthro-dira: Pander C. H. 1857; Rohon J. V. 1900; Trautschold H. 1880.

КЛАСС MONORHINA (CERHALASPIDOMORPHI). НЕПАРНООЗДРЕВЫЕ

Рыло образовано разросшейся верхней губой, непарное назогипсфизное отверстие на спинной стороне головы, впереди пинеального, лежащего между более или менее сближенными орбитами. Много (до 15) наружных жаберных отверстий. Наружный скелет головы из мелких пластинок, отдельных (подкласс Anaspida) или слившихся в головной щит (подкласс Osteostraci).

Туловище покрыто правильными рядами высоких узких или субквадратных прямоугольных чешуй. Современные круглоротые (миноги и миксины) не имеют наружного скелета. Два подкласса вымерших: Osteostraci и Anaspida (в. силур — девон) и один ныне живущий — Cyclostomi.

ПОДКЛАСС OSTEOSTRACI (CERHALASPIDES) КОСТНОПАНЦИРНЫЕ (ЦЕФАЛАСПИДЫ)

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Голова уплощенная, покрыта на спинной стороне сплошным щитом, включающим также большее или меньшее количество туловищных сегментов в интерзональной (расположенной между поясами грудных плавников) части. На брюшной стороне жаберно-ротовая область покрыта мелкими пластинками, рот расположен на ее переднем крае, жаберные отверстия (10 пар) — вдоль задне-боковых краев. Орбиты сближены на спинной стороне. Назогипофизная полость не сообщается с глоткой. Позади глаз одно непарное чувствительное поле, покрытое мелкими пластинками, по краям головного щита 1—3 пары таких полей. Туловище в разрезе уплощенное или треугольное с плоской брюшной стороной. Хвост гетероцеркный, ось тела продолжается в верхнюю лопасть. Грудные плавники часто имеются, брюшных нет. Ткань щита и чешуей содержит костные клетки.

Невральный череп хрящевой, в исключительных случаях остоневает, но полости и каналы в нем у многих форм выстланы тонким слоем кости. Это дало возможность детально изучить строение нервной и кровеносной систем. Как и у ныне живущих миног, мозг (рис. 1) вытянут в одной плоскости, обонятельные лопасти не отграничены от переднего мозга, *ganglia habenulae* несимметричны, в отличие от миног развит мозжечок. К боковым и среднему чувствительным полям от вестибулярной полости ведут широкие каналы.

У цефаласпид имелись два функционирующих прегиоидных жаберных мешка. Жаберные дуги представлены поперечными перегородками между углублениями для жаберных мешков в своде жаберно-ротовой полости. В. силур — низы в. девона. Четыре отряда: *Tremataspidida*, *Cephalaspidida*, *Kiaeraspidida*, *Nectaspidida*.

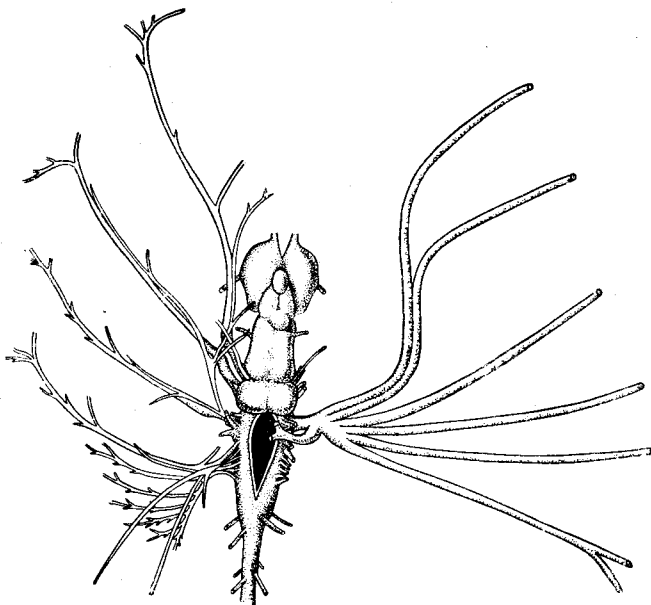


Рис. 1. *Kiaeraspis auchenaspidoides* Stensiö, реконструкция головного мозга и нервов (слева) и «электрических нервов» (справа), $\times 1$; н. девон, Шпицберген (Stensiö, 1927)

История изучения

Впервые остатки остеостраков были описаны Л. Агассисом (Agassiz) в 1835 г., а в 1844 г. выделены им в особое семейство ганоидов, *Cephalaspides*. Исследование микроскопического строения его представителей (Huxley, 1858) показало, что часть включенных в него форм отличается особым, бесклеточным строением кости. Е. Ланкестер (Lankester, 1868—1870) разделил семейство на два отдела — собственно цефаласпид, *Osteostraci*, и птераспид, *Heterostraci*. Другие чуждые формы были выделены Мак Коем (Mc Coy, 1848) в сем. *Placodermi*. К. Циттель (Zittel, 1887) возвел *Osteostraci* в ранг отряда, который обычно относили к ганоидам, и только Э. Коп (Cope, 1889) выделил их вместе с *Heterostraci* в качестве панцирных рыб или *Ostracodermi* в особый класс бесчелюстных, *Agnatha*, куда отнес и ныне живущих круглоротых, *Cyclostomi*. Большинство последующих авторов относилось скептически к объединению *Ostracodermi* с *Cyclostomi*, и только составившая эпоху в палеонтиологии работа Э. Стеншё (Stensiö, 1927) о шпильбергенских цефаласпидах окончательно доказала это родство.

Крупные работы посвящены цефаласпидам Великобритании (Stensiö, 1932), Норвегии (Heintz, 1939) и Шпильбергена (Wängsjö, 1952). Сводки сделаны А. С. Вудвордом (Woodward, 1891) и Стеншё (Stensiö, 1958).

Цефаласпид (= остеостраков) описывали многие авторы из Англии (Powrie, 1861; Traquair, 1899, 1905; Westoll, 1945; White, 1958), со Шпильбергена (Wängsjö, 1937), из США (Bryant, 1933; Denison, 1952), из Канады (Traquair, 1890; Robertson, 1936, 1937, 1941; Russell, 1954; Denison, 1955), из Рейнского девона (Gross, 1933, W. Schmidt, 1954), из нижнедевонских валунов Северной Германии (Gross, 1961).

В СССР цефаласпиды в нижнем лудлоу о-ва Саарема известны уже более 100 лет и описывались многими исследователями (Eichwald, 1854; Pander, 1856; Fr. Schmidt, 1866, 1894; Rohon, 1892, 1893, 1894, 1896; Patten, 1903a, 1931; Robertson, 1935a, b, 1938a, b, 1939 a, b, 1940a, 1945, 1950; Wängsjö, 1946; Denison, 1947, 1951a, b; см. также упомянутые работы Stensiö).

Из нижнего девона Подолии цефаласпиды известны также давно, но литература по ним невелика (Alth, 1874; Zych, 1937; Paucă, 1941; см. также Wängsjö, 1952).

Наконец, недавно открыты цефаласпиды в верхах силура или низах девона Тувы (Обручев, 1956) и нижнем девоне Хакассии (Обручев, 1961). Еще неописанные находки сделаны на

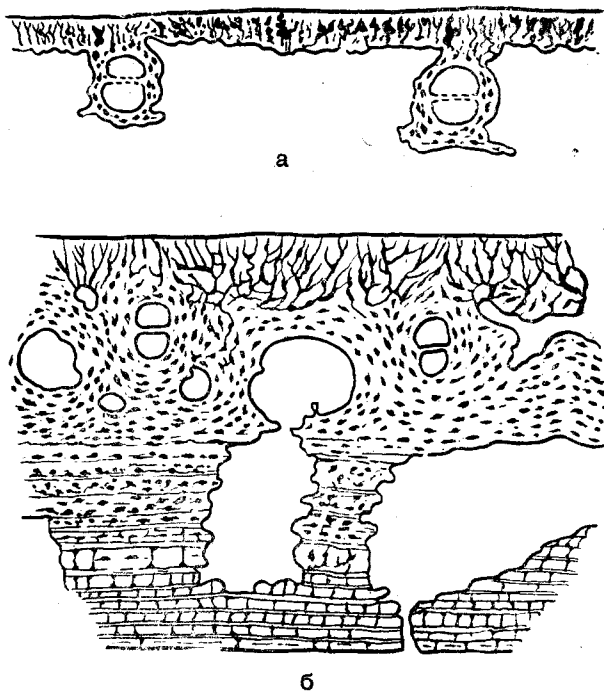


Рис. 2. *Tremataspis mammillata* Patten, разрез щита взрослой особи, $\times 100$

а — начало образования; б — полная толщина; в. силур (н. лудлоу, слои паадла), о-в Саарема (Denison, 1947)

Северном Тимане (даунтон) и Северной Земле (н. девон).

Ряд работ посвящен в основном морфологии цефаласпид (Rohon, 1895, 1900; Jaekel, 1903; Patten, 1903b; Wiman, 1918; Kiaer, 1928; Allis, 1931; Robertson, 1940b, 1954; Bohlin, 1941, 1956; Börlau, 1951; Damas, 1954; Watson, 1954).

Морфология

Строение костной ткани наружного скелета достигает значительной сложности. Наиболее полно оно у одного из древнейших родов, *Tremataspis* (рис. 2). Как обычно, различаются три слоя. Наружный представлен своеобразным мезодентином (Ørvig, 1957), в котором выходящие из пульпарных каналов дентинные канальцы образуют сеть, нередко расширяясь в подобие полостей остеобластов. Канальцы проникают в поверхностный эмалепоподобный слой дуродентина.

В верхней части среднего, губчатого слоя расположено субэпидермальное сосудистое сплетение, разделенное на полигоны, ограничиваемые чувствительными каналами, расположенными ниже (рис. 3). Чувствительные каналы

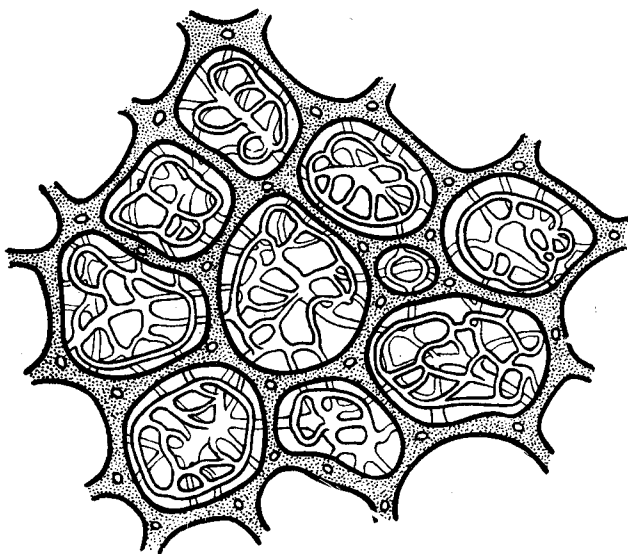


Рис. 3. *Tremataspis mammillata* Patten, поверхностный вид строения щита с чувствительными каналами, образующими полигоны, и субэпидермальной сетью кровеносных сосудов внутри полигонов, $\times 45$; в. силур (н. лудлоу, слой паадла), о-в Саарема (Denison, 1947)

(слизевые каналы по Стеншё) подразделены горизонтальной ситообразной перегородкой на верхнюю часть, открывающуюся порами наружу, и нижнюю, сообщающуюся со вторым сосудистым сплетением в нижней части среднего слоя и с сосудистыми синусами в базальном слое. В среднем слое обильны полости костных клеток.

Базальный слой составлен пластинками, между которыми лежат веретеновидные полости остеобластов, располагающиеся под прямым углом к выше- и нижележащему слою остеобластов, образуя подобие грубой ткани. Крупные сосудистые полости могут сообщаться каналами с нижней поверхностью щита. Базальный слой может непосредственно переходить в перихондральные окостенения внутреннего скелета.

Растущие особи не имели окостенений вовсе или обладали отдельными пластинками дентинового слоя между чувствительными каналами. На первой изображенной на рис. 2а стадии дентиновый слой уже сплошной, а чувствительные каналы заключены в костные трубки. На следующих стадиях появляется основание среднего

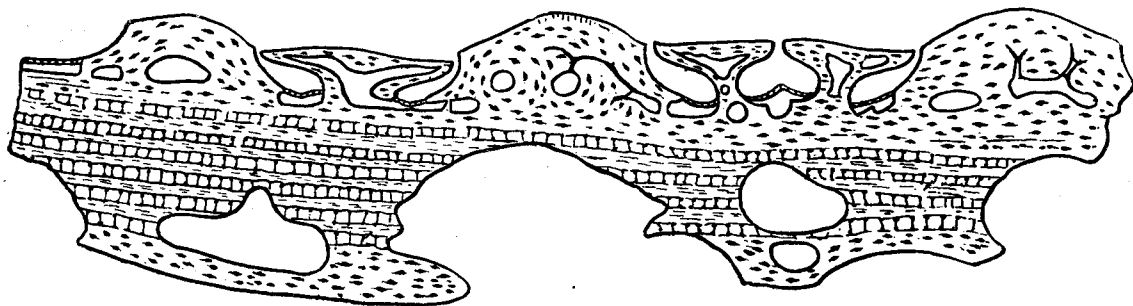


Рис. 4. *Dartmouthia gemmifera* Patten, разрез щита, $\times 100$; в. силур (н. лудлоу, слой паадла), о-в Саарема (Gross, 1961)



Рис. 5. *Cephalaspis powriei* Lankester, горизонтальный шлиф радиальных каналов полигонов; н. девон, Англия (Stensiö, 1932)

слоя, который затем окостеневает, а позже между сосудистыми синусами развиваются пластинки базального слоя.

Чувствительные каналы названы так потому, что они непосредственно переходят в каналы системы боковой линии, которые также разделены перегородкой на верхнюю половину, где располагались, вероятно, сейсмочувствительные органы, и нижнюю, заключавшую, вероятно, нервы боковой линии.

У *Dartmouthia* вентральный щит построен так же, но чувствительные каналы открываются наружу не порами, а щелями. В дорзальном щите дентин сохранился только на вершинах крупных

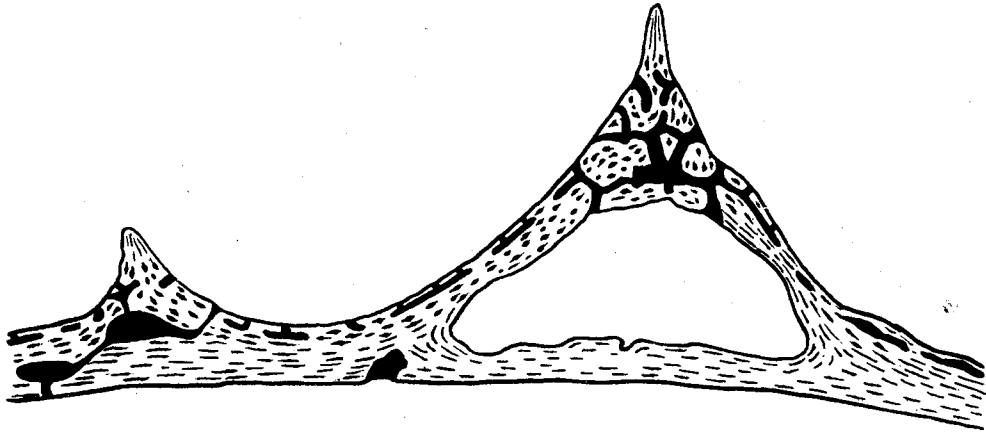


Рис. 6. *Thyestes verrucosus* Eichwald, разрез щита, $\times 70$; в силур (н. лудлоу, слои каарма), о-в Саарема (Denison, 1951)

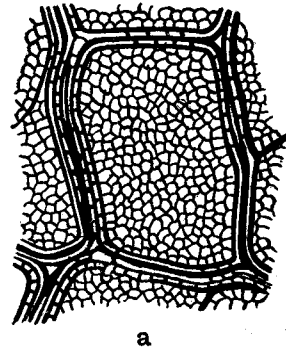
бугорков, между которыми расположены плоские костные пластинки — тессеры (рис. 4), соответствующие полигонам *Tremataspis*. В тессерах находится субэпидермальное сосудистое сплетение, тогда как нижние части чувствительных каналов сообщаются с нижним сплетением в основании бугорков, где сосудистые каналы приобретают уже радиальное расположение, характерное для более поздних цефаласпид (см. рис. 5).

Другие остеоостраки из нижнего лудлоу о-ва Саарема характеризуются дальнейшей редукцией наружного и среднего слоя кости между бугорками, приводящей к тому, что сеть чувствительных каналов превращается в сеть борозд на поверхности кости или даже совсем с нее исчезает, располагаясь в коже над ней (рис. 6), а непосредственно под поверхностью находится нижнее сосудистое сплетение и, следовательно, средний слой редуцирован почти до основания.

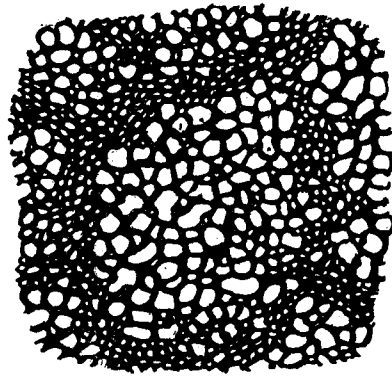
У девонских цефаласпид окружающие полигоны циркумареальные чувствительные каналы могут быть простые и подразделенные или распавшиеся в сеть (рис. 7), тогда как интраареальные каналы образуют мелкоячеистую сеть.

Головной щит (рис. 8) покрывает дорзальную поверхность головы и большего или меньшего числа метамер туловища, которые могут быть поверхностно подразделены (рис. 9). На задне-боковых углах щита могут располагаться грудные плавники, латеральные которых у собственно цефаласпид углы вытянуты в более или менее длинные рога (*cornua*). По середине длины щита или ближе к его переднему краю лежат сближенные орбиты, а между ними особую

пинеальную пластинку пронзает пинеальное отверстие. Впереди него в ямке выходит непарное назогипофизное отверстие, иногда ясно



а



б

Рис. 7. Циркумареальные и интраареальные каналы
а — *Cephalaspis* sp., $\times 20$; б — *C. powriei* Lankester, $\times 9$;
н. девон, Англия (Stensiö, 1932)

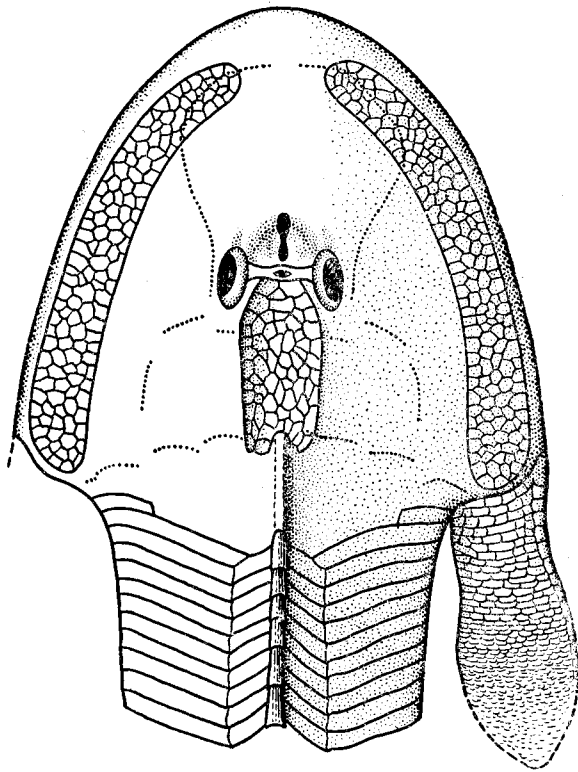


Рис. 8. *Hemicyclaspis murchisoni* (Egerton), головной щит, туловищные чешуи и правый грудной плавник, $\times 1,3$; н. девон, Англия (Stensiö, 1932)

пережатое на переднее, гипофизное, и заднее, носовое. Позади пинеального отверстия расположено дорзальное чувствительное или электрическое

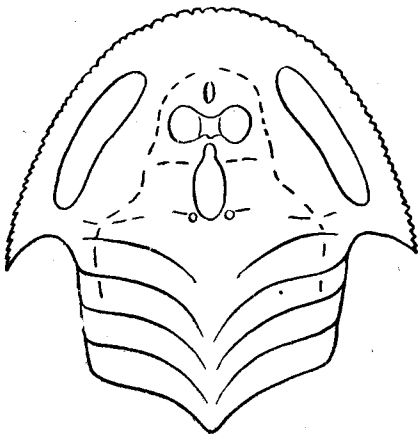


Рис. 9. *Thyestes verrucosus* Eichwald, головной щит с присосшими интерзональными метамерами, $\times 2,5$, в. силур (н. лудлоу), о-в Саарема (Denison, 1951)

поле, а вдоль боковых краев щита — два длинных латеральных поля, у некоторых родов, разделенных на 2—4 коротких участка. Позади дорзального поля часто имеется более или менее выраженный дорзальный гребень, переходящий

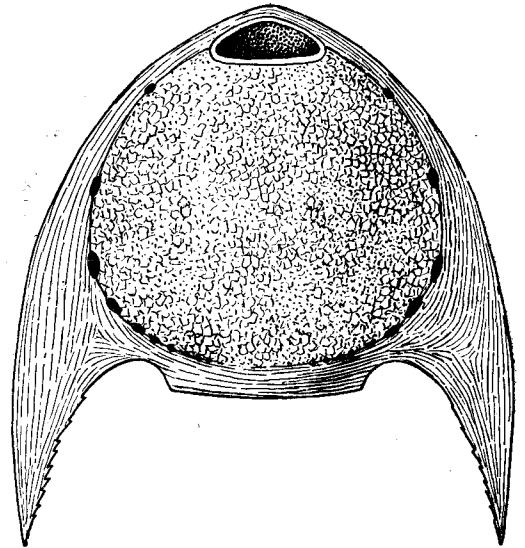


Рис. 10. *Cephalaspis* sp., вентральная сторона головы; н. девон, Шпицберген (Stensiö, 1947)

дальше в коньковые чешуи, гомологичные первому спинному плавнику. К заднему концу дорзального поля примыкает пара отверстий эндолимфатических каналов, сообщающихся со слуховыми полостями.

Загибаясь на вентральную сторону, головной щит образует вентральную кайму, позади и медиально от которой лежат, образуя неполный открытый сзади круг, ротовое и 10 пар жаберных отверстий (рис. 10). Пространство внутри круга покрыто крупными (рис. 11) или мелкими (тессеры, рис. 10) пластинками, обычно в ископаемом состоянии выпадающими, открывая большую рото-жаберную полость (рис. 12). На крыше этой полости видны частью окостеневшие поперечные межжаберные перегородки, канал аорты, в который впадают каналы выносящих артерий, выпуклости, соответствующие положению орбит и слуховых капсул, а также отверстия для нервов, иннервировавших жаберные мешки. Из расположения этих нервов видно, что у цефаласпид имелись функционирующие гиоидные (между гиоидной и челюстной дугой) и мандибулярные (между челюстной и предчелюстной дугой) жаберные мешки. Следовательно, у них передние дуги еще сохраняли свое первичное назначение межжаберных пере-

городок и не были превращены в челюстную и гиоидную дугу (бесчелюстные!). Задняя стенка полости прободена большим отверстием для пищевода и меньшим — для артериального ствола.

Благодаря костным выстилкам всех полостей и каналов черепа цефаласпид, их внутреннее

строение изучено с большой детальностью. Форма черепной полости показывает, что головной мозг имел почти то же строение, что и у миноги. Носовая капсула непарная и расположена впереди переднего мозга. Под ней лежал гипофизный мешок. Характерно наличие нескольких пар крупных каналов, идущих от ушной полости к дорзальному и латеральным полям. Э. Стеншё (Stensiö, 1927) приписывал им функцию иннервации электрических органов, за которые он принимал указанные поля. Однако объем этих полей слишком мал для помещения электрических органов, а каналы непропорционально мощны. Большинство авторов считает эти поля особыми органами чувств, связанными с системой боковой

линии. Наиболее правдоподобно предположение Д. М. С. Уотсона (Watson, 1954), что каналы были заполнены эндолимфой и передавали органам равновесия колебания давления наружной среды на пластинки, свободно покрывавшие поля. В лабиринте цефаласпид, так же как у миног, имеется только два вертикальных

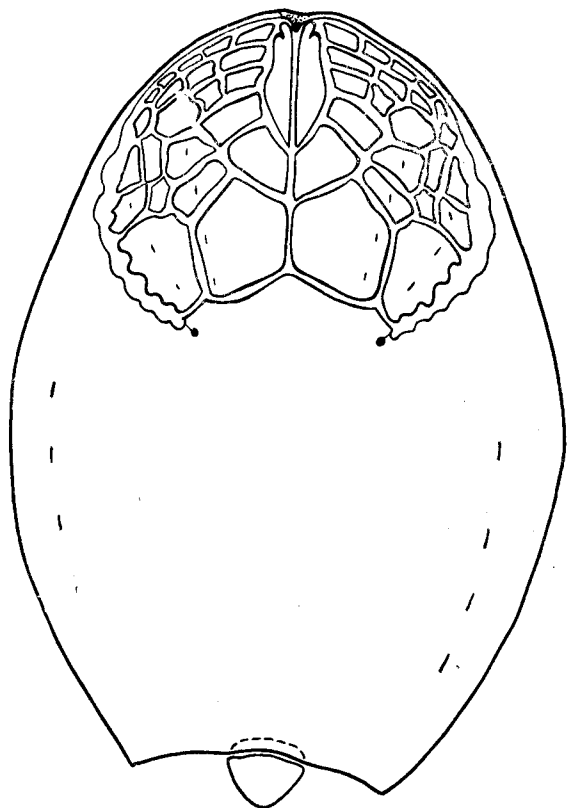


Рис. 11. *Tremataspis schmidti* Rohon, вентральная сторона панциря с продольной ротовой щелью и пластинками, покрывающими рото-жаберную полость; в.♀ силур (н. лудлоу, слои каарма), о-в Саарема (Robertson, 1938)

строение изучено с большой детальностью. Форма черепной полости показывает, что головной мозг имел почти то же строение, что и у миноги. Носовая капсула непарная и расположена впереди переднего мозга. Под ней лежал гипофизный мешок. Характерно наличие нескольких пар крупных каналов, идущих от ушной полости к дорзальному и латеральным полям. Э. Стеншё (Stensiö, 1927) приписывал им функцию иннервации электрических органов, за которые он принимал указанные поля. Однако объем этих полей слишком мал для помещения электрических органов, а каналы непропорционально мощны. Большинство авторов считает эти поля особыми органами чувств, связанными с системой боковой

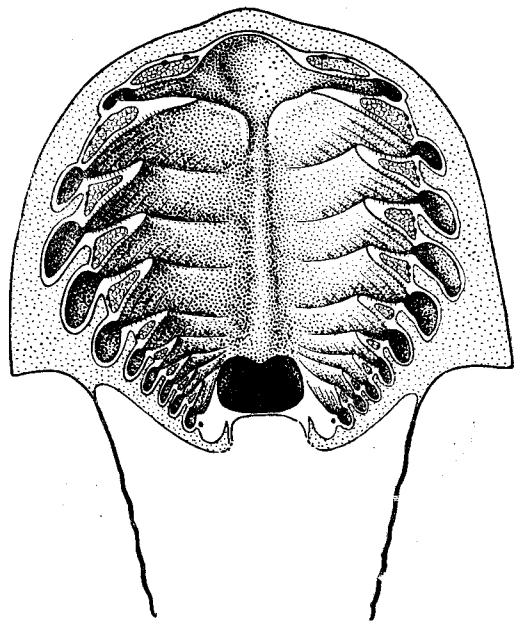


Рис. 12. *Kiaeraspis auchenaspidoides* Stensiö, вскрытая рото-жаберная полость с жаберными мешками и отверстием для пищевода, х 3,7; н. девон, Шпицберген (Stensiö, 1927)

полукружных канала, горизонтального нет (рис. 13)

Туловище покрыто вертикальными рядами чешуй, часто сливающихся в очень высокие узкие чешуи (рис. 14), так что имеется всего три продольных ряда на боках, из которых средний самый высокий. Может быть два спинных плавника, из которых первый обычно представлен только увеличенными коньковыми чешуями (рис. 15). На хвосте чешуи становятся мелкими и теряют правильность расположения. На плавниковых перепонках они образуют ряды подобно лепидотрихиям костных рыб. Хвост эпицеркный, у основания плавника пара небольших горизонтальных лопастей. Большинство имеет плоскую вентральную сторону и сильно выпуклую дорзальную, так что в поперечном сечении туловище треугольной формы.

У большинства силурийских и отчасти девонских остеофрагов (сем. Tremataspidae)

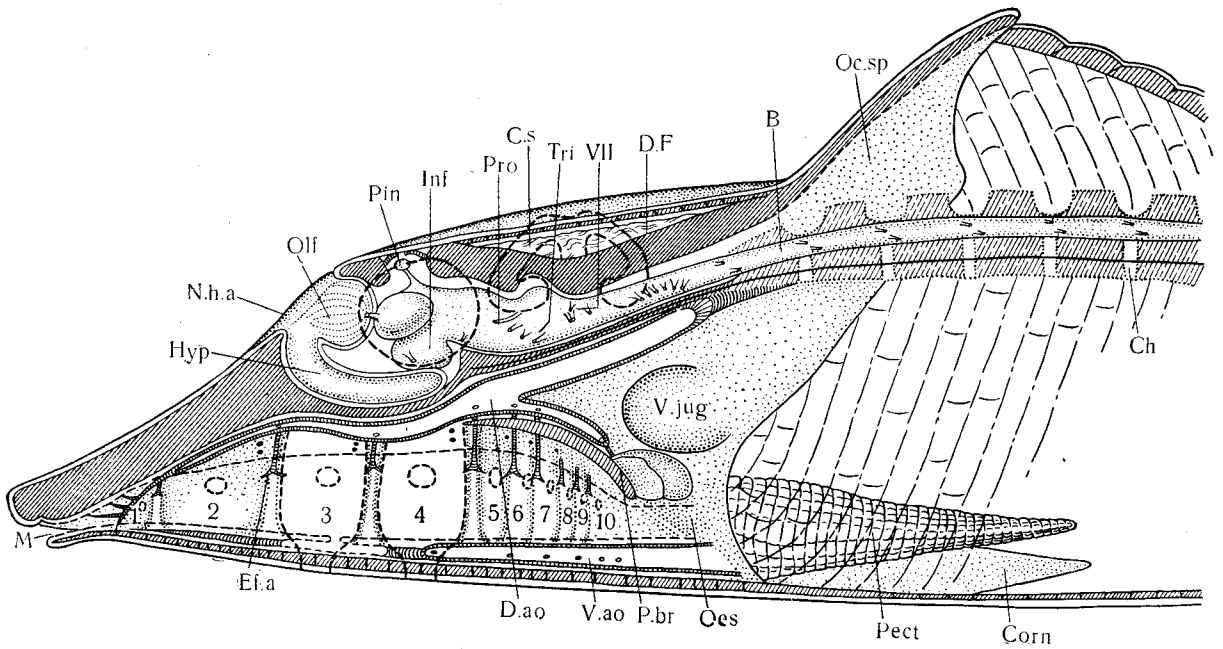


Рис. 13. *Cephalaspis hoeli* Stensiö, реконструкция продольного разреза передней части тела, $\times 9$

B — мозг; *Ch* — хорда; *Corn* — «рог»; *C. s* — полукружные каналы; *D. ao* — спинная аорта; *D. F* — дорзальное поле; *Ei. a* — выносящая жаберная артерия; *Hyp* — гипофиз; *Inf* — воронка; *M* — рот; *N. h. a* — назогипофизное отверстие; *Oc. sp* — затылочный шип; *Olf* — обонятельный орган;

P. br — постбранхиальная пластинка; *Pect* — грудной плавник; *Pin* — пинеальный орган; *Pro-nervus profundus*; *Tri* — тройничный нерв; *V. ao* — брюшная аорта; *V. jug* — вход яремной вены в полость тела; *VII* — лицевой нерв; 1—10 — жаберные мешки (Watson, 1954)



Рис. 14. *Hemicyclaspis munchisoni* (Egerton), вертикальная чешуя, сросшаяся из шести чешуй с радиальными каналами, $\times 10$; н. девон, Англия (Stensiö, 1932)

грудных плавников нет. У сем. Cephalaspididae они покрыты поперечными рядами чешуй, расположены в грудных синусах и защищены с боков выростами головного щита — рогами.

У сем. Ateleaspididae и Kiaeraspididae боковых рогов нет, хотя грудные плавники хорошо развиты (рис. 16).

Принципы систематики

Более ранние представления о положении остеоотраков в системе изложены в истории изучения. В четвертом издании «Основ» К. Циттеля (Broili u. Schlosser, 1923) мы встречаем Osteostraci еще в качестве одного из четырех отрядов Placodermi и в составе двух семейств, Cephalaspidae и Tremataspidae. Во втором английском издании (Woodward, 1932) только прибавляется еще одно семейство — Ateleaspididae.

В более современных системах класс Agnatha делится на два подкласса, Cephalaspidomorphi и Pteraspidomorphi, и отряд Osteostraci в первом из них включает четыре семейства: Tremataspidae, Dartmuthiidae, Oeselaspidae, Cephalaspidae (Romer, 1945).

В классификации Л. С. Берга (1940) остеоотраки выделены уже в особый класс Cephalo-

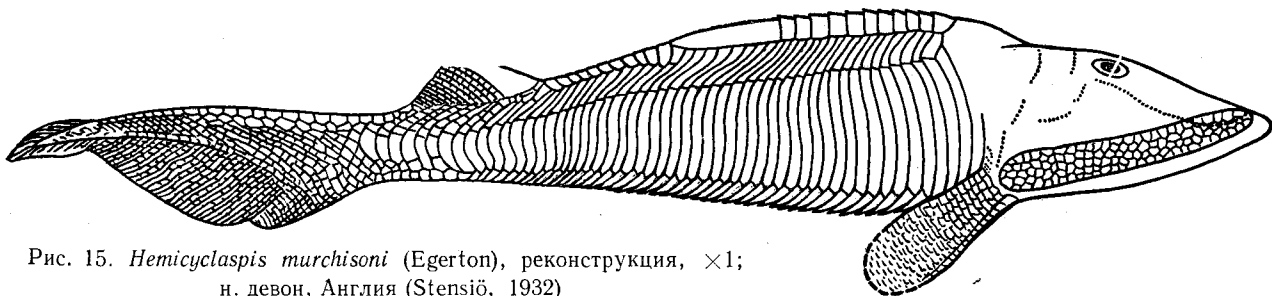


Рис. 15. *Hemicyclaspis murchisoni* (Egerton), реконструкция, $\times 1$;
н. девон, Англия (Stensiö, 1932)

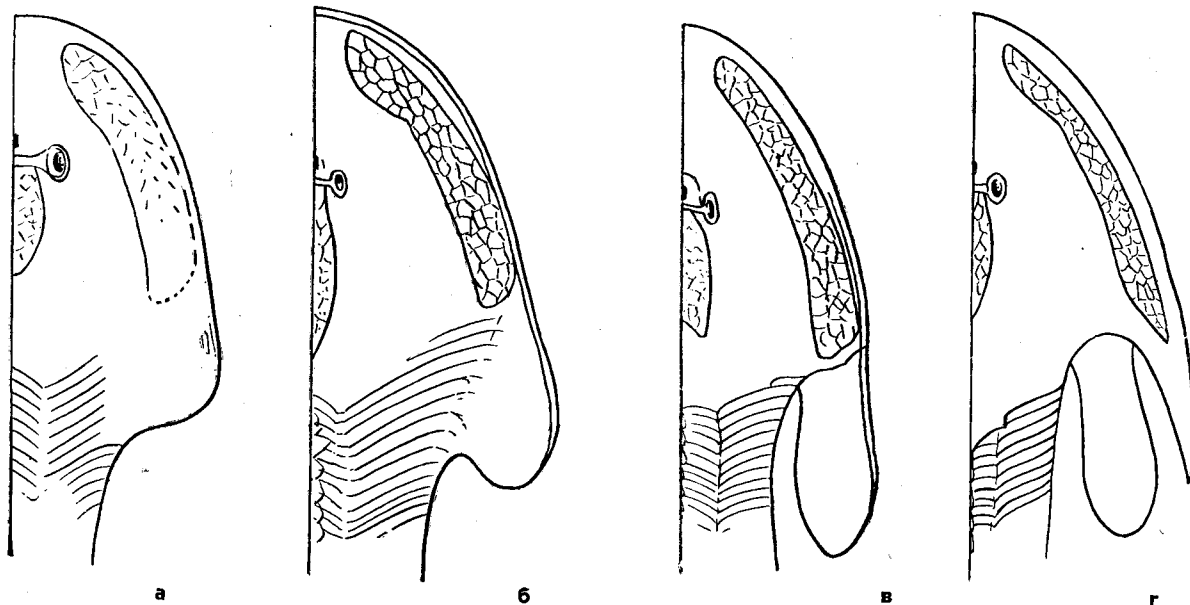


Рис. 16. Развитие грудных плавников в морфологическом ряде цефаласпид

а — *Ateleaspis tessellata* Traquair; б — *Aceraspis robusta* Kiaer; в — *Hemicyclaspis murchisoni* (Egerton); г — *Cephalaspis* sp. (Heintz, 1939)

spides с двумя отрядами, Cephalaspidiformes и Tremataspidiformes. Первый включает шесть семейств: Cephalaspidae, Boreaspidae, Thyestidae, Didymaspidae, Sclerodidae, Dartmuthiidae, второй — два: Tremataspidae и Oeselaspidae. Эта классификация основана на очень незначительном числе признаков, не имеющих существенного значения (например, число пар боковых полей), и уже не соответствует современным данным.

Наилучшую для своего времени классификацию, основанную на внешнем строении и геологическом распространении, дал Р. Денисон (Denison, 1951). Он выделяет наиболее древнюю группу остеостраков, с длинным панцирем, без грудных плавников и рогов, в сем. Tremataspidae и различает в последнем четыре подсемей-

ства, из которых только одно, Didymaspinae, доживает до раннего девона. Формы с коротким панцирем, грудными плавниками и рогами объединяет сем. Cephalaspidae с двумя подсемействами. Формы с длинным панцирем, грудными синусами и плавниками, но без рогов — сем. Kiaeraspidae (впоследствии к ним были присоединены своеобразные рода со Шлицбергена с постепенно укорачивающимся панцирем). Формы с коротким панцирем, без рогов, но с грудными плавниками составили семейство Ateleaspidae. В особое семейство выделился род *Sclerodus* с длинными рогами и отверстиями в боковых частях панциря.

Переисследование Osteostraci, произведенное Э. Стеншё (Stensiö, 1958), привело этого автора к созданию совершенно новой классификации,

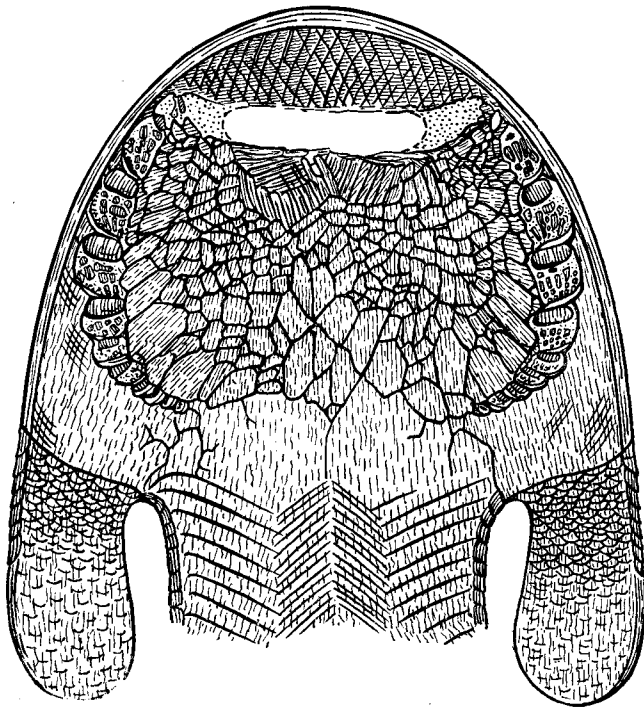


Рис. 17. *Hirella gracilis* (Kjaer), вентральная сторона головы, $\times 3,6$; н. девон (даунтон), Норвегия (Heintz, 1939)

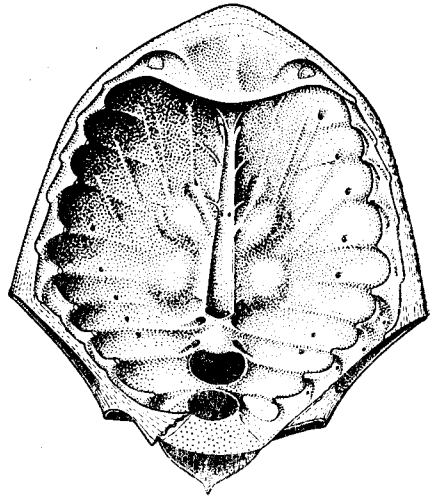


Рис. 19. *Nectaspis areolata* Wängsjö, рото-жаберная полость, $\times 2,5$; н. девон, Шпицберген (Stensiö, 1958)

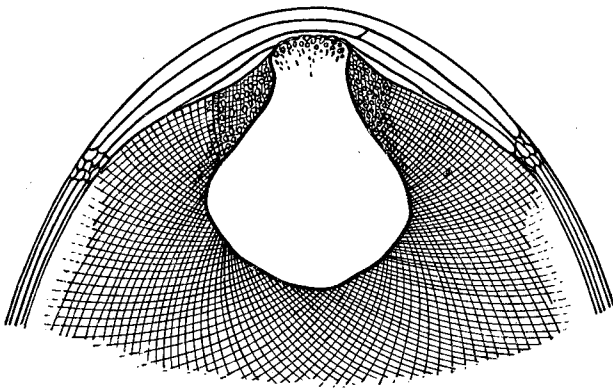


Рис. 18. *Aceraspis robusta* Kjaer, грушевидное ротовое отверстие, $\times 1,2$; н. девон (даунтон), Норвегия (Heintz, 1939)

основанной на строении рта и жаберного аппарата. Выяснилось, например, что весьма сходные по внешнему облику (обычно представленные только головным щитом) формы чрезвычайно богатого видами рода *Cephalaspis* по устройству крыши рото-жаберной полости должны принадлежать даже разным отрядам. Все Osteostraci разделены на три отряда: Orthobranchiata с поперечным ртом (рис. 17), Oligo-

branchiata с продольным ртом (рис. 18) и Nectaspiformes с вероятно круглым ртом (рис. 19). Эти отряды обнимают 18 семейств и только немного больше родов, что ясно показывает нереальность этих семейств. Восемь родов автор не смог отнести к каким-либо семействам, а родовая принадлежность большинства видов

Cephalaspis не установлена. Все это показывает, что система Стеншё, основанная на признаках, изучение которых у большинства Osteostraci невозможно по причине недостаточной сохранности, и совершенно игнорирующая геологический возраст отдельных групп, практически неприменима и может быть использована только отчасти. В настоящем томе сделана попытка использовать данные как Стеншё, так и Денисона.

Историческое развитие

Древнейшие известные представители Osteostraci, составляющие фауну горизонта каарма нижнего лудлоу о-ва Саарема, принадлежат установленной Стеншё группе Oligobranchiata, у которой предполагается наличие более или менее развитого языка-тёрки. Большинство из них относится к нашему отряду Tremataspidida, лишены грудных плавников и обладают длинным панцирем, покрывающим значительную часть туловища и образующим парную вентро-латеральную складку, в которой хотят видеть парную плавниковую складку. Три рода с коротким панцирем и грудными плавниками по строению рото-жаберной полости относятся к той же

группе Oligobranchiata. Последняя продолжает еще существовать в раннем девоне, когда к ней присоединяется группа Orthobranchiata (отряд Kiaeraspidida).

Таким образом, геологическая последовательность говорит в пользу взгляда, развиваемого, например, Т. Вестоллом (Westoll, 1958), что грудные плавники произошли из парной боковой складки, у примитивных форм выраженной в виде складки наружного скелета. С точки зрения Э. Стеншё (Stensiö, 1958), наоборот, более поздний отряд Kiaeraspidida, с поперечным ртом, без языка и с грудными плавниками, является примитивным, и в ходе эволюции развивается язык и редуцируются грудные плавники в связи с удлинением панциря.

При попытке выяснить филогенетические соотношения внутри подкласса Osteostraci и согласовать их с временем появления отдельных групп надо учесть следующие обстоятельства.

1) Мало вероятно, чтобы язык-тёрка развился независимо у Osteostraci, Petromyzontida и Anaspida, как это вытекает из взглядов Стеншё (Stensiö, 1958, стр. 236). Легче представить, что он имелся у общих предков этих трех групп и был утрачен у части Osteostraci в связи с придонным образом жизни и питанием органическими веществами ила.

2) Tremataspidida с их незначительными размерами, неподвижным туловищем, отсутствием грудных плавников, менее развитыми чувствительными полями, более уплощенным телом имеют архаичный вид, и их происхождение от более высоко развитых (и геологически более молодых) киераспидид представляется более чем сомнительным.

3) Невероятно, чтобы уже появившиеся грудные плавники при удлинении панциря редуцировались и превратились обратно в неподвижную парную складку. На примере нынеживущих панцирных рыб мы видим, что развитие панциря, всегда образующегося срастанием более или менее мелких кожных окостенений, не препятствует сохранению парных плавников. То же самое имело место и у Placodermi, где в панцире всегда имеются отверстия для грудных плавников.

4) Вместе с тем нет необходимости ставить Tremataspididae в основание филогенетического древа Osteostraci. Поскольку одновременно с ними существовали формы с коротким панцирем и, может быть, даже с грудными плавниками, то можно с одинаковым успехом представить себе развитие остеостраков в двух направлениях от предков, парная плавниковая

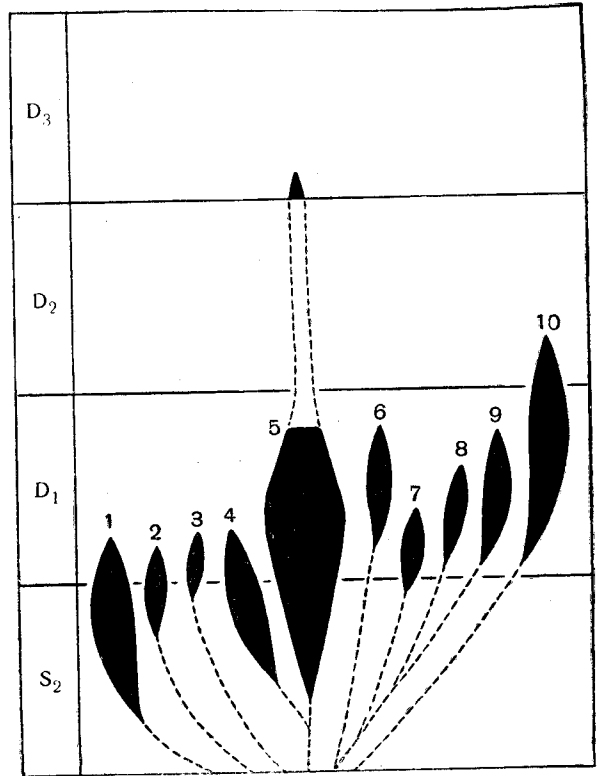


Рис. 20. Филогенетические отношения Osteostraci

1 — Tremataspididae; 2 — Tannuaspididae; 3 — Sclerodontidae; 4 — Ateleaspididae; 5 — Cephalaspididae; 6 — Kiaeraspididae; 7 — Hemicyclaspididae; 8 — Mimetaspididae; 9 — Benneviasspididae; 10 — Nectaspididae

складка которых имела только одну функцию — увеличивать поверхность сопротивления погружению тела, обладавшего слабо развитым хвостом и не имевшего рулей глубины. Ранняя линия эволюции (рис. 20) дала маленьких трематаспид, защищенных длинным панцирем и сохранивших неподвижную парную плавниковую складку в виде вентро-латерального канта. Эта линия была быстро вытеснена другой, более прогрессивной, выработавшей более мощные органы движения в виде миомеров туловища и грудных плавников и более развитые органы чувств в виде обширных дорзального и латеральных полей, соединенных большим количеством каналов с ушным лабиринтом.

Экология и тафономия

Форма тела подавляющего большинства Osteostraci, треугольного в разрезе, с плоской вентральной стороной, положение орбит и назогипофизного отверстия на самом высоком месте дорзальной стороны головы, нижний рот, эпиперхный хвостовой плавник, указывают, что

остеостраки вели придонный образ жизни. Они, вероятно, закапывались в жидкий ил, оставляя над его поверхностью макушку головы с глазами, назогипофизным отверстием и дорзальным полем, передававшим сигналы об изменении давления воды. На латеральные поля давление воды передавалось через слой ила. Пищей служили, вероятно, органические вещества ила вместе с мелкими обитателями его. Формы с языком-тёркой могли, вероятно, раздавливать раковины, например лингул, и панцири мелких членистоногих, однако к нападению на крупных рыб и других животных, подобно круглоротым и, возможно, анаспидам, остеостраки не переходили, так как язык у них не достигал высокого развития.

В то время как древняя группа остеостраков, *Tremataspida*, были маленькими, малоподвижными животными (длинный панцирь и короткий хвост), позднейшие формы обладали гораздо более высокой подвижностью, владея грудными плавниками, высокими затылочными гребнями и рогами. Вместе с тем защиту от врагов (которыми были, по всей вероятности, крупные ракоскорпионы) они находили в сильно развитом, хотя и расчлененном, панцире, покрывавшем все тело, и в скрытном, зарывающемся образе жизни.

По данным, собранным Р. Денисоном (Denison, 1956), остеостраки обитали в пресных водах рек и озер и в солоноватоводных лагунах на протяжении всей своей истории от начала лудлоу вплоть до начала позднего девона. Единственным исключением является род *Sclerodus*, находимый только в краевых морских отложениях нижнего даунтона Англии.

В СССР к лагунным относятся знаменитые нижелудловские местонахождения о-ва Саарема, к дельтовым — подольский олд-ред, отлагавшийся после регрессии лудловско-даунтонского моря, и верхне-даунтонская ептарминская свита Северного Тимана. Морские отложения на границе силура и девона в Туве содержат многочисленные, но плохой сохранности остатки.

В большинстве случаев в ископаемом состоянии остеостраки представлены более или менее полными головными щитами. Целые экземпляры животных встречаются сравнительно редко (Англо-Уэльская пограничная область, окр. Осло в Норвегии). Часто находят и отдельные чешуи, которые в морских отложениях (кроме Тувы, также раннедевонский бассейн северо-запада Сибирской платформы) являются почти единственными остатками остеостраков.

Несмотря на многочисленность, виды остеостраков еще не получили настоящего значения в качестве руководящих ископаемых. Более ценны рода, имеющие часто весьма ограниченное вертикальное распространение. Так, все нижелудловские *Osteostraci* не встречаются вне горизонтов каарма или паадла. *Hemicyclaspis* дал свое имя зоне — нижнему даунтону. *Sclerodus* ограничен этой же зоной, *Auchenaspis* — верхней ее частью. *Didymaspis* характеризует верхний даунтон и основание диттона. *Cephalaspis* до его распада на три рода включал десятки видов, ограниченных нижним девоном, начиная с верхнего даунтона, и т. д. Таким образом, остеостраки наряду с другими группами девонских позвоночных могут быть использованы для достаточно детальной корреляции отложений, в первую очередь нижнего девона, к которому приурочено большинство родов.

Osteostraci сыграли крупную роль в истории палеозоологии. Посвященная им работа Э. Стеншё (Stensiö, 1927) составила эпоху в изучении ископаемых позвоночных, показав, что при известных условиях ископаемая группа может быть исследована почти с такой же степенью морфологической детальности, как современная. Этим условиям как раз удовлетворяли остеостраки благодаря наличию у них наряду с наружным скелетом перихондральных окостенений, выстилающих тонким слоем полости и каналы хрящевого черепа. Тонкая препаровка иглами под биноклем и метод серийных шлифовок позволили реконструировать нервную, кровеносную и дыхательную системы головы и плечевого пояса и показать чрезвычайное сходство в их строении между представителями вымершей в среднем палеозое группы и ныне живущими миногами, несмотря на разделяющее их время в 300 млн. лет, не представленное в геологической летописи какими-либо ископаемыми остатками бесчелюстных.

Примененная к другим группам ископаемых рыб эта методика дала также прекрасные результаты, углубив знание их морфологии. Дальнейшее же изучение остеостраков (Stensiö, 1932, 1958; Heintz, 1939; Denison, 1951; Wängsjö, 1952) показало, что эта группа много богаче разнообразными формами, чем можно было думать, и что под однообразной внешностью, обусловленной приспособлением к бентическому существованию, кроется различное внутреннее строение и различные адаптации, все еще не достаточно выясненные.

ОТРЯД TREMATASPIDIDA (OLIGOBANCHIATA PARTIM)

Ротовое отверстие, где известно (*Tremataspis*), продольное. Углубления для передних жаберных мешков косые, направлены вперед и латерально от гребня дорзальной аорты. Углубления 6—11-го жаберных мешков сближены друг с другом у постбранхиальной перегородки, сильно уменьшаясь в размерах кзади, направлены косо назад и латерально. Головной щит длинный, включает ряд метамер туловища, простирается иногда до анального отверстия. Боковые поля короткие, 1—2 пары, ведущих к ним каналов меньше, чем у *Cephalaspidida*. Грудных плавников нет, синусов и рогов нет или они зачаточны. В. силур — н. девон. Три семейства: *Tremataspidae*, *Tannuaspidae* и *Sclerodontidae*.

СЕМЕЙСТВО TREMATASPIDIDAE
WOODWARD, 1891

Длинный нередуцированный головно-туловищный щит, отношение постпинеальной длины к длине дорзального поля больше 2,8. Относительно короткие боковые поля (меньше, чем в 2,2 раза длиннее дорзального); ведущие к ним каналы сравнительно немногочисленны (3—5). Грудные плавники и синусы отсутствуют или зачаточны. В. силур — н. девон. Пять подсемейств: *Tremataspinae*, *Dartmuthiinae*, *Oeselaspidinae*, *Didymaspinae*, *Timanaspinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО TREMATASPIDINAE
WOODWARD, 1891

(*nom. transl. Denison, 1951*,
ex Tremataspidae Woodward, 1891)

Головно-туловищный щит очень длинный, покрывает грудную и брюшную области, отношение постпинеальной длины его к длине дорзального поля 4,2—4,8, очень короткой препинеальной — 1,1. Анальное отверстие непосредственно за задним краем вентрального щита. Две пары коротких боковых полей, общей длиной в 1,2 раза больше длины дорзального поля с тремя каналами: два — к переднему, один — к заднему. Синусов и рогов нет. Вентролатеральный гребень («боковая складка») слабо развит. Экзоскелет хорошо развит, с нередуцированным поверхностным слоем, простой сетью чувствительных каналов и неспециализованной системой сосудистых каналов. В. силур.

Tremataspis Schmidt, 1866 (? *Stigmolepis*, *Odontotodus*, *Melittomalepis* Pander, 1856, *nom.*

dubia). Тип рода — *T. schmidti* Rohon, 1892; в. силур (н. лудлоу, гор. каарма) о-ва Саарема. Головно-туловищный щит около 3 см в длину, гладкий, с мелкими порами, с несколькими плоскими бугорками. Рото-жаберная

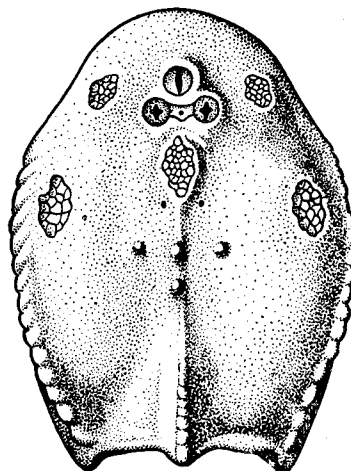


Рис. 21. *Tremataspis schmidti* Rohon, дорзальная сторона панциря, $\times 2$; в. силур (н. лудлоу, слон каарма), о-в Саарема (Быстров, 1955)

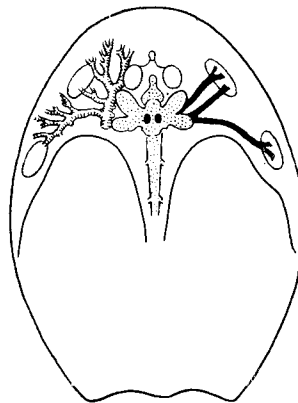


Рис. 22. *Tremataspis mammillata* Patten, схема строения кровеносной системы и «электрических нервов» (черные) $\times 1,5$; в. силур (н. лудлоу, слон паадла), о-в Саарема (Denison, 1951)

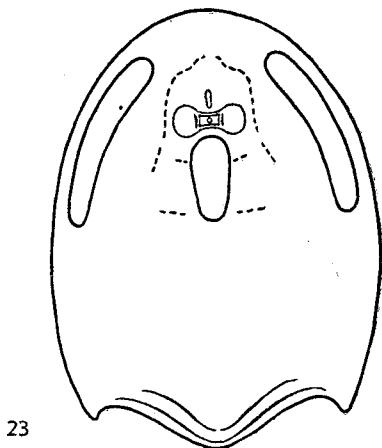
полость покрыта симметричными крупными пластинками. Хорошо окостеневший эндокраний, сильно развиты склеротикальные кольца. Туловище овальное в сечении, первый спинной

плавник не развит (рис. 2, 11, 21, 22; табл. II, фиг. 4). Четыре вида. В. силур (н. лудлоу) о-ва Саарема.

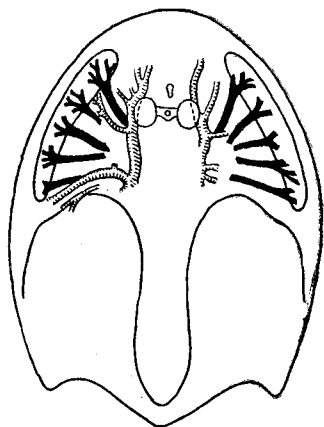
ПОДСЕМЕЙСТВО DARTMUTHIINAE
ROBERTSON, 1935

(nom. transl. Denison, 1951,
ex *Dartmuthiidae* Robertson, 1935)

Головно-туловищный щит слегка укорочен, постпинеальная длина его больше длины дорзального поля в 2,9—3,6, препинеальная в 1,2 раза. Одна пара боковых полей, длиной 2,0—2,2 длины дорзального поля; к ним ведет



23



24

Рис. 23, 24. *Dartmuthia gemmifera* Patten

23 — дорзальная сторона панциря, $\times 1,2$; 24 — «электрические нервы» и кровеносные сосуды, $\times 1,1$; в. силур (н. лудлоу, слон паадла), о-в Саарема (Denison, 1951)

по пять каналов, первые два соединены на всем протяжении до границы поля (*Dartmuthia*). Синусов и рогов нет, но боковая складка хорошо развита. Поверхностный слой экзоскелета частично или полностью редуцирован. В. силур.

Dartmuthia Patten, 1931. Тип рода — *D. gemmifera* Pat., 1931; в. силур (н. лудлоу, гор.

паадла) о-ва Саарема. Сравнительно более широкий головно-туловищный щит около 5 см длиной: отношение расстояния между задне-боковыми углами боковых полей и длиной дорзального поля 3,2. Боковые поля в 2 раза длиннее дорзального. Спинная сторона покрыта рядами блестящих бугорков, между которыми лежит мозаика плоских тессер, разделенных щелями, ведущими в чувствительные каналы (рис. 4, 23, 24; табл. I, фиг. 3). Один вид.

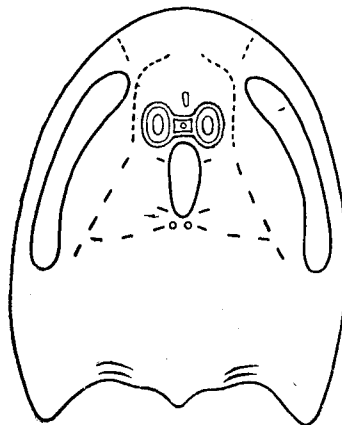


Рис. 25. *Saaremaaspis mickwitzi* (Rohon), дорзальная сторона панциря, $\times 1,9$; в. силур (н. лудлоу, слон каарма), о-в Саарема (Denison, 1951)

Saaremaaspis Robertson, 1938 (? *Dictyolepis*, *Dasylepis* Pander, 1856, nom. dubia; *Rotsiküllaspis* Robertson, 1938). Тип рода — *Tremataspis mickwitzi* Rohon, 1892; в. силур (н. лудлоу, гор. каарма) о-ва Саарема. Более узкий головно-туловищный щит около 3 см длиной: отношение расстояния между задне-боковыми углами боковых полей и длиной дорзального поля 3,1. Боковые поля в 2,2 раза длиннее дорзального. Панцирь сплошь покрыт мелкими бугорками (рис. 25; табл. I, фиг. 4). Один вид.

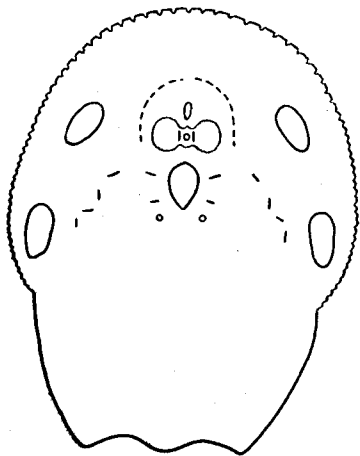
ПОДСЕМЕЙСТВО OESELASPIDINAE
ROBERTSON, 1935

(nom. transl. Denison, 1951,
ex *Oeselaspidae* Robertson, 1935)

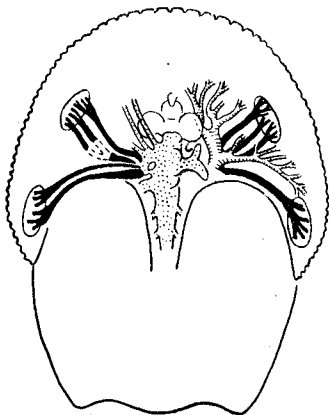
Головно-туловищный щит длинный и умеренно широкий, расстояние между задне-боковыми углами боковых полей в 3,9 раза больше длины дорзального поля. Постпинеальная длина щита в 3,9, а препинеальная в 1,6 раза длиннее дорзального поля. Две пары боковых полей общей длиной 1,3 длины дорзального поля, к ним ведут 4—5 каналов. Боковая складка сильно развита впереди, но редуцирована позади боковых полей, где имеется подобие грудных

синусов. Поверхностный слой экзоскелета (кроме отдельных крупных бугорков) и часть среднего слоя редуцированы. В. силур.

Oeselaspis Robertson, 1935 (? *Trachylepis* Pander, 1856, nom. dub.). Тип рода — *Didymaspis*



26



27

Рис. 26, 27. *Oeselaspis pustulata* (Patten), $\times 2$

26 — дорзальная сторона панциря; 27 — расположение «электрических нервов» и кровеносных сосудов; в. силур (н. лудлоу, слой паадла), о-в Саарема (Denison, 1951)

pustulata Patten, 1931; в. силур (н. лудлоу, гор. паадла) о-ва Саарема. Панцирь длиной около 3 см, покрыт мелкими острыми бугорками, остатками редуцированного среднего слоя, и крупными бугорками, в которых сохранился поверхностный слой (рис. 26, 27). Один вид.

ПОДСЕМЕЙСТВО DIDYMASPIDINAE
BERG, 1940

(nom. transl. Denison, 1951,
ex *Didymaspidae* Berg, 1940)

Головно-туловищный щит очень длинный и умеренно широкий, расстояние между задне-латеральными концами боковых полей в 4,5 раза

больше длины дорзального щита. Постпинеальная длина в 5, препинеальная в 1,8 раза длиннее дорзального поля. Одна пара боковых полей, в 2,2 раза длиннее дорзального. Число каналов к ним 4—5. Имеются маленькие грудные синусы. Поверхностный слой и часть среднего редуцированы. Н. девон.

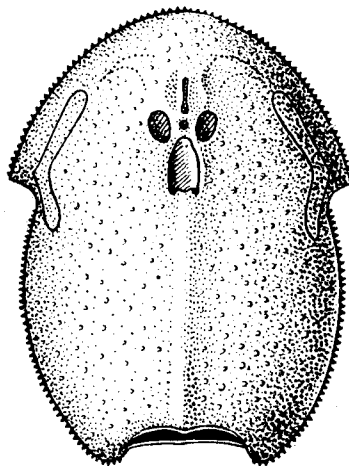


Рис. 28. *Didymaspis grinrodi* Lankester, дорзальная сторона панциря, $\times 1,6$; н. девон (в. даунтон), Англия (Stensjö, 1932)

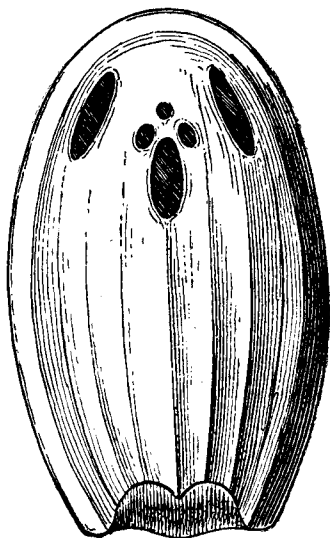
Didymaspis Lankester, 1867. Тип рода — *D. grinrodi* Lank., 1867; н. девон (в. даунтон) Англии. Панцирь около 3 см длиной, покрыт плотно расположенными коническими бугорками. Грудные синусы на уровне задних концов боковых полей. Туловище уплощенное, нижняя поверхность слегка вогнутая (рис. 28; табл. 1, фиг. 5). Один вид. В. даунтон Англии и С. Тимана.

ПОДСЕМЕЙСТВО TIMANASPIDINAE
OBRUCHEV, 1962

Головно-туловищный щит длинный и узкий; расстояние между задне-боковыми углами латеральных полей в 2,9 раза больше длины дорзального поля, постпинеальная длина в 4,1, препинеальная в 1,4 раза больше длины дорзального поля. Одна пара боковых полей, в 1,3 раза длиннее дорзального. Боковая складка сильно развита вокруг всего щита. Н. девон.

Timanaspidis Obruchev, 1962. Тип рода — *T. kossovii* Obr., 1962; н. девон (в. даунтон, елгарминская свита) С. Тимана. Сравнительно крупные формы, длина панциря до 7 см. Панцирь покрыт продольными гребешками, на спинной стороне выделяются семь более крупных, состоящих из удлиненных бугорков. Латеральные поля впереди, не достигают уровня заднего

конца дорзального. Вентральная сторона плоская, дорзальная сильно выпуклая (рис. 29; табл. II, фиг. 2). Один вид.



0 2 см

Рис. 29. *Timanaspis kossovoii* Obruchev, реконструкция дорзальной стороны панциря, $\times 1$; н. девон (в. даунтон), р. Великая, С. Тиман (Коссовой и Обручев, 1962)

СЕМЕЙСТВО TANNUASPIDIDAE OBRUCHEV, FAM. NOV.

Аберрантные формы невыясненной принадлежности. Головной щит почти овальный.

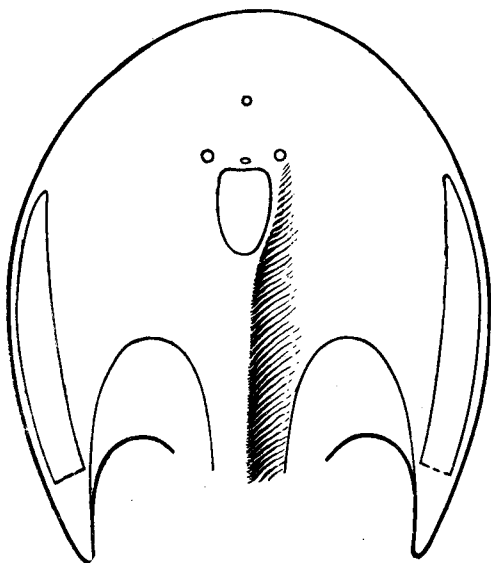


Рис. 30. *Tannuaspidis levenkoi* Obruchev, реконструкция дорзальной стороны панциря, $\times 1$; н. девон, Тува (Обручев, 1956)

Постпинеальная длина не менее чем в 3,7, а препинеальная только в 1,7 раза больше длины дорзального поля. Боковые поля в 3,3 раза длиннее короткого дорзального, в отличие от всех *Osteostraci* не доходят впереди до линии орбит. Необыкновенно маленькие орбиты и назогипофизное отверстие. Затылочный гребень невысокий. Есть небольшие рога и грудные синусы. В. силур — н. девон.

Tannuaspidis Obruchev, 1955. Тип рода — *T. levenkoi* Обр., 1956; в. силур — н. девон (хондергейская и самагалтайская свиты) Тувы. Головной щит покрыт звездчатыми бугорками, чешуи — продольными гребешками. Чешуи квадратные и удлиненные, высокие боковые не наблюдались (рис. 30; табл. I, фиг. 7, 8). Один вид.

СЕМЕЙСТВО SCLERODONTIDAE BERG, 1940

Аберрантные формы неясной принадлежности. Головной щит треугольный. Краевая складка прободена четырьмя отверстиями с каждой стороны и продолжается в длиннейшие рога, вдвое превосходящие длину щита. Латеральные поля короткие, первые два канала

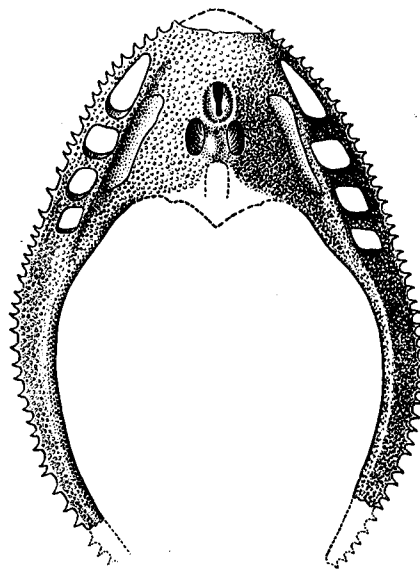


Рис. 31. *Sclerodus pustuliferus* Agassiz, дорзальная сторона панциря, $\times 1,3$; н. девон, Англия (Stensiö, 1932)

к ним слиты. Наружный слой кости с чувствительными каналами редуцирован, сосудистые каналы среднего слоя не имеют радиального расположения. Щит не подразделен на тессеры. Н. девон.

Sclerodus Agassiz, 1839 (*Eukeraspis* Lankester, 1870, partim). Тип рода — *S. pustuliferus* Ag., 1839; н. девон (даунтон) Англии. Небольшие формы (длина головного щита без рогов около

20 мм, ширина 36 мм, длина с рогами 50 мм). Щит покрыт низкими бугорками. Край боковой складки зазубрен (рис. 31). Один вид.

ОТРЯД CEPHALASPIDIDA (OLIGOBANCHIATA PARTIM)

Ротовое отверстие и жаберные мешки как у Tremataspidida. Головной щит короткий, не включает или включает только несколько туловищных метамер. Боковые поля длинные, одна пара; каналы к ним более многочисленны (5—6). Есть грудные плавники и синусы, рога отсутствуют или развиты. В. силур — в. девон. Два семейства: Ateleaspididae и Cephalaspididae.

СЕМЕЙСТВО ATELEASPIDIDAE TRAQUAIR, 1899

(*Aceraspididae* Stensiö, 1958)

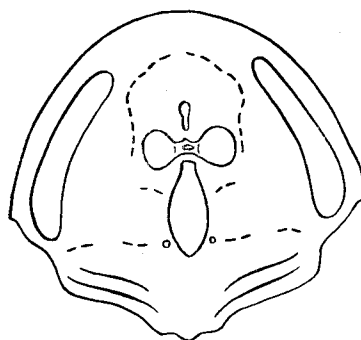
Головной щит короткий и сравнительно узкий: отношение ширины между концами боковых полей к длине дорзального поля 2,8—3,7. Отношение постпинеальной длины к длине дорзального поля 1,4—2,0, препинеальной 1,3—1,6. Боковые поля умеренной длины — в 2—3 раза длиннее дорзального. Грудные плавники короткие, рогов нет, синусы слабо выражены. Спинных плавников два. Задний край головного щита вогнутый (кроме *Witaaspis*), без гребня и острия. В. силур — н. девон.

Witaaspis Robertson, 1939. Тип рода — *Cephalaspis schrenkii* Pander, 1856; в. силур (н. лудлоу, гор. каарма) о-ва Саарема. Мелкие формы. Длина головного щита до 17 мм, ширина около 20 мм; несколько туловищных метамер слито с ним, постпинеальная длина в 2 раза больше длины дорзального поля. Латеральные поля сравнительно короткие, в 2 раза длиннее дорзального. Первые два ведущих к ним канала слиты, вторые два — частично. Поверхность щита густо покрыта мелкими бугорками, расположенными на шестиугольных тессерах, отсутствующих на краевой кайме (рис. 32, 33). Один вид.

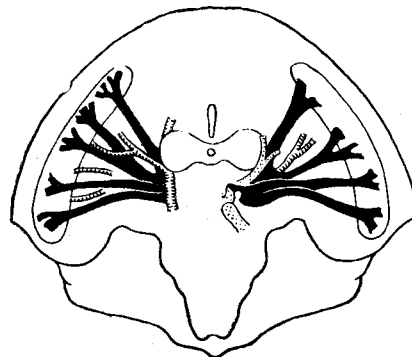
Ateleaspis Traquair, 1899. Тип рода — *A. tessellata* Traq., 1899; в. силур (в. лудлоу?) Шотландии. Сравнительно крупные формы, длина головного щита около 45 мм, ширина до 60 мм, общая длина до 20 см. Щит включает 2—3 туловищных метамера. Постпинеальная длина в 1,5 раза больше длины дорзального поля. Латеральные поля длинные и широкие, в 2 раза длиннее сравнительно короткого дорзального. Грудные плавники очень короткие, слабо выра-

женные. Два спинных плавника, первый без перепонки. Головной щит покрыт мелкими бугорками на тессерах (рис. 16 а). Один вид.

Aceraspis Kiaer, 1911. Тип рода — *A. robusta* Kiaer, 1911; н. девон (н. даунтон) Норвегии. Длина головного щита до 55 мм,



32



33

Рис. 32, 33. *Witaaspis schrenkii* Pander

32 — дорзальная сторона головы, X 2,3; 33 — расположение «электрических нервов» и кровеносных сосудов, X 3; в. силур (н. лудлоу, слои каарма), о-в Саарема (Denison, 1951)

ширина до 60 мм, общая длина 16—18 см. Ротовое отверстие грушевидное, сужается кпереди. Вентральная сторона головы покрыта мелкими чешуйками. Боковые поля длинные и широкие, в 1,7 раза длиннее очень длинного дорзального. Головной щит включает 2—3 туловищных метамера. Постпинеальная длина только чуть больше длины дорзального поля. Грудные плавники короткие, с длинным основанием,

с фулькрами по наружному краю. Два спинных плавника, с фулькрами на переднем крае. Головной щит покрыт бугорками, чешуи — продольными гребешками (рис. 16б; табл. II, фиг. 3). Один вид.

? *Tuvaspis* Obruchev, 1956. Тип рода — *T. margaritae* Obr., 1956; н. девон (самагалтайская свита?) Тувы. Мало известный род. Головной щит покрыт чередующимися крупными и мелкими звездчатыми бугорками с разветвленными лучами, чешуи квадратные с продольными гребешками (табл. I, фиг. 1, 2). Один вид.

СЕМЕЙСТВО CEPHALASPIDIDAE AGASSIZ, 1843

(*Zenaspidae*, *Pattenaspidae*,
Stensiö, 1958)

Головной щит широкий: ширина между концами боковых полей в 3,7—7,3 раза больше длины дорзального поля. Постпинеальная длина в 1,9—3,4 раза больше длины дорзального поля, препинеальная мала у силурийских родов (1,3—1,5 длины дорзального поля), велика у девонских (2,2—2,5). Боковые поля короткие у лудловских форм (в 1,9—2,4 раза длиннее короткого дорзального), длинные у девонских (3,8—5,3). Грудные плавники длинные (редко сохраняются). Рога всегда есть, синусы хорошо выражены. Первый спинной плавник в виде гребня коньковых чешуй. Задний край головного щита выпуклый, с гребнем и острием. В. силур — основание верхнего девона. Расцвет в раннем девоне. Три подсемейства: *Thyestinae*, *Procephalaspidae*, *Cephalaspidae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО THYESTINAE BERG, 1940

(*nom. transl. Obruchev, hic*,
ex Thyestidae Berg, 1940)

Головной щит еще довольно длинный, включает 7—8 туловищных метамер. Постпинеальная длина в 2,5—3,4 раза больше длины дорзального поля, препинеальная невелика. Боковые поля короткие. Грудные плавники неизвестны. Висцеральный экзоскелет вентральной стороны из довольно крупных многоугольных пластинок. «Верхнечелюстная зубная пластинка» развита, треугольная. В. силур — н. девон.

Thyestes Eichwald, 1854. Тип рода — *T. verrucosus* Eichw., 1854; в. силур (н. лудлоу, гор. каарма) о-ва Саарема. Препинеальная длина в 1,3 раза больше длины дорзального поля, вдвое короче постпинеальной. Боковые поля в 1,3 раза длиннее дорзального. Рога короткие, далеко не достают уровня заднего края головного щита, не зазубрены, направлены не-

сколько в стороны. Грудные синусы мелкие. Дорзальное поле сзади закруглено. Задний край щита умеренно заострен, гребень (из слившихся бугорков) низкий. По сторонам гребня по три ряда крупных бугорков, окруженных

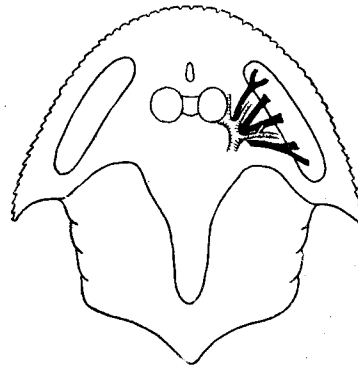


Рис. 34. *Thyestes verrucosus* Eichwald, расположение «электрических нервов» и кровеносных сосудов, $\times 2,2$; в. силур (н. лудлоу, слош каарма), о-в Саарема (Denison, 1951)

мельчайшими и разделенных мелкими. Верхний и большая часть среднего слоя кости редуцированы (рис. 6, 9, 34; табл. I, фиг. 6). Один вид.

Auchenaspis Egerton, 1857. Тип рода — *A. salteri* Egert., 1857; н. девон (н. даунтон) Англии. Боковые поля в 2,2 раза длиннее дорзального. Рога длинные, могут заходить за задний край щита, зазубрены на медиальной стороне, направлены назад. Грудные синусы глубокие. Дорзальное поле сзади вогнуто. Задний край щита слабо выпуклый, с вогнутостью посередине, острия нет. Гребень низкий. Ряды крупных бугорков нерезко выражены. Два вида. Н. даунтон Англии.

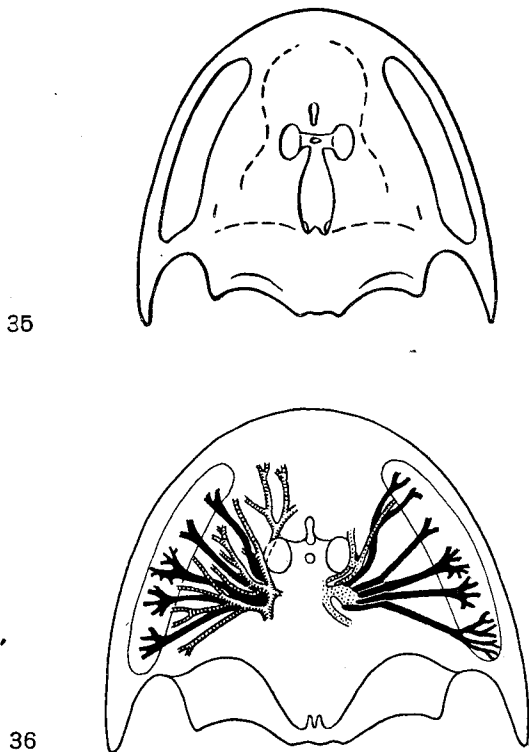
ПОДСЕМЕЙСТВО PROCEPHALASPIDINAE STENSIÖ, 1958

(*nom. transl. Obruchev, hic*,
ex Procephalaspidae Stensiö, 1958)

Головной щит короткий, включает 2—3 туловищных метамера. Постпинеальная длина в 1,9 раза больше длины дорзального поля, препинеальная невелика, боковые поля в 2,4 раза длиннее дорзального. Грудные плавники неизвестны. Рога короткие, но заходят за задний край щита. В. силур.

Procephalaspis Denison, 1951. Тип рода — *Cephalaspis oeselensis* Robertson, 1939; в. силур (н. лудлоу, гор. паадла) о-ва Саарема. Препинеальная длина в 1,5 раза больше длины дорзального поля и равна двум третям постпинеаль-

ной. Поверхностный и отчасти средний слой кости редуцированы, но сохранились в высоких крупных бугорках, окруженных мелкими (рис. 35—37). Один вид.



35

36

Рис. 35, 36. *Procephalaspis oeselensis* (Robertson)

35 — дорзальная сторона головы, $\times 1,5$; 36 — расположение «электрических нервов» и кровеносных сосудов, $\times 2$; в. силур (н. лудлоу, слой паадла), о-в Саарема (Denison, 1951)

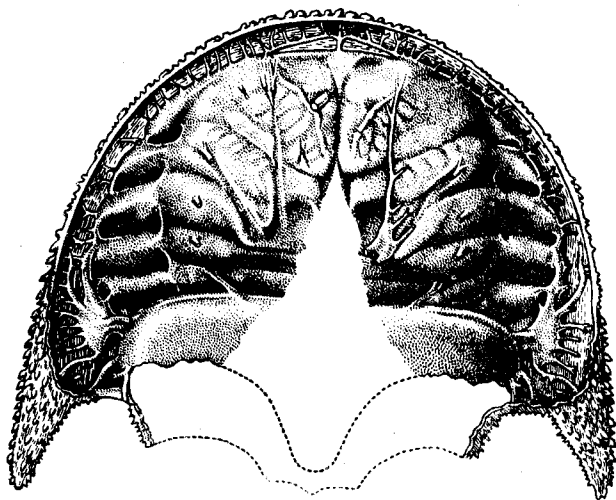


Рис. 37. *Procephalaspis oeselensis* (Robertson), жаберные мешки, венозные синусы и тройничный нерв, $\times 3$; в. силур (н. лудлоу, слой паадла), о-в Саарема (Stensiö, 1958)

ПОДСЕМЕЙСТВО CEPHALASPIDINAE
AGASSIZ, 1843

(nom. transl. Stensiö, 1932,
ex *Cephalaspides* Agassiz, 1843)

Головной щит короткий. Постпинеальная длина в 1,4—3,3 раза (обычно около 2 раз), препинеальная в 2,2—2,5 раза, латеральные

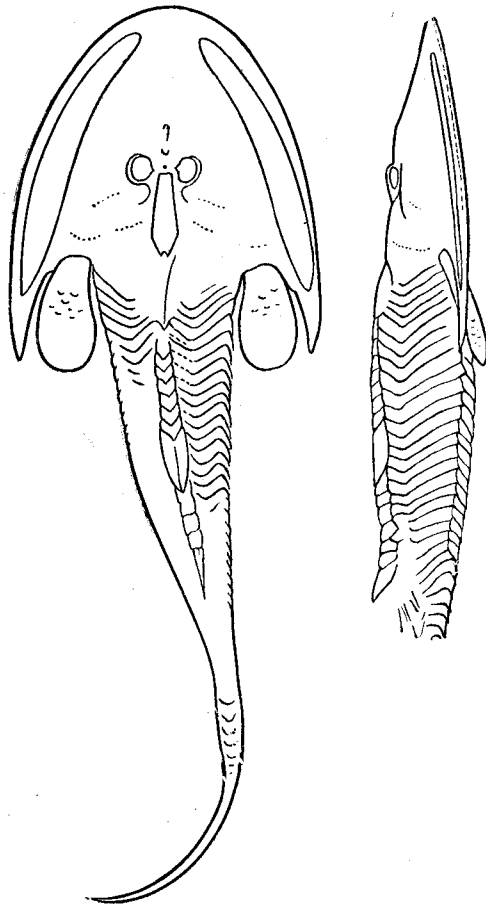


Рис. 38. *Cephalaspis lyelli* Agassiz, реконструкция сверху и сбоку, $\times 0,5$; н. девон, Англия (White, 1958)

поля в 3,8—5,3 раза длиннее дорзального поля. Грудные плавники длинные, синусы хорошо развиты, рога длинные, заходят за уровень заднего края щита. Последний выпуклый, с сильно развитым гребнем и острием. Н. девон — основание в. девона.

Cephalaspis Agassiz, 1835 (*Eucephalaspis*, *Zenaspis* Lankester, 1870; *Camptaspis* Branson et Mehl, 1931; *Scolenaspis* Jarvik, 1954). Тип рода — *C. lyelli* Ag., 1835; н. девон (диттон) Англии. Более или менее треугольный головной щит с хорошо развитыми рогами, направленными прямо назад или немного в стороны.

Затылочный гребень обычно высокий. Препинеальная длина равна или немного меньше постпинеальной. Боковые чешуи высокие. Поперечная ротовая выпуклость рото-жаберного свода слабо выражена. Верхне-челюстной зубной пластинки нет. Околоротовые углубления короткие и неглубокие (рис. 38). Много видов, родовая принадлежность большинства которых невыяснена. Н. девон Англии, Подолии, Тимана, З. Германии, Канады, США, Шпицбергена.

Pattenaspis Stensiö, 1958. Тип рода — *Cephalaspis whitei* St., 1932; н. девон (диттон) Англии. Как *Cephalaspis*, но поперечная ротовая выпуклость рото-жаберного свода развита и покрыта

мелкими зубными пластинками. Околоротовые углубления глубокие, треугольные. Число видов неизвестно. Н. девон Англии, Шпицбергена, Подолии.

? *Escuminaspis* Ørvig, 1957. Тип рода — *Cephalaspis laticeps* Traquair, 1890; низы в. девона Квебека, Канада. Ширина головного щита в 1,3 раза больше длины. Рога широкие. Постпинеальная длина в 3 раза, препинеальная в 2,5 раза больше длины дорзального поля. Два вида. Низы в. девона Канады.

? *Alaspis* Ørvig, 1957. Тип рода — *A. macrotuberculata* Ørvig, 1957; низы в. девона Квебека, Канада. Очень крупные формы, ширина головного щита до 20 см. Рога широкие. Один вид.

ОТРЯД KIAERASPIDIDA (ORTHOBRANCHIATA)

Ротовое отверстие, где известно, и углубления для передних жаберных мешков поперечные. Углубления 6—11-го мешков сближены друг с другом на постбранхиальной перегородке, сильно уменьшаясь в размерах кзади, направлены косо назад и латерально. Головной щит длинный у *Kiaeraspididae*, короткий у остальных. Латеральные поля длинные, но могут быть подразделены на короткие участки, первые два канала к ним слиты на большом протяжении. Рога направлены обычно больше в стороны, чем назад, грудные синусы нередко мелкие. Н. девон. Четыре семейства: *Kiaeraspididae*, *Hemicyclaspidae*, *Mimetaspidae*, *Venneviaspididae*.

СЕМЕЙСТВО KIAERASPIDIDAE STENSIÖ, 1932

(*nom. transl. Heintz, 1939,*
ex Kiaeraspinae Stensiö, 1932)

Головной щит длинный. Рога очень короткие, грудные синусы мелкие. Латеральные поля умеренной длины, задние концы их загибаются медиально, первые два канала к ним слиты почти по всей длине. Н. девон.

Kiaeraspis Stensiö, 1927. Тип рода — *K. auchenaspidoides* St., 1927; н. девон (верхи свиты ред-бей, в. диттон) Шпицбергена. Головной щит включает девять туловищных метамер. Постпинеальная длина в 2,7, препинеальная в 1,2 раза больше длины дорзального поля. Латеральные поля в 1,7 раза длиннее дорзального, иногда подразделены на два участка. Грудные синусы заметные (рис. 12, 39). Один вид.

Axinaspis Wängsjö, 1952. Тип. рода — *A. whitei* Wäng., 1952; н. девон (низы свиты вуд-бей, н. зиген) Шпицбергена. Постпинеаль-

ная длина в 3,2, препинеальная в 1,9 раза больше длины дорзального поля. Боковые поля разделены на два участка каждое. Рога выражены только углом в очертании щита. Грудные синусы совсем плоские (рис. 40). Один вид.

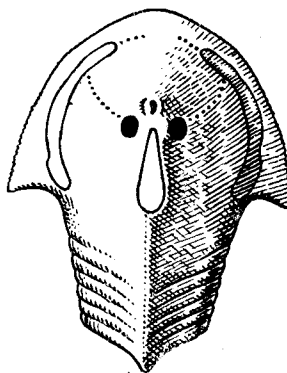


Рис. 39. *Kiaeraspis auchenaspidoides* Stensiö, дорзальная сторона, $\times 2$; н. девон, Шпицберген (Stensiö, 1958)

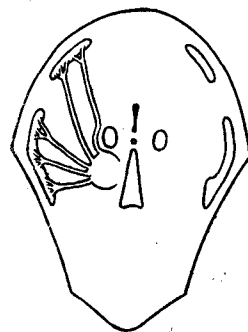


Рис. 40. *Axinaspis whitei* Wängsjö, дорзальная сторона головы и «электрические нервы», $\times 1$; н. девон, Шпицберген (Wängsjö, 1952)

СЕМЕЙСТВО HEMICYCLASPIDIDAE HEINTZ, 1939

(*nom. transl. Obruchev, hic,*
ex Hemicyclaspinae Heintz, 1939)
(*Hirellidae Stensiö, 1958*)

Головной щит умеренно длинный, включает несколько туловищных метамер. Рогов нет. Грудные плавники длинные, с латеральной стороны защищены фулькрами. Латеральные поля длинные и широкие. Первые два канала к ним

разделены уже на уровне орбит. Висцеральный экзоскелет ventральной стороны состоит из небольших пластинок. Н. девон.

Hemicyclaspis Lankester, 1870 (*Hemiteleaspis* Westoll, 1945). Тип рода — *Cephalaspis murchisoni* Egerton, 1857; н. девон (н. даунтон) Англии. Рыба длиной около 21 см. Постпинеальная длина в 1,4, препинеальная в 1,5 раза больше длины дорзального поля. Головной щит не замкнут на ventральной стороне позади ротожаберной области. Первый спинной плавник в виде гребня коньковых чешуй (рис. 8, 15). Два вида. Н. девон (н. даунтон) Англии и Норвегии.

Hirella Cossmann, 1920. Тип рода — *Micraspis gracilis* Kiaer, 1911, пом. ген. праеосс.; н. девон (н. даунтон) Норвегии. Общая длина до 9 см. Постпинеальная длина в 1,3, препинеальная в 1,1 раза больше длины дорзального поля. Первый спинной плавник развит (рис. 17). Один вид.

СЕМЕЙСТВО МИМЕТАСПИДИДАЕ STENSIÖ, 1958

Головной щит одинаковой длины и ширины, интерзональная часть короткая. Супраоральное

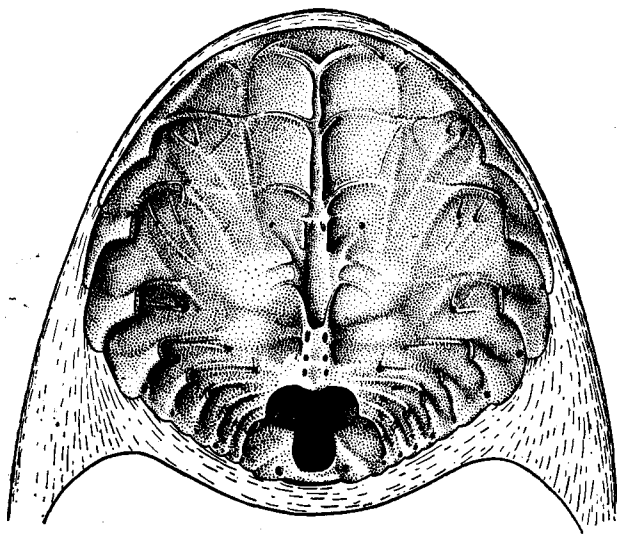


Рис. 41. *Mimetaspis exilis* (Wängsjö), рото-жаберная полость, $\times 4,3$; н. девон, Шпицберген (Stensiö, 1958)

поле коротко-треугольное. Рога длинные, направлены назад, заходя за линию заднего края интерзональной части. Первые два канала к латеральным полям разделены начиная от орбит. Грудные синусы хорошо развиты. Н. девон.

Mimetaspis Stensiö, 1958. Тип рода — *Cephalaspis hoeli* Stensiö, 1927; н. девон (верхи свиты ред-бей, в. диттон) Шпицбергена (рис. 41). Число видов неизвестно.

СЕМЕЙСТВО BENNEVIASPIDIDAE DENISON, 1951

(nom transl. Stensiö, 1958,
ex *Benneviaspinae* Denison, 1951)
(*Boreaspidae*, *Hoelaspidae*
Stensiö, 1958)

Головной щит короткий, за счет редукции интерзональной части. Постпинеальная длина в 1,7—2,8, препинеальная (без роstra) в 1,5—2,5 раза больше длины дорзального поля. Рога короткие или длинные, направлены обычно в стороны. Латеральное поле умеренной длины, в 2,6—4,3 раза длиннее дорзального. Первые два канала слиты почти на всем протяжении. Н. девон.

Securiaspis Stensiö, 1932. Тип рода — *S. kitchini* St., 1932; н. девон (ср. диттон) Англии. Постпинеальная и препинеальная части в 1,8, латеральные поля в 2,6 раза длиннее дорзального поля. Грудные синусы глубокие и широкие, рога направлены больше назад, чем в стороны, почти достигая линии заднего края интерзональной части. Четыре вида. Н. девон (ср. диттон) Англии, Шпицбергена, Подолии.

Stensiopelta Denison, 1951. Тип рода — *Cephalaspis woodwardi* Stensiö, 1932; н. девон (диттон) Англии. Постпинеальная часть в 2,8, препинеальная в 1,8, латеральные поля в 3,4 раза длиннее дорзального поля. Грудные синусы очень широкие, рога направлены одинаково в стороны и назад, длинные, узкие, заходят за уровень заднего края интерзональной части. Латеральные поля заходят в них. В начале слабого затылочного гребня есть короткий шип. Один вид. Диттон Англии и Подолии (?).

Tegaspis Wängsjö, 1952. Тип рода — *Cephalaspis kolleri* Stensiö, 1927; н. девон (верхи свиты ред-бей, ср. диттон) Шпицбергена. Крупные формы с широким головным щитом (длина до 15 см, ширина до 24 см). Постпинеальная часть в 2,2, препинеальная в 2,5, латеральные поля в 3,6 раза длиннее дорзального поля. Латеральные поля с медиальным отростком на заднем конце. Грудные синусы очень широкие, рога длинные, узкие, направлены назад, заходят за уровень заднего края интерзональной части. Один вид.

Ectinaspis Wängsjö, 1952. Тип рода — *E. heintzi* Wäng., 1952; н. девон (низы свиты ред-бей, н. диттон) Шпицбергена. Небольшие формы с очень широким головным щитом (длина 31 мм, ширина 65 мм). Постпинеальная и препинеаль-

ная части в 2,5, латеральные поля в 4,3 раза длиннее дорзального. Латеральные поля с маленьким медиальным отростком на заднем конце. Грудные синусы очень широкие и мелкие, рога заходят за уровень заднего края интерзональной части, направлены одинаково назад и в стороны. Один вид.

Benneviaspis Stensiö, 1927. Тип рода — *B. holtedahli* St., 1927; н. девон (верхи свиты ред-бей, ср. диттон) Шпицбергена. Небольшие до крупных формы с очень широким головным

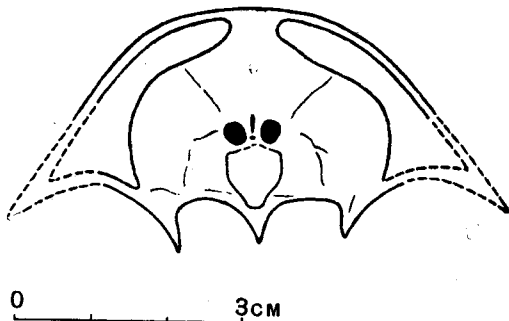


Рис. 42. *Benneviaspis holtedahli* Stensiö, дорзальная сторона головы, $\times 1$; н. девон, Шпицберген (Wängsjö, 1952)

щитом (длина 15—125 мм, ширина 37—300 мм). Постпинеальная длина в 1,3—2,0, препинеальная в 1,5—2,7 раза больше длины дорзального

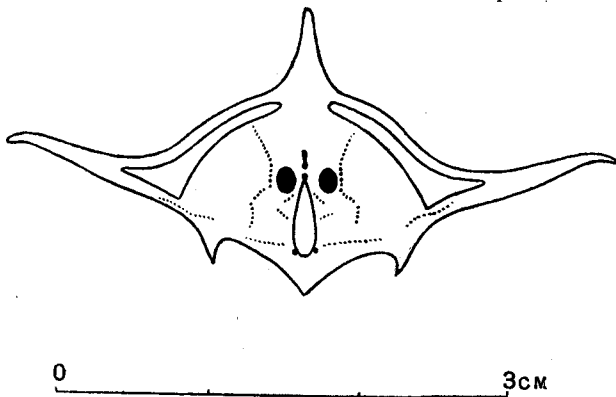


Рис. 43. *Hoelaspis angulata* Stensiö, дорзальная сторона головы, $\times 2$; н. девон, Шпицберген (Wängsjö, 1952)

поля. Латеральные поля с коротким или длинным медиальным отростком на заднем конце. Грудные синусы очень мелкие и широкие, рога направлены больше в стороны, не заходят за линию заднего края интерзональной части. Последняя, кроме срединного острия, имеет два латеральных (рис. 42). Восемь видов. Н. девон

(ср.— в. диттон) Шпицбергена, Англии, Северной Земли, Подолии.

Hoelaspis Stensiö, 1927. Тип рода — *H. angulata* St., 1927; н. девон (верхи свиты ред-бей, ср. диттон) Шпицбергена. Мелкие формы с очень широким головным щитом (длина 16—20, ширина 33—40 мм). Постпинеальная часть в 1,5, препинеальная (без ростра) в 2,2, латеральные поля в 2,2 раза длиннее дорзального поля. Латеральные поля вытянуты в основания рогов, с коротким медиальным отростком на заднем конце. Грудные синусы совсем мелкие, рога длинные, узкие, направлены немного вперед. Интерзональная часть с тремя остриями. Передний край вытянут в короткий ростр (рис. 43). Один вид.

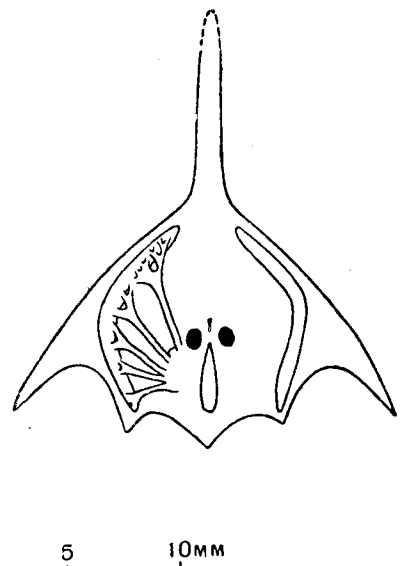


Рис. 44. *Boreaspis rostrata* Stensiö, дорзальная сторона головы и «электрические нервы», $\times 3$; н. девон, Шпицберген (Wängsjö, 1952)

Boreaspis Stensiö, 1927. Тип рода — *B. rostrata* St., 1927; н. девон (низы свиты вуд-бей, в. диттон) Шпицбергена. Мелкие формы с длинным ростром. Общая длина головного щита больше или немного меньше ширины (с рогами). Латеральные поля длинные, узкие, загибаются медиально, не заходят в рога, иногда разделены на два участка. Синусы широкие, мелкие, рога от коротких до длинных, узких, направленных больше в стороны. Задний край интерзональной части с тремя остриями (рис. 44). 13 видов. Н. девон (в. диттон — брекон) Шпицбергена.

ОТРЯД NECTASPIDIDA

Ротовое отверстие возможно круглое. Первые пять брахиальных углублений слабо скошены, 6—11-е поперечные, и только последние три расположены на постбрахиальной перегородке. Первое углубление и супраоральное поле отделены от остальной рото-жаберной полости высоким велярным гребнем (для прикрепления паруса). Супраоральное поле четырехугольное, широкое. Околоротовые углубления неглубокие. Вероятно, имелся подвижной «язык». Н. девон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО NECTASPIDIDAE STENSIÖ, 1958

Длина головного щита превосходит ширину, интерзональная часть очень короткая. Латеральные поля разделены на 3—4 участка каждое. Только пять каналов к ним. Грудных синусов нет, но плавники хорошо развиты. Рога

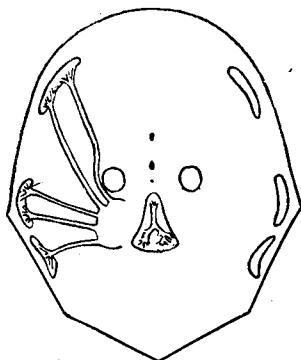


Рис. 45. *Nectaspis areolata* Wängsjö, дорзальная сторона головы и «электрические нервы», $\times 2$; н. девон, Шпицберген (Wängsjö, 1952)

представлены латеральным углом. Н. девон — основание ср. девона.

Nectaspis Wängsjö, 1952. Тип рода — *N. areolata* Wäng., 1952; н. девон (средняя часть свиты вуд-бей, зиген) Шпицбергена. Мелкие формы с удлинённым головным щитом (длина 18—40 мм, ширина 15—30 мм). Постпинеальная и препинеальная длины в 3,4 раза больше длины дорзального поля. Латеральные поля разбиты

на три участка каждое. Носовое и гипофизное отверстия разделены (рис. 19, 45). Три вида. Н. девон (свита вуд-бей, зиген — эмс) Шпицбергена.

INCERTAE SEDIS

Ilemoraspis Obruchev, 1961. Тип рода — *I. kirkinskayae* Obr., 1961; н. девон Хакасии. Головной щит полукруглый (длина 25, ширина 30 мм). Есть небольшие рога и неглубокие синусы. Назогипофизное отверстие крупное. Боковые поля короткие, покрыты мелкими пластинками. Остальной щит покрыт более крупными 5—6-угольными пластинками, непрочно соединёнными между собой. Орнамент пластинок из грубых неправильных продольных гребешков, на чешуях более тонкий. Высота чешуй не более чем в два раза превышает длину (табл. II, фиг. 1). Один вид.

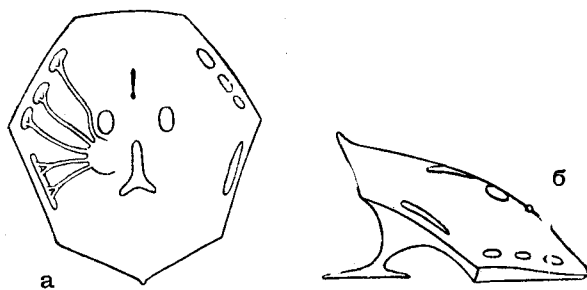


Рис. 46. *Acrotomaspis instabilis* Wängsjö, $\times 3$
а — дорзальная сторона головы и «электрические нервы»;
б — сбоку; н. девон, Шпицберген (Wängsjö, 1952)

Acrotomaspis Wängsjö, 1952. Тип рода — *A. instabilis* Wäng., 1952; н. девон (нижняя часть свиты вуд-бей, н. зиген). Мелкие формы с немного удлинённым головным щитом (длина 12—20, ширина 11—19 мм). Постпинеальная длина в 2,9, препинеальная в 2,1 раза больше длины дорзального поля. Латеральные поля разбиты на четыре коротких участка каждое. Носовое и гипофизное отверстия не разделены. Передняя часть щита иногда не окостеневает (рис. 46). 2—4 вида. Н. девон — низы ср. девона (свиты вуд-бей и грей-хук, зиген — эйфель) Шпицбергена.

ЛИТЕРАТУРА

- Б а л а б а й П. П. 1962. До фауни цефаласпід Подільської плити. Наук. зап. Природозн. муз. АН УРСР, т. 10, стр. 3—8.
- Д е р ю г и н К. М. 1928. Древнейшие ископаемые позвоночные. Природа, № 6, стр. 579—592.
- К о с с о в о й Л. С. и О б р у ч е в Д. В. 1962. О нижнем девоне Северного Тимана. Докл. АН СССР, т. 147, № 5, стр. 1147—1150.
- О б р у ч е в Д. В. 1956. Цефаласпиды из нижнего девона Тувы. Там же, т. 106, № 5, стр. 917—919.— 1961. Класс Ostracodermi. В кн.: Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области, т. 2. Тр. СНИИГГИМС, т. 20, стр. 560—561.
- Р о г о н В. Г. 1892. Сообщение о свойственных исключительно русским силурийским отложениям цефаласпидов — *Tremataspis* и *Thyestes*. Тр. С. Пб. об-ва естествоиспыт., т. 22, № 1 (1891), стр. 3.
- С у ш к и н П. П. 1927. Новые работы по морфологии Ostracodermi. Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва, т. 6, стр. 126—127.
- A l l i s E. P. 1931. Concerning the mouth opening and certain features of the visceral endoskeleton of *Cephalaspis*. J. Anat. v. 65, p. 509—527.
- B ö l a u E. 1949. Über die Verbreitung der Ostrakodermen in der Kaarma-Stufe (K₁) von Saaremaa (Ösel). Apophoreta Tartuensis, Soc. Litt. Estonica in Suecia, p. 428—433.— 1951. Das Sinnesliniensystem der Tremataspiden und dessen Beziehungen zu anderen Gefässsystemen des Exoskeletts. Acta zool., v. 32, p. 31—40. B o h l i n B. 1941. The dorsal and lateral cephalic fields in the Osteostraci. Zool. Bidrag Uppsala, v. 20, p. 543—554.— 1956. The dorsal and lateral sensory fields in the Osteostraci parts of the internal ear? Ibid., v. 31, p. 205—209. B r y a n t W. L. 1933. The fish fauna of Beartooth Butte, Wyoming. Proc. Amer. Philos. Soc. Philadelphia, v. 72, № 5, p. 285—314.
- D a m a s H. 1954. La branchie préspiraculaire des Céphalaspides. Soc. Roy. Zool. Belg., v. 85. D e n i s o n R. H. 1947. The exoskeleton of *Tremataspis*. Amer. J. Sci., v. 245, N 6, p. 337—365.— 1951a. Evolution and classification of the Osteostraci. Fieldiana: Geology, v. 11, N 3, p. 155—196.— 1951b. The exoskeleton of early Osteostraci. Ibid., N 4, p. 197—218.— 1952. Early Devonian fishes from Utah. Part 1. Osteostraci. Ibid., N 6, p. 263—287.— 1955. Early Devonian vertebrates from the Knoydart formation of Nova Scotia. Fieldiana: Zoology, v. 37, p. 449—464.
- E i c h w a l d E. 1854. Die Grauwackenschichten von Liv- und Esthland. Bull. Soc. Natural. Moscou, v. 27, pt. 1, p. 1—111.
- H e i n t z A. 1939. Cephalaspida from Downtonian of Norway. Skrift. Norsk Videnskapsakad., Math.-naturv. Kl., N 5, p. 1—119.— 1949. Cephalaspider fra Ringerike. Naturen, v. 73, N 11, p. 321—340.
- J a e k e l O. 1903. Ueber *Tremataspis* und Pattens Ableitung der Wirbeltiere von Arthropoden. Z. Dtsch. geol. Ges., S. 84—93.
- K i a e r J. 1911. A new Downtonian fauna in the Sandstone series of the Kristiania area. A preliminary report. Videnskapsselsk. Skrift. Norsk. Akad., Math.-naturv. Kl., N 7, p. 1—22.— 1931. *Hemicyclaspis murichsoni* faunaen i den downtoniske sandsten på Jelcen i Oslofjorden. Norks Geol. Tidsskr., v. 12, p. 419—433.
- L a n k e s t e r E. R. 1867a. On a new cephalaspid. Geol. Mag., v. 4, p. 509.— 1867b. On *Didymaspis*, a new genus of Cephalaspidian fishes. Ibid., p. 152—154.— 1870. On a new *Cephalaspis* discovered in America. Ibid., v. 7, p. 397—398. L u h a A. 1940. Uusi ostracodermi Saaremaa Eurypterus-lademest. Eesti Loodusest, N 1, p. 17—24.
- P a t t e n W. 1902. On the structure and classification of the Tremataspidae. Amer. Naturalist, v. 36, p. 379—393.— 1903a. On the structure and classification of the Tremataspidae. Mém. Acad. Imper. Sci. St.-Petersb. (8), v. 13, N 5, p. 1—33.— 1903b. On the appendages of *Tremataspis*. Amer. Naturalist, v. 37, p. 223—242.— 1931. New ostracoderms from Oesel. Science, v. 73, N 1903, p. 671—673.— 1932. Foundations of the face. Sci. Monthly, v. 35, p. 511—521. P a u c á M. 1941. Poissons paléozoïques de la rive bucovinienne du Dniester. Compt. rend. Inst. Geol. Roumanie, v. 26, p. 14—31. P o w r i e J. 1861. Cephalaspides of Forfarshire. Geologist, v. 4, p. 137—190.— 1870. On the earliest known vestiges of vertebrate life: being a description of the fish remains of the Old Red Sandstone rocks of Forfarshire. Trans. Geol. Soc. Edinburgh, v. 1, p. 284—301.
- R o b e r t s o n G. M. 1935a. The ostracoderm genus *Dartmouthia* Patten. Amer. J. Sci. (5), v. 29, N 172, p. 323—335.— 1935b. *Oeselaspis*, a new genus of ostracoderm. Ibid., N 173, p. 453—461.— 1936. New cephalaspids from Canada. Ibid., v. 31, p. 288—295.— 1937. A new *Cephalaspis* from the Upper Devonian of Canada. Proc. New England Zool. Club, v. 16, p. 85—88.— 1938a. The Tremataspidae. Part 1. Amer. J. Sci. (5), v. 35, p. 172—206. Part 2. Ibid., p. 273—296.— 1938b. New genera of ostracoderms from the Upper Silurian of Oesel. J. Paleontol., v. 12, N 5, p. 486—493.— 1939a. An Upper Silurian vertebrate horizon, with description of a new species. Trans. Kansas Acad. Sci., v. 42, p. 357—363.— 1939b. The status of *Cephalaspis schrenckii*

- Pander from the Upper Silurian of Oesel. *J. Geol.*, v. 47, N 6, p. 649—657.— 1940a. *Witaaspis patteni*, a new ostracoderm from the Upper Silurian of Oesel. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, v. 43, p. 297—298.— 1940b. The sensory canal system in some early vertebrates. *Ibid.*, p. 467—471.— 1941. A second specimen of *Cephalaspis patteni* from the Upper Devonian of Scaumenac Bay. *J. Paleontol.*, v. 15, N 3, p. 322—323.— 1945. Cephalaspids from the Upper Silurian of Oesel, with a discussion of cephalaspid genera. *Amer. J. Sci.*, v. 243, N 4, p. 169—191.— 1950. Species criteria in Osteostraci, with special reference to the genus *Tremataspis*. *Ibid.*, v. 248, p. 335—346.— 1954. The nature of the so-called electric organs in Ostracoderms. *Proc. Iowa Acad. Sci.*, v. 61, p. 598—603. Rohon J. V. 1892. Die obersilurischen Fische von Oesel. I Teil. *Thyestidae* und *Tremataspidae*. *Mém. Acad. Imper. Sci. St.-Petersb.* (7), v. 38, N 13, p. 1—88.— 1894. Zur Kenntnis der Tremataspiden. *Bull. Acad. Imper. Sci. St.-Petersb.* (2), v. 4 (36), p. 201—225.— 1895. Die Segmentierung am Primordialcranium der obersilurischen Thyestiden. *Verhandl. Russ. mineral. Ges.* (2), Bd. 33, N 2, S. 17—64.— 1896. Weitere Mitteilungen über die Gattung *Thyestes*. *Bull. Acad. Imper. Sci. St.-Petersb.* (5), v. 4, N 2, p. 223—235.— 1900. Ueber Parietalorgane und Paraphysen. *Věstn. české Spol. Nauk.* (1899), N 33, 15 p. Russel L. S. 1954. A new species of *Cephalaspis* from the Devonian Gaspé Sandstone at d'Aiguillon. *Naturaliste Canad.* (3), v. 25, N 12, p. 245—254.
- Schmidt F. 1866. Ueber *Thyestes verrucosus* Eichw. und *Cephalaspis schrenckii* Pand., nebst einer Einleitung über das Vorkommen silurischer Fischreste auf der Insel Oesel. *Verhandl. Russ. mineral. Ges.* (2), Bd. 1, N 4—6, S. 217—250.— 1894. Ueber *Cephalaspis (Thyestes) schrenckii* Pand. aus dem Obersilur von Rotziküll auf Oesel. *Bull. Acad. Imper. Sci. St.-Petersb.*, v. 4, p. 383—390. Stensiö E. A. 1927. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. Part 1. Family Cephalaspidae. *Skrift. Svalbard Nordishav.*, N 12, XII + 391 p., Atlas.— 1932. The Cephalaspids of Great Britain. *Brit. Mus. (Natur. Hist.) London*, XIV + 220 p.
- Traquair R. H. 1890. Notes on the Devonian fishes of Scaumenac Bay and Campbelltown in Canada. *Geol. Mag.* (3), v. 7, N 307, p. 15—20.— 1899a. Report on fossil fishes collected by the Geological Survey of Scotland in the Silurian rocks of the South of Scotland. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, v. 39, pt. 3, N 32, p. 827—864.— 1899b. On a new species of *Cephalaspis* discovered by the Geological Survey of Scotland in the Old Red Sandstone of Oban. *Ibid.*, N 20, p. 591—594.
- Wängsjö G. 1937. On a new species of *Bennettaspis* from the Red Bay series in Spitsbergen. *Bull. Geol. Instn. Univ. Upsala*, v. 27, p. 209—211.— 1946. On the genus *Dartmuthia* Patten, with special reference to the minute structure of the exoskeleton. *Ibid.*, v. 31, p. 349—362.— 1952. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. Part 9. Morphologic and systematic studies of the Spitsbergen cephalaspids. *Skrift. Norsk Polarinst.*, N 97, p. 1—657.
- Westoll T. S. 1945. A new cephalaspid fish from the Downtonian of Scotland, with notes on the structure and classification of ostracoderms. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, v. 61, pt. 2, N 13, p. 341—357.— 1958. The lateral fin-fold theory and the pectoral fins of ostracoderms and early fishes. *Stud. Foss. Vertebr.*, London, p. 180—211. White E. 1958. On *Cephalaspis lyelli* Agassiz. *Palaeontology*, v. 1, pt. 2, p. 99—105. Whiteaves J. F. 1881. On some fossil fishes, crustacea and mollusca from the Devonian rocks at Campbellton, N. B., with description of five new species. *Canad. Naturalist* (2), v. 10, p. 93—101. Wiman C. 1918. Ueber Gehirn und Sinnesorgane bei *Tremataspis*. *Bull. Geol. Instn. Upsala*, v. 16, p. 86—95. Woodward A. S. 1892. On the Lower Devonian fish-fauna of Campbellton, New Brunswick. *Geol. Mag.* (3), v. 9, N 1, p. 1—6.
- Zych W. 1937. *Cephalaspis kozlowskii* n. sp. from the Downtonian of Podole (Poland). *Arch. Towar. Nauk. Lwówie* (3), v. 9, p. 49—96.
- См. также в списке общих работ по позвоночным: Broili F. u. Schlosser M. 1923; Cope E. 1889; Romer A. S. 1945; Woodward A. 1932; Zittel K. 1887—1890; в списке общих работ по бесчелюстным и рыбам: Берг Л. С. 1940; Agassiz L. 1833—1843, 1844; Denison R. 1956; Pander C. H. 1856; Schmidt W. 1954; Woodward A. S. 1889—1901, pt. 2; в списке по Agnatha: Балабай П. П. 1948, 1956a; 1956b; Быстров А. П. 1955; Обручев Д. В. 1945a, 1949a; Alth A. 1874; Gross W. 1961; Goodrich E. S. 1931; Huxley T. H. 1858; Kiaer J. 1928; Lankester E. R. 1868—1870; Rohon J. 1893; Stensiö E. 1958; Traquair R. H. 1905; Watson D. M. S. 1954; в списке по Holocephali: McCoy F. 1848; в списке по Palaeonisci и Chondrostei: Örvig T. 1957.

ПОДКЛАСС ANASPIDA (BIRKENIAE). БЕСПАНЦИРНЫЕ

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Веретеновидные или удлинненно-веретеновидные мелкие (до 20 см длиной) рыбы с выпуклым брюхом и менее выпуклой спиной, с гипоцеркным хвостом. Рот конечный, орбиты по бокам. Голова покрыта мелкими пластинками, бока туловища — 4—5 рядами высоких узких чешуй, у некоторых редуцированных. Наружный скелет из тонковолокнистого аспидина (бесклеточной кости), плотного или содержащего полости. Вдоль спины обычно дорзальный гребень из колючих чешуй. Позади головы косою ряд круглых жаберных отверстий. Грудные плавники представлены 2—10 постбранхиальными пластинками с шипами, брюшные — иногда парной складкой. Хвостовой и анальный поддерживаются нечленистыми эндоскелетными лучами. Возможно, присасывавшиеся формы с развитым языком, подобным языку круглоротых. Н. силур — в. девон. Три отряда: Birkeniida, Lasaniida, Endeiolepidida и сем. Jamoytiidae неопределенной принадлежности.

История изучения

Anaspida в качестве отряда Ostracodermi были описаны Р. Траквэром (Traquair, 1899) по двум открытым им родам из даунтона Шотландии, *Birkenia* и *Lasanius*, которые затем долго фигурировали во всех учебниках в качестве единственных представителей отряда. О. Йекель (Jaekel, 1911) указал, что Траквэр ориентировал своих анаспид брюшной стороной вверх и что у них, в отличие от всех известных в то время рыб, ось тела продолжалась в нижнюю лопасть хвоста (гипоцеркный хвостовой плавник). Последнее стало ясно после находки

норвежских анаспид, описанных И. Кьером (Kjaer, 1924), показавшим, что они близки к Osteostraci, с которыми он и объединил их под названием Monoghina, учитывая непарность носового отверстия. Окончательно утвердилось представление об Anaspida как нектонных родственниках бентических остеоостраков и ныне живущих миног после работы Э. Стеншё (Stensiö, 1927). В дальнейшем в ряде работ были выяснены различные детали строения анаспид (Bulman, 1930, Gross, 1938, 1958, Heintz, 1958; Parrington, 1958; Raymond, 1925; Ritchie, 1960; Simpson, 1926; Smith, 1956, 1957; Stetson, 1927, 1928; Stromer, 1920, 1926, 1930; Woodward, 1900, 1948). Новые данные получены при изучении верхнедевонского рода из Канады *Endeiolepis* (Stensiö, 1939), у которого описаны на месте брюшных плавников две складки, укрепленные чешуями. Новейшая сводка дана Э. Стеншё (Stensiö, 1958).

Из СССР пока известны только фрагментарные остатки *Saarolepis* из н. лудлоу о-ва Саарема (Robertson, 1937, 1941, 1945).

Морфология

Строение костной ткани у анаспид отличается большей простотой по сравнению с описанным для остеоостраков. Чешуи и пластинки состоят из бесклеточной кости, аспидина, пронизанного многочисленными тонкими волокнами. У более древнего представителя — *Saarolepis* в аспидине имеются полости, подобные васкулярным полостям панциря Osteostraci и окруженные концентрическими пластинками; в местах сращения с мягкими тканями и соседними чешуями

в аспидин проникали шарпеевы соединительно-тканные волокна (рис. 10). Это строение можно рассматривать как результат редукции верхнего и части среднего слоя кости, имеющих у остеоостраков, и последующей редукции нижней части среднего слоя — у более поздних анаспид. При этом происходило также исчезновение костных клеток. У некоторых родов (*Lasanius*, *Endeiolepis*) наблюдается почти полное отсутствие наружного скелета, следы которого остаются только в плавниковых складках и у крупных экземпляров.

Голова покрыта удлиненными пластинками, гомологичными тессерам или полигонам *Osteostraci*, но не сросшимися в головной щит (рис. 2, 7). Пластинки образуют узор, различный у разных родов и изменчивый. Орбиты большие, окружены кольцами экзоскелетных пластинок, расположены на боках головы высоко, так что полностью видны сверху. Между ними пинальное отверстие на сравнительно крупной пластинке, а впереди него полукруглое гипофизное отверстие с маленькой вырезкой на заднем крае, представляющей носовое отверстие. Передняя часть головы, видимо, не была покрыта экзоскелетом и, может быть, образовывала круглый сосущий рот. Вентральная сторона и щеки покрыты более мелкими пластинками.

Наружные жаберные отверстия числом от 6 до 15, небольшие и круглые, расположены косым рядом позади головы, а не под ней, как у *Osteostraci*. Это указывает на редукцию передних жаберных мешков и развитие из передних дуг аппарата сосущего рта и появление языка с тёркой — устройство, сближающее анаспид с нынеживущими круглоротыми. Образование, трактуемое как тёрка, описано у *Pharyngolepis*.

Чешуи туловища высокие и узкие, как у *Osteostraci*, с продольным внутренним ребром и узкими сочленовными краями снаружи на переднем крае и изнутри — на заднем. Они начинаются уже на щеках перед передним жаберным отверстием (пребранхиальные чешуи), на боках туловища расположены в 4—5 продольных рядов, два верхних из которых обычно наклонны назад, образуя угол с остальными, наклонными вперед. Под вентро-латеральным ребром наклон снова меняется. Это расположение чешуи соответствует изгибу мускульных сегментов (миомеров).

Спинной плавник представлен обычно только дорзальным гребнем из более или менее колючих щитков, только у *Endeiolepis* и *Jamoytius* вместо гребня имеется плавниковая складка. Подвижного грудного плавника нет, его место занимает серия из двух или 8—10 постбранхиальных палочковидных щитков, задний из которых несет шип (у *Lasanius* все с шипами).

Эти щитки, вероятно, соответствуют рогам остеоостраков. Брюшных плавников, как и у остеоостраков, нет, только у *Endeiolepis* на их месте имеется парная плавниковая складка, поддерживаемая чешуями. Анальный есть у всех, кроме *Lasanius*; так же как хвостовой, он поддерживается эндоскелетными нечленистыми и неветвистыми лучами. Хвостовой резко гипоцеркный.

Принципы систематики

Вследствие тонкости своего наружного скелета и отсутствия окостенений во внутреннем анаспиды имели мало шансов на сохранение в ископаемом состоянии. Поэтому их находки очень редки и отличаются настолько, что каждый род относится к особому семейству. Семейства различаются по числу жаберных отверстий, характеру щитков дорзального гребня, наклону чешуи верхних рядов, характеру анального плавника.

В последней по времени классификации анаспид (Stensiö, 1958) они разделяются на восемь семейств, по одному роду каждое, без выделения отрядов. Два рода — *incertae familiae*. В системе Л. С. Берга (1955) выделены три отряда, различающиеся по степени развития экзоскелета и характеру плавников. Мы заимствуем деление на отряды у Л. С. Берга, а деление на семейства и их характеристику — у Э. Стеншё.

Историческое развитие

Группа, из которой известно 10 родов, не может дать материала для суждения об ее эволюционном развитии. Анаспиды — хороший пример неполноты геологической летописи. Два рода в нижнем силуре, один — в верхнем, пять — в низах нижнего девона и два — в низах верхнего; своим разнообразием они ясно показывают, что являются случайными остатками большой и богатой формами группы.

Можно говорить о редукции наружного скелета у анаспид сравнительно с их возможными предками, общими с остеоостраками, можно говорить и о дальнейшей редукции его внутри самих анаспид — в нижнем и верхнем девоне есть формы, утерявшие почти все окостенения.

Анаспиды имеют, однако, большое значение для вопроса о происхождении нынеживущих круглоротых. Помимо признаков, общих с остеоостраками (строение нервной, кровеносной и дыхательной систем, положение общего назо-гипофизного отверстия), они имеют еще ряд черт, сближающих их с круглоротыми: тенденция к редукции наружного скелета при отсутствии окостенений внутреннего и к удлинению тела,

редукция передних жаберных мешков и смещение жаберной корзинки назад в связи, вероятно, с развитием длинного языка-тёрки. Последней, хотя и более короткой, предполагается и у остеостраков (*Oligobranchiata*), имеющих продольно вытянутый рот, в частности у самого древнего отряда их, трематаспидид. По мнению А. Ритчи (Ritchie, 1960), один из древнейших анаспид, *Jamoytius*, больше всех других бесчелюстных приближается к нынеживущим круглоротым. Вряд ли возможно, что в трех группах независимо выработалось такое своеобразное приспособление, как язык-поршень или тёрка. Скорее эти группы связаны общностью происхождения от предков, уже обладавших таким языком, хотя и менее развитым.

Экология и тафономия

Если верны соображения об устройстве ротового отверстия у анаспид, приведенные выше, то образ жизни этой группы представляется близким к образу жизни современных миног. Однако, судя по форме тела, анаспиды в противоположность миногам, ведущим придонный образ жизни, должны были жить в толще воды и нападать на свои жертвы снизу, а не сверху, как изобразил А. П. Быстров (1956). Выпуклое брюхо при слабо выпуклой спине поднимало тело головой вверх, а гипоцеркный хвост как антагонист позволял рыбе двигаться в горизонтальном направлении. Поэтому следует думать, что круглый рот — присоска, реконструированный Стеншё по типу присоски миног наклонным вниз (рис. 5), на самом деле был обращен несколько вверх.

Все известные местонахождения ископаемых анаспид приурочены к отложениям дельтового

или лагунного типа, где они обычно встречаются вместе с остеостраками и эвриптеридами. Вероятно, здесь они и обитали, так как при отсутствии парных плавников вряд ли могли существовать в очень подвижной воде моря или рек. Характер сохранности — в виде цельных рыб или связанных частей наружного скелета — также говорит об автохтонности остатков анаспид.

Геологическое и биологическое значение

Редкость остатков анаспид не способствует их ценности в качестве руководящих ископаемых, хотя в некоторых случаях, при наличии других групп животных, они могут помочь в корреляции различных разрезов, например, при сравнении отложений Ringerike близ Осло с нижним даунтоном Англо-Уэльской пограничной области.

Большое биологическое значение анаспид обусловлено важностью их изучения для решения вопроса о происхождении нынеживущих круглоротых, а также тем, что это одна из двух древнейших групп первичноводных позвоночных, обладавших ясно выраженной гипоцеркней хвостового плавника, исчезнувшей у нынеживущих рыб. Гипоцеркный хвост компенсировал поднимающее голову воздействие выпуклого брюха и являлся примитивной адаптацией для передвижения в воде при отсутствии парных плавников, играющих у других рыб роль вертикальных и горизонтальных рулей. Анаспиды и гетеростраки представляют полную противоположность остеостракам с их эпицеркным хвостом, плоским брюхом и выпуклой линией спины, жившим на дне и в большинстве своем обладавшим грудными плавниками.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД VIRKENIIDA (BARYCNEMATA)

Веретеновидные или удлинненно-веретеновидные формы, бока туловища покрыты 4—5 продольными рядами высоких узких чешуй, голова — мелкими пластинками. Пластинки и чешуи несут мелкие бугорки. Два постбранхиальных щитка, задний — с шипом. Дорзальный плавник представлен гребнем непарных чешуй или колючек. Есть анальный плавник. В. силур — н. девон. Пять семейств: *Birkeniidae*, *Rhyncholepididae*, *Pterygolepididae*, *Pharyngolepididae*, *Euphaneropidae*.

СЕМЕЙСТВО VIRKENIIDAE TRAQUAIR, 1899

Восемь наружных жаберных отверстий. Дорзальный гребень впереди из крупных плоских щитков, позади — из колючек. Задние чешуи верхнего ряда наклонены вперед, а не назад. 3—4 пребранхиальных вертикальных ряда чешуй. Небольшой короткий анальный плавник. В. силур — н. девон.

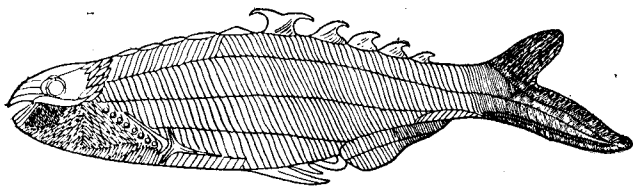


Рис. 1. *Birkenia elegans* Traquair, $\times 1$; в. силур (н. лудлоу?) Шотландия (Stetson, 1928)

Birkenia Traquair, 1898. Тип рода — *B. elegans* Traq., 1898; в. силур (н. лудлоу?) Шотландии. Мелкие формы, до 10 см длины. Передние колючки дорзального гребня загнуты вперед, остальные — назад (рис. 1, 2). Два вида. В. силур — н. девон (н. даунтон) Шотландии и Англии.

СЕМЕЙСТВО RHYNCHOLEPIDIDAE
KIAER, 1924

Восемь наружных жаберных отверстий. На вентральной стороне головы пластинки частью довольно крупные. Дорзальный гребень весь из загнутых назад колючек. Чешуи двух верхних рядов имеют нормальный наклон назад. Два постбранхиальных щитка, задний — с шипом. Анальный плавник длинный, дистальный ряд чешуй на нем превращен в отдельные колючки. 4—5 пребранхиальных вертикальных рядов чешуй. Рот обрамлен более крупными

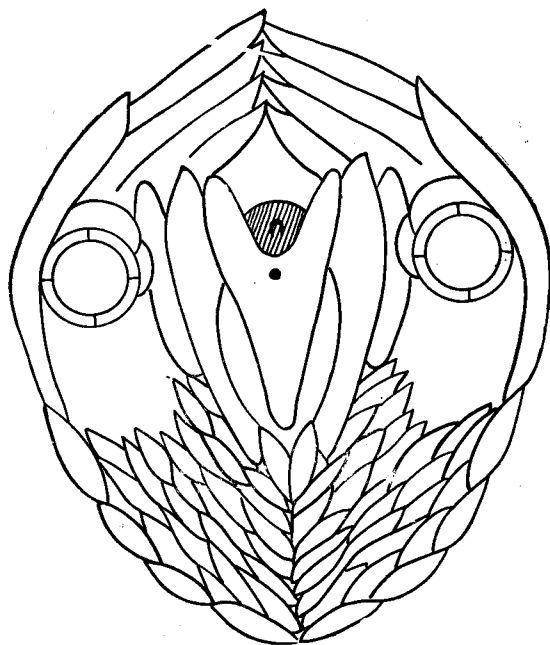


Рис. 2. *Birkenia elegans* Traquair, реконструкция дорзальной стороны головы, $\times 4$; в. силур (н. лудлоу?), Шотландия (Stetson, 1928)

пластинками и, может быть, не был сосущим. Н. девон.

Rhyncholepis Kiaer, 1911. Тип рода — *R. parvulus* Kiaer, 1911; н. девон (н. даунтон)

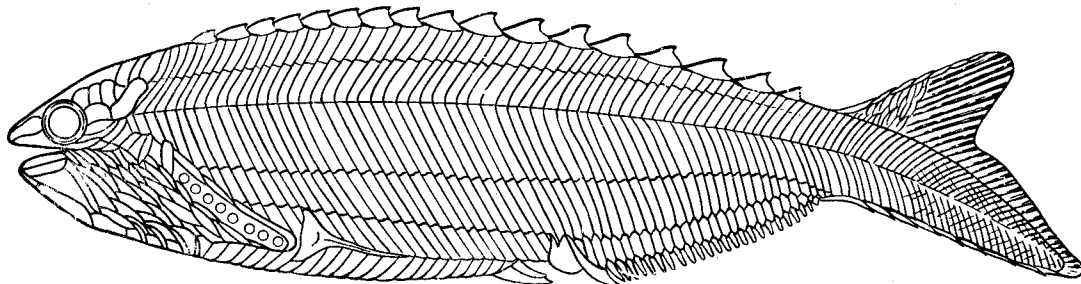


Рис. 3. *Rhyncholepis parvulus* Kiaer, $\times 2$; н. девон (даунтон), Норвегия (Kiaer, 1924)

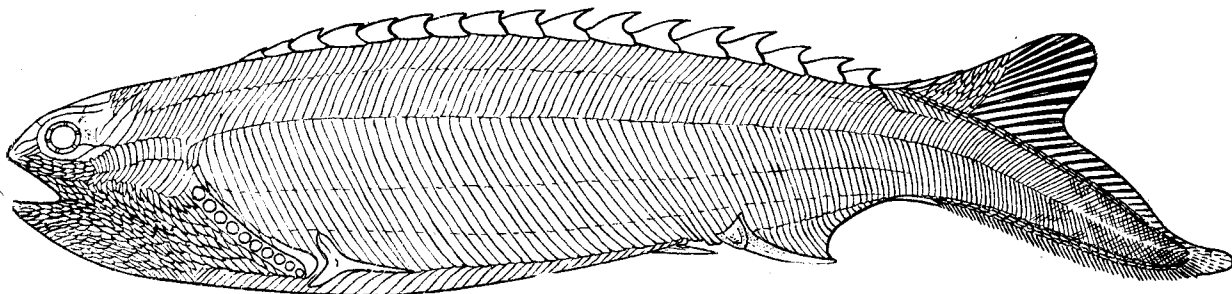


Рис. 4. *Pterygolepis nitidus* (Kiaer), $\times 1,6$; н. девон (даунтон), Норвегия (Kiaer, 1924)

Норвегии. Мелкие формы, до 7 см длиной. Высоко-веретеновидное тело. Около 18 дорзальных колючек (рис. 3). Один вид.

СЕМЕЙСТВО PTERYGOLEPIDIDAE
KIAER, 1924

10 наружных жаберных отверстий. Дорзальный гребень из загнутых назад колючек. Чешуи двух верхних рядов наклонены вперед. Два пост-

бранхиальных щитка, задний — с шипом. Многочисленные пребранхиальные чешуи (около 14 вертикальных рядов). Анальный плавник невысокий. Н. девон.

Pteryngolepis Cossmann, 1920. Тип рода — *Pterolepis nitidus* Kiaer, 1911, nom. gen. praecess.; н. девон (н. даунтон) Норвегии. Мелкие формы, до 11 см длиной. Веретеновидное тело. 15—22 спинных колючек (рис. 4, 5). Один вид.

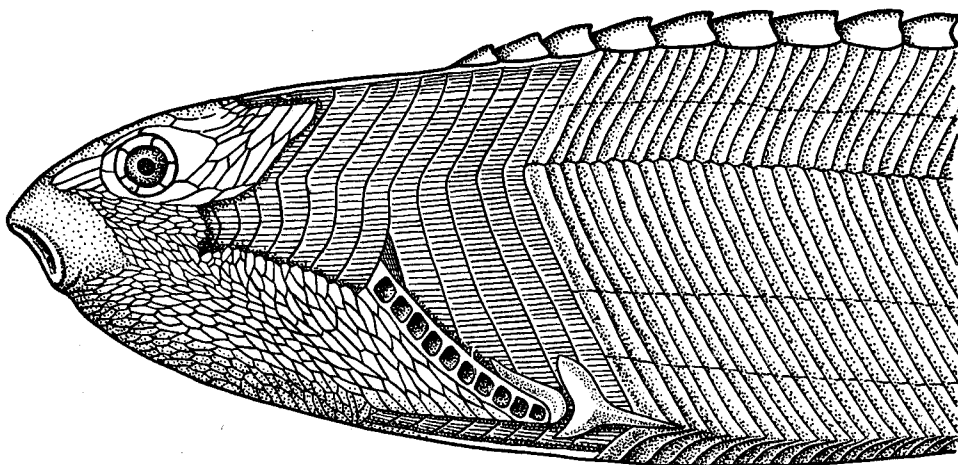


Рис. 5. *Pteryngolepis nitidus* (Kiaer), реконструкция передней части тела, $\times 2,8$; н. девон (даунтон), Норвегия (Stensjö, 1958)

СЕМЕЙСТВО PHARYNGOLEPIDIDAE
KIAER, 1924

15 наружных жаберных отверстий, далеко отодвинутых назад. Дорзальный гребень из низких колючек, направленных к хвосту. Чешуи двух верхних рядов наклонены назад. Вентральные чешуи мелкие. Два постбранхиальных щит-

ка, задний с шипом. Очень многочисленные пребранхиальные чешуи (до 20 вертикальных рядов). Анальный плавник высокий. Н. девон.

Pharyngolepis Kiaer, 1911. Тип рода — *P. oblongus* Kiaer, 1911; н. девон (н. даунтон) Норвегии. Рыбы до 18 см длиной, с вытянуто-веретеновидным телом. Около 40 дорзальных колючек (рис. 6, 7). Два вида. Н. девон (н. даунтон) Норвегии.

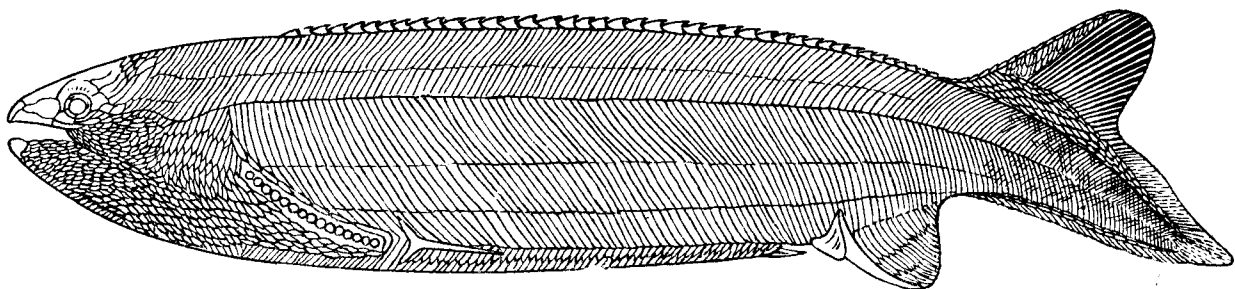


Рис. 6. *Pharyngolepis oblongus* Kiaer, $\times 0,8$; н. девон (даунтон), Норвегия (Kiaer, 1924)

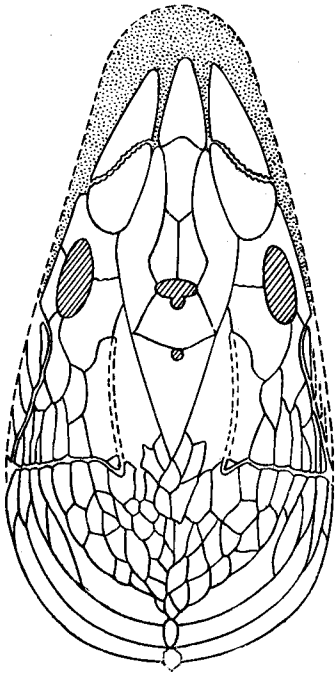


Рис. 7. *Pharyngolepis oblongus* Kiaer, реконструкция дорзальной стороны головы, $\times 3,2$; н. девон (даунтон), Норвегия (Smith, 1957)

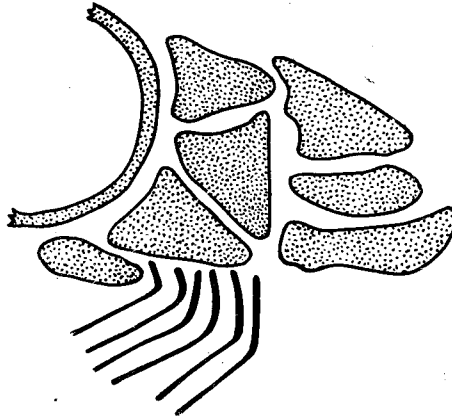


Рис. 8. *Saarelepis oeselensis* (Robertson), пластинки орбитальной и бранхиальной области, $\times 3$; н. лудлоу (слои паадла), о-в Саарема (Robertson, 1941)

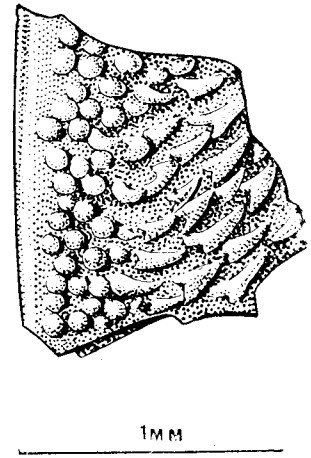


Рис. 9. *Saarelepis oeselensis* (Robertson), фрагмент чешуи $\times 35$; в. силур (н. лудлоу, слои паадла), о-в Саарема (Gross, 1958)

СЕМЕЙСТВО EUPHANEROPIDAE WOODWARD, 1900

Дорзальный гребень по крайней мере в передней части состоит из плоских щитков. Все чешуи верхних рядов наклонены вперед. Анальный плавник короткий, без шипа. Нижняя лопасть хвоста очень велика. В. девон.

Euphanerops Woodward, 1900. Тип рода — *E. longaevus* Woodw., 1900; основание в. девона Квебека, Канада. Небольшие, 9 см длиной, формы с веретеновидным телом. Чешуи и пластинки головы без бугорков. Один вид.

INCERTAE FAMILIAE

Ctenopleuron Matthew, 1907. Тип рода — *C. nerepisense* Matthew, 1907; н. силур (клинтон) Нью Брунсвика, Канада. Мелкие формы, около 5 см длиной. Имеется длинный спинной плавник, позади которого дорзальный гребень состоит из мелких пластинок, покрытых бугорками. Один вид.

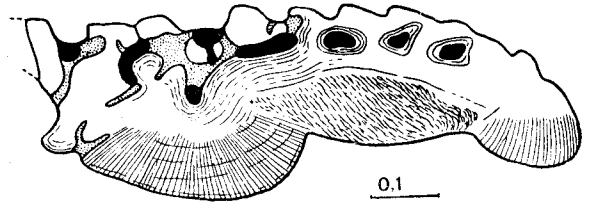


Рис. 10. *Saarelepis oeselensis* (Robertson), поперечный шлиф чешуи, $\times 100$; в. силур (н. лудлоу, слои паадла), о-в Саарема (Gross, 1958)

Saarelepis Robertson, 1945. Тип рода — *Anaspis oeselensis* Rob., 1941, nom. gen. praecoc.; в. силур (гор. паадла, К₁, н. лудлоу) о-ва Саарема. Фрагментарные остатки: узкое орбитальное кольцо, позади него треугольные пластинки, ниже которых ряд высоких изогнутых чешуй (рис. 8—10). Один вид.

ОТРЯД LASANIIDA (OLIGOCNEMATA)

Удлиненно-веретеновидные формы, бока туловища голые или со слабо развитыми чешуями у крупных особей. На голове только орбитальное кольцо. Дорзальный гребень из больших колючек, загнутых назад. Есть постбранхиальный ряд палочковидных щитков с шипами. Анального плавника нет. В. силур. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО LASANIIDAE ABEL, 1919

Наружные жаберные отверстия неизвестны, но имеется ряд из 6—7 косточек в положении жаберных отверстий. Чешуи верхних рядов, когда имеются, наклонены нормально, назад. 8—10 постбранхиальных щитков, все с шипами. В. силур.

Lasanius Traquair, 1898. Тип рода — *L. problematicus* Траг., 1898; в. силур (в. лудлоу?) Шотландии. Мелкие формы, 2—6 см длиной, но найдены фрагменты особей 15—20 см длиной. 18 дорзальных колючек (рис. 11). Один вид.

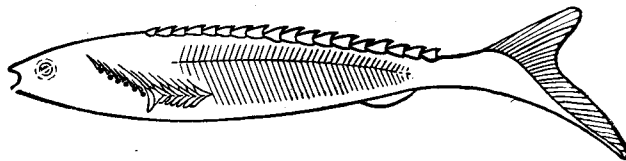


Рис. 11. *Lasanius problematicus* Traquair, $\times 1,5$; в. силур (в. лудлоу?), Шотландия (Simpson, 1926)

ОТРЯД ENDEIOLEPIDIDA

Удлиненно-веретеновидные формы, бока туловища голые или покрыты рудиментарными чешуями. Голова неизвестна. Дорзального гребня нет, есть длинный низкий спинной плавник. Парные плавники представлены двумя складками, тянущимися вперед от анального отверстия и поддерживаемыми рядом пластинок каждая. Анальный плавник высокий. В. девон. Одно семейство.

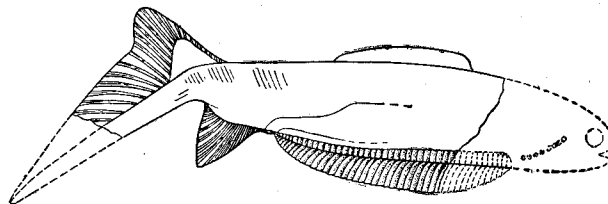


Рис. 12. *Endeiolepis aneri* Stensiö, $\times 0,7$; низы в. девона, Квебек, Канада (Stensiö, 1939)

СЕМЕЙСТВО ENDEIOLEPIDIDAE STENSIÖ, 1939

Жаберные отверстия неизвестны. Слабо развитые чешуи (у крупных особей) верхних рядов имеют нормальный наклон назад. Очень длинная

нижняя лопасть хвоста. Анальный плавник короткий, без экзоскелетных пластинок или шипов В. девон.

Endeiolepis Stensiö, 1939. Тип рода — *E. aneri* St., 1939; основание в. девона Квебека, Канада. Длина не менее 10 см (рис. 12). Один вид.

INCERTI ORDINIS

СЕМЕЙСТВО JAMOYTIIDAE WHITE, 1946

Удлиненно-веретеновидные формы, бока тела покрыты тонкими высокими узкими чешуями, видимо, не расчлененными, в верхней части наклонными назад. Круглое ротовое отверстие. Голова и вентральная полоса, по-видимому, лишены наружного скелета. Семь жаберных меш-

ков. Дорзального гребня нет. Парная плавниковая складка с лучами, но без экзоскелета. Анальный плавник длинный. Чешуи покрыты бугорками. В. силур.

Jamoytius White, 1946. Тип рода — *J. kerwoodi* White, 1946; в. силур (н. лудлоу?) Шотландии. Сравнительно крупные формы, 18—25 см длиной (рис. 13). Один вид.

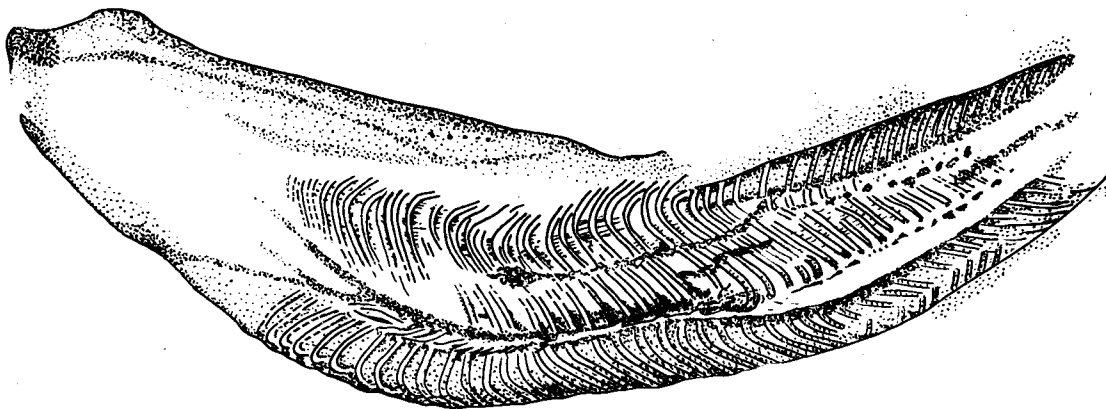


Рис. 13. *Jamoytius kerwoodi* White, $\times 0,8$; в. силур (н. лудлоу?), Шотландия (White, 1946)

ЛИТЕРАТУРА

- Быстров А. П. 1956. Происхождение круглоротых. Ежегодн. Всес. палеонтол. об-ва, т. 15, стр. 307—316.
- Дерюгин К. М. 1927. Новые данные о древнейших ископаемых позвоночных. Природа, № 6, стр. 505—509.
- Bulman O. M. B. 1930. On the general morphology of the anaspid, *Lasanius* Traquair. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 6, p. 354—362.
- Gross W. 1938. Der histologische Aufbau der Anaspiden-Schuppen. Norsk Geol. Tidskr., v. 17, p. 191—196.— 1958. Anaspiden-Schuppen aus dem Ludlow des Ostseegebietes. Palaeontol. Z., Bd. 32, N 1/2, S. 24—37.
- Heintz A. 1958. The head of the anaspid *Birkenia elegans* Traq. Stud. Foss. Vert., London, p. 71—85.
- Kiaer J. 1924. The Downtonian fauna of Norway. I. Anaspida, with a geological introduction. Ibid., N 6, p. 1—139.
- Matthew G. F. 1907. A new genus and a new species of Silurian fish. Trans. Roy. Soc. Canada (3), v. 1, sect. 4, p. 7—9.
- Parrington F. R. 1958. On the nature of the Anaspida. Stud. Foss. Vert., London, p. 108—128.
- Raymond P. E. 1925. The Anaspida and the problem of the origin of the vertebrates. Amer. J. Sci. (5), v. 10, p. 433—436.
- Ritchie A. 1960. A new interpretation of *Jamoytius kerwoodi* White. Nature, v. 188, N 4751, p. 648—649.
- Robertson G. M. 1937. Anaspida from the Ludlow of Oesel. J. Paleontol., v. 11, N 3, p. 256.— 1941. The ostracoderm order Anaspida, with description of some Upper Silurian material. Trans. Kansas Acad. Sci., v. 44, p. 314—317.— 1945. *Saurolepis*, new name for *Anaspis* Robertson, 1941. J. Paleontol., v. 19, N 1, p. 77.
- Sewertzoff A. N. 1928. Einige Bemerkungen über die systematischen Beziehungen der Anaspida zu den Cyclostomen und Fischen. Paläontol. Z., Bd. 10, N 2, S. 111—125.
- Simpson G. G. 1926. New reconstruction of *Lasanius*. Bull. Geol. Soc. Amer., v. 37, N 2, p. 397—402.
- Smith J. C. 1956. A note on the axial skeleton of the anaspid *Pharyngolepis* sp. Arkiv zool. (2), v. 9, N 28, p. 573—578.— 1957. New restorations of the heads of *Pharyngolepis oblongus* Kiaer and *Pharyngolepis kiaeri* sp. nov., with a note on their lateral-line systems. Norsk Geol. Tidskr., v. 37, N 3—4, p. 373—402.
- Stensiö E. A. 1939. A new anaspid from the Upper Devonian of Scaumenac Bay in Canada, with remarks on the other anaspids. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. (3), v. 18, N 1, p. 1—25.
- Stenson H. C. 1927. *Lasanius* and the problem of vertebrate origin. J. Geol., v. 35, N 3, p. 247—263.— 1928. A restoration of the anaspid *Birkenia elegans* Traquair. Ibid., v. 36, p. 458—470.
- Stromer E. 1920. Bemerkungen über die ältesten bekannten Wirbeltier-Reste. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Naturw. Abt., S. 9—20.— 1926. Weitere Bemerkungen über die ältesten bekannten Wirbeltier-Reste, besonders über die Anaspida. Ibid., S. 83—104.— 1930. Neues über die ältesten bekannten Wirbeltier-Reste, besonders über die Anaspida. Ibid., S. 107—121.
- White E. I. 1946. *Jamoytius kerwoodi*, a new chordate from the Silurian of Lanarkshire. Geol. Mag., v. 83, N 2, p. 84—97.
- Woodward A. S. 1900. On a new ostracoderm (*Euphanerops longaevus*) from the Upper Devonian of Scaumenac Bay, Province of Quebec, Canada. Ann. Mag. Natur. Hist. (7), v. 5, p. 46—419.— 1948. On a new species of *Birkenia* from the Downtonian formation of Ledbury, Herefordshire. Ibid. (11), v. 14, p. 876—878.
- См. также в списке общих работ по позвоночным: Jaekel O. 1911; в списке работ общих для рыб и бесчелюстных: Бепр Л. С. 1955; Jarvik E. 1959; в списке по Agnatha: Stensiö E. 1958; в списке по Heterostraci: Kiaer J. 1911; в списке по Osteostraci: Stensiö E. 1932; Traquair R. H. 1899a, 1905; в списке по Placodermi (Rhenanida): Gross W. 1958.

ПОДКЛАСС CYCLOSTOMI (MARSIPROBRANCHII). КРУГЛОРОТЫЕ (МЕШКОЖАБЕРНЫЕ)

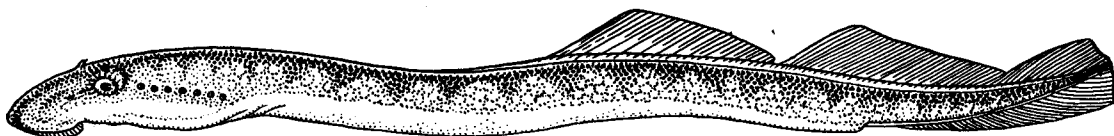


Рис. 14. *Petromyzon marinus* L., соврем.

Тело голое, угреобразное (рис. 14). Костной ткани в скелете нет. Нет парных плавников и их поясов. Тел позвонков нет. 5—15 пар жаберных мешков. Жаберный скелет поверхностный, в виде нерасчлененной корзинки. Имеется бурый «язык», снабженный скелетом. Зубы роговые (рис. 15). Непарные плавники поддерживаются эндоскелетными хрящами, без актинотрихий.

К круглоротым относятся современные миноги и миксины, неизвестные в ископаемом состоянии.

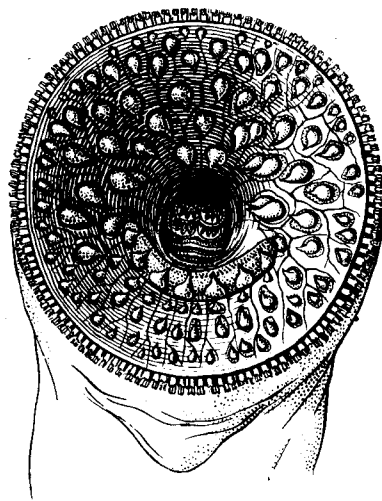


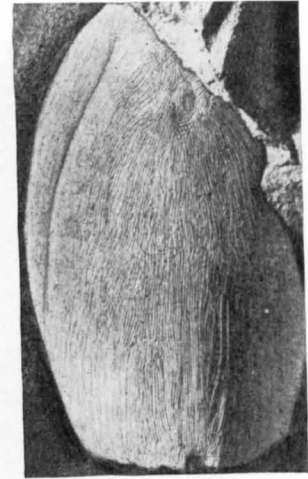
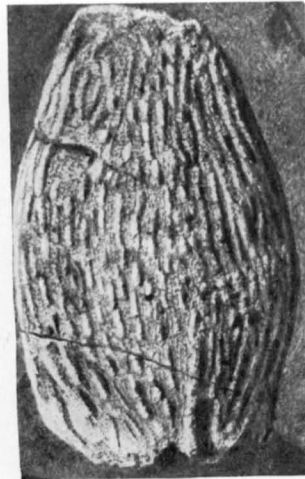
Рис. 15. *Petromyzon marinus* L., соврем.

Ротовая воронка, увел. (Берг, 1916)

ТАБЛИЦЫ I—VII
К ПОДКЛАССУ HETEROSTRACI

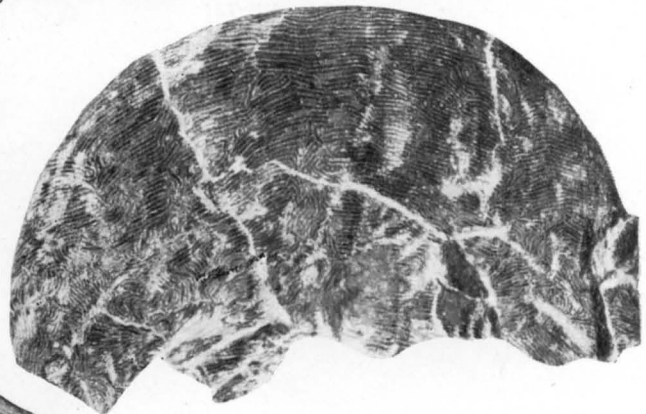
ТАБЛИЦА I

- Фиг. 1, 2. *Irregulareaspis hoeli* (Kjaer): 1 — внутренний отпечаток дорзального щита, $\times 3$; 2 — роstralная часть дорзального щита, $\times 6$; н. девон, Шпицберген (фото А. Heintz, Осло)
- Фиг. 3. *Traquairaspis campbelli* (Traquair), дорзальный щит, $\times 1,5$; н. девон (даунтон), Шотландия (Kjaer, 1932)
- Фиг. 4. *Archegonaspis integer* (Kunth), дорзальный щит, $\times 2,5$; н. девон (валун), С. Германия (Kjaer, 1932)
- Фиг. 5. *Irregulareaspis* ? sp., роstralная часть дорзального щита, $\times 6$; в. лудлоу (верхи скальского гор.), Подолия (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 6. *Amphiaspis argos* Obgischev, кожные зубы и борозды чувствительных каналов, $\times 3$; н. девон, в. зиген (курейская свита), р. Курейка, Сибирская платформа (голотип, Обручев, 1939)
- Фиг. 7. *Poraspis brevis* Kjaer, дорзальный щит, $\times 2,5$; н. девон, Шпицберген (Kjaer, 1932)



3

4



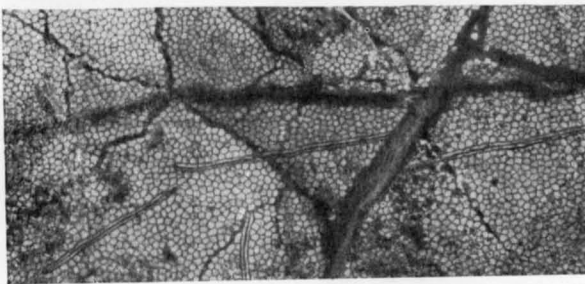
5



2



7



6

ТАБЛИЦА II

- Фиг. 1. *Tolypelepis undulata* Pander, дорзальный щит, $\times 4,5$; н. лудлоу (гор. охесааре), о-в Саарема (Kjaer, 1932)
- Фиг. 2. *Steinaspis miroshnikovi* Obgichev, вентральная пластинка, $\times 3$; н. девон (даунтон, низы зубовской свиты), Норильск (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 3. *Belgicaspis crouchi* (Lankester), ростральная пластинка, $\times 2$; н. девон (н. диттон, верхи чортковского гор.), Днестр, с. Печорка (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 4—5. *Rhinopteraspis* sp., ростральная пластинка, $\times 2$; н. девон* (в. зиген): 4 — курейская свита, Норильск; 5 — Таймыр, р. Тарей (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 6. *Irregulareaspis hoeli* (Kjaer), дорзальный щит без верхнего слоя, видна сеть чувствительных каналов (фото А. Heintz, Осло)

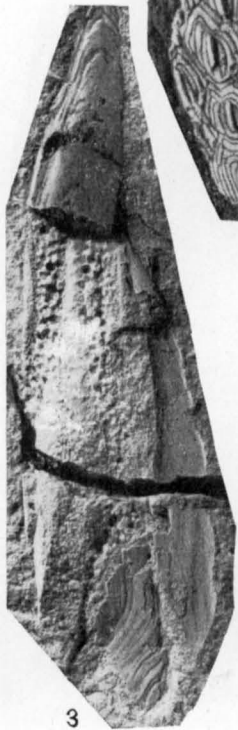
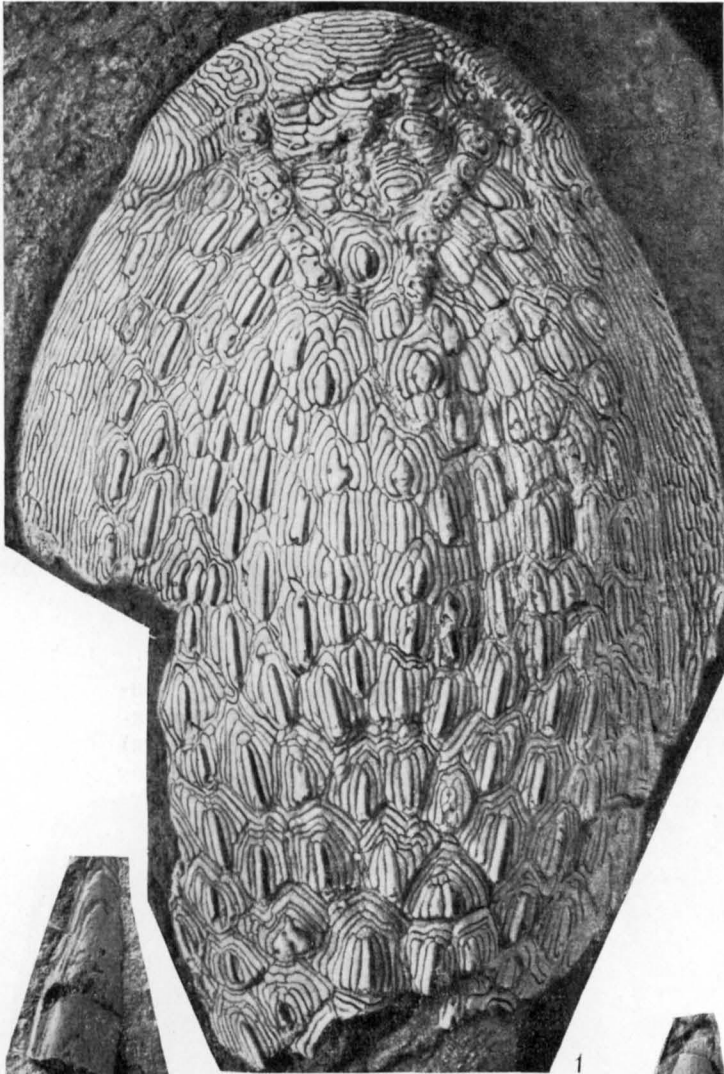
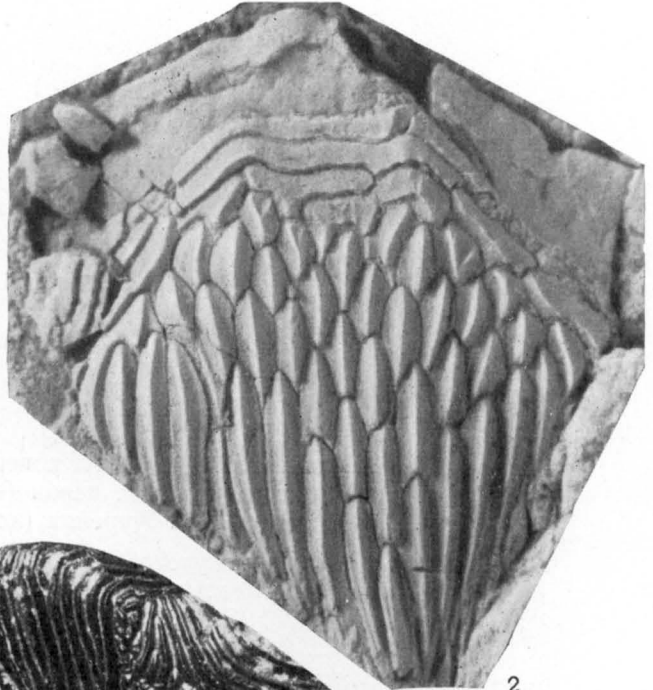


ТАБЛИЦА III

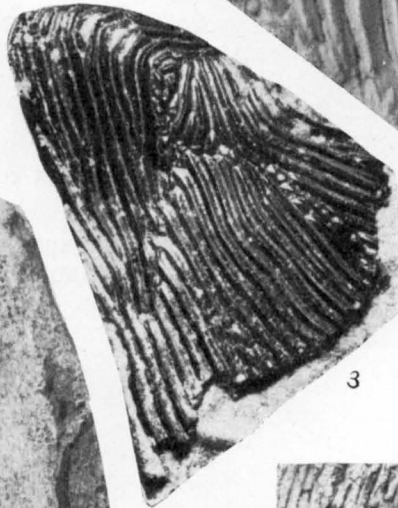
- Фиг. 1—2. *Putoranaspis dentata* Obguchev: 1 — поверхность пластинки с бороздами чувствительных каналов, $\times 6$; н. девон (в. зиген, курейская свита), р. Курейка; 2 — чешуя, $\times 6$; н. девон (в. зиген, курейская свита), р. Дюкар, Сибирская платформа (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 3. *Anglaspis macculoughi* Woodward, поверхность дорзального щита, $\times 6$; н. девон (диттон), Англия (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 4—5. *Aphataspis kiaeri* Obguchev: 4 — дорзальный щит, $\times 2$; 5 — дентиновые ребрышки его же, $\times 6$; н. девон (зиген, низы курейской свиты), Сибирская платформа, р. Курейка (колл. Палеонтол. ин-та)



1



2



3



4



5

ТАБЛИЦА IV

- Фиг. 1. *Olbiaspis coalescens* Obgushev, поверхность дорзального щита в пинеальной области, $\times 6$; н. девон (в. зиген, курейская свита), Сибирская платформа, р. Курейка (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 2. *Pelurgaspis macrorhyncha* Obgushev, поверхность дорзального щита в пинеальной области (отпечаток), видны две борозды надглазничного канала, $\times 2$; н. девон (эмс, низы разведочнинской свиты), р. Курейка (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 3. *Eglonaspis rostrata* Obgushev, задняя часть вентрального щита, нат. вел.; н. девон (в. зиген, курейская свита), р. Курейка (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 4. *Hibernaspis macrolepis* Obgushev, край щита, $\times 2$; н. девон (в. зиген, курейская свита), р. Курейка (колл. Палеонтол. ин-та)



1



2



3



4

ТАБЛИЦА V

- Фиг. 1. *Doryaspis nathorsti* (Lankester), дорзальная пластинка, $\times 2,25$; н. девон (свита вуд-бей), Шпицберген (фото N. Heintz, Осло)
- Фиг. 2. *Angaraspis urvantzevi* Obruchev, поверхность щита, $\times 6$; н. девон (в. зиген, курейская свита), р. Курейка (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 3. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz, часть бранхиальной пластинки $\times 2$; в. девон (снетогорские слои), р. Сясь, Ленинградская обл.
- Фиг. 4. *Siberiaspis plana* Obruchev, поверхность дорзального щита в пинеальной области, $\times 6$; н. девон (в. зиген, курейская свита), р. Курейка (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 5. *Corvaspis kingi* Woodward, орбитальная пластинка, $\times 4$; н. девон (в. даунтон), Англия (Tarlo, 1960)

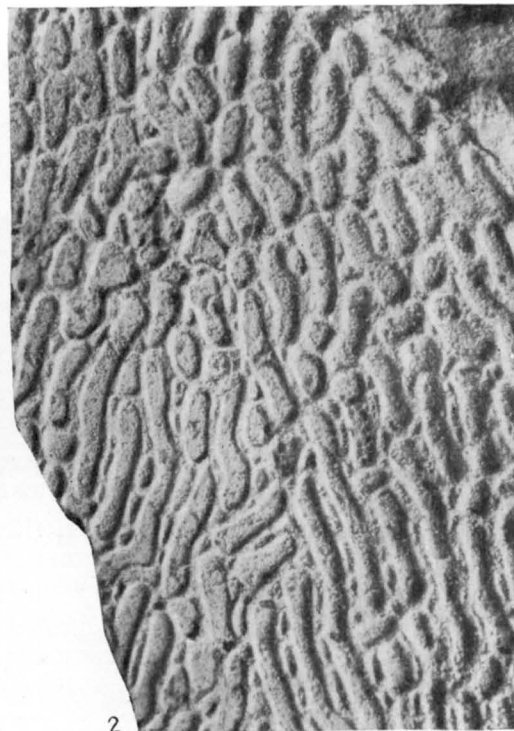


ТАБЛИЦА VI

- Фиг. 1, 2. *Psammolepis paradoxa* Agassiz, тессеры панциря: 1 — нат. вел.; 2 — $\times 6$; в. девон (н. фран, гауйские слои), Латвия, р. Гауя, Инчукалнс (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 3. *Psammosteus* cf. *maeandrinus* Agassiz, пинеальная пластинка, $\times 6$; в. девон, Ленинградская обл., р. Пидьма (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 4. *Zascinaspis heintzi* (Brotzen), ростральная, пинеальная и левая орбитальная пластинки, $\times 2$; н. девон, (в. диттон, 1-я зона олд-реда), р. Днестр, Устечко (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 5. *Psammosteus falcatus* Gross, отдельная тессера, $\times 6$; в. девон, (в. фран, надснежские слои), р. Ловать (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 6. *Karelosteus weberi* Обручев, бронхиальная пластинка, нат. вел.; в. девон, р. Свирь (голотип, Обручев, 1933)
- Фиг. 7. *Psammosteus maeandrinus* (?) Agassiz, тессеры панциря, $\times 2$; в. девон (н. фран, снетогорские слои), р. Сясь (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 8. *Podolaspis lerichei* (Zych), ростральная пластинка, $\times 2$; н. девон (в. диттон, 1-я зона олд-реда), р. Днестр против с. Залещики (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 9. *Ganosteus stellatus* Rohon, кожные зубы панциря, $\times 2$; ср. девон (в. живет, буртнекские слои), басс. Чудского оз., рч. Ёглина (Обручев, 1947)

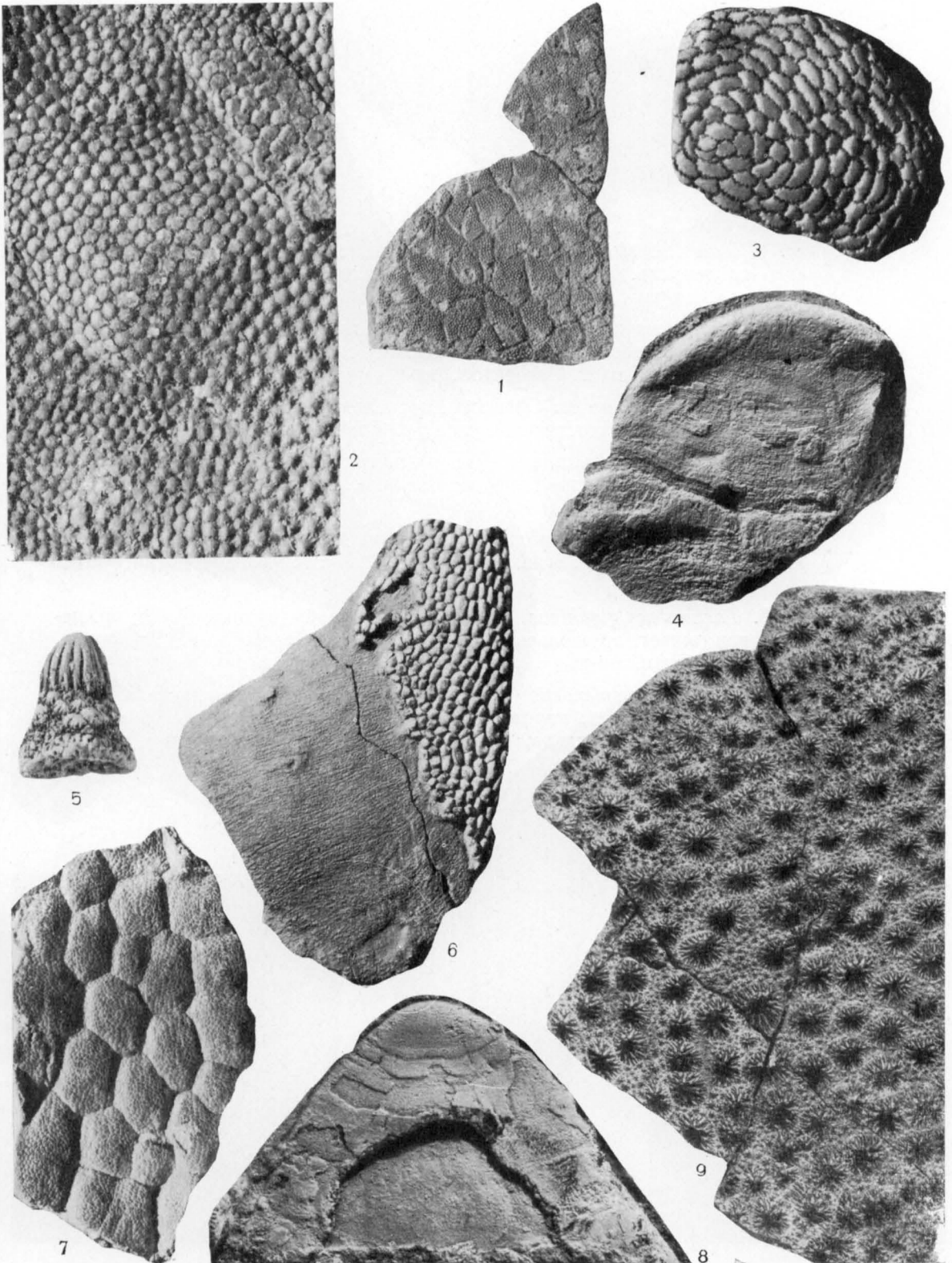
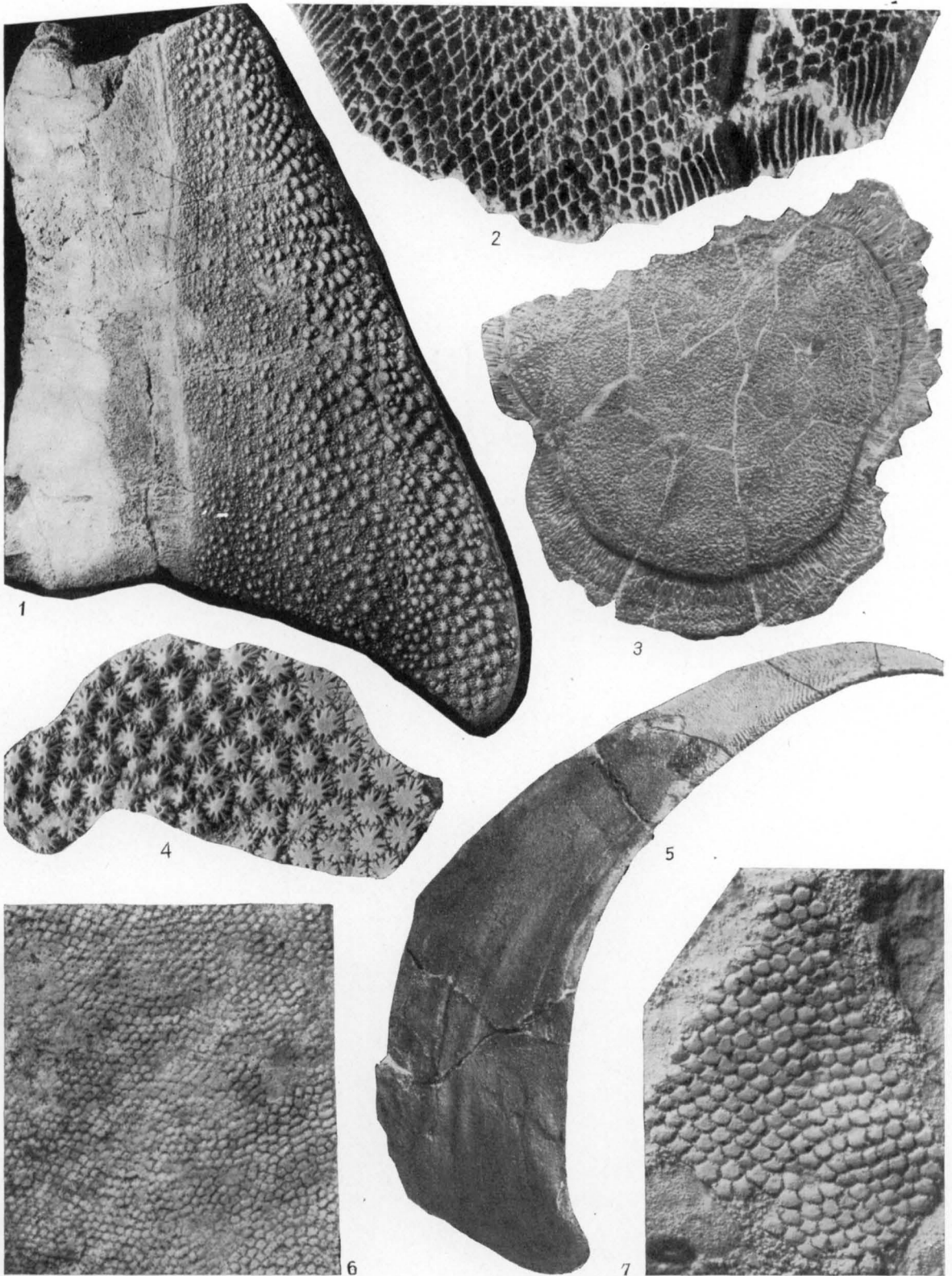


ТАБЛИЦА VII

- Фиг. 1. *Ganosteus stellatus* Rohon, бронхиальная пластинка сверху, $\times 0,6$; ср. девон (в. живет, абавские слои), Латвия, р. Абав (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 2. *Schizosteus splendens* (Eichwald), кожные зубы заднего края чешуи, $\times 6$; ср. девон (н. живет, наровские слои), рч. Славянка близ Ленинграда (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 3. *Aspidosteus heckeri* Obgischev, дорзальная пластинка, $\times 0,2$; в. девон (в. фран, надснежские слои), р. Ловать (паратип, Обручев, 1941)
- Фиг. 4. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon), кожные зубы, $\times 4$; ср. девон (в. живет, буртнекские слои), рч. Ёглина, басс. Чудского озера (Обручев, 1947)
- Фиг. 5. *Psammosteus falcatus* Gross, бронхиальная пластинка, $\times 0,5$; в. девон (в. фран, огрская свита), Латвия, р. Абав (голотип, Gross, 1942)
- Фиг. 6. *Tartuosteus giganteus* (Gross), кожные зубы панциря, $\times 6$; ср. девон (живет, арукюльские слои), Ленинградская обл., р. Саба (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 7. *Schizosteus splendens* (Eichwald), кожные зубы панциря, $\times 6$; ср. девон (н. живет, наровские слои), рч. Славянка близ Ленинграда (оригинал Эйхвальда, Геол. музей Ленинградск. ун-та)



ТАБЛИЦЫ I—II
К ПОДКЛАССУ OSTEOSTRACI

ТАБЛИЦА I

- Фиг. 1. 2. *Tuvaspis margaritae* Obruchev: 1 — головной щит и чешуи, $\times 2$;
2 — бугорки головного щита, $\times 6$; н. девон, Тува (Обручев, 1956)
- Фиг. 3. *Dartmuthia gemmifera* Patten, головной щит, $\times 2$; н. лудлоу (слои
паадла), о-в Саарема (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 4. *Saaremaaspis mickwitzii* (Rohon), головной щит изнутри, $\times 1,5$;
н. лудлоу (слои каарма), о-в Саарема (лектотип, Robertson, 1938)
- Фиг. 5. *Didymaspis* sp., ядро дорзального щита, $\times 3$; н. девон (в. даунтон),
р. Великая, С. Тиман (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 6. *Thyestes verrucosus* Eichwald, головной щит, $\times 2$; н. лудлоу (слои
каарма), о-в Саарема (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 7—8. *Tannuaspis levenkoi* Obruchev, головной щит изнутри, $\times 1$;
н. девон, Тува (7 — голотип, Обручев, 1956; 8 — колл. Палеонтол.
ин-та)



1



2



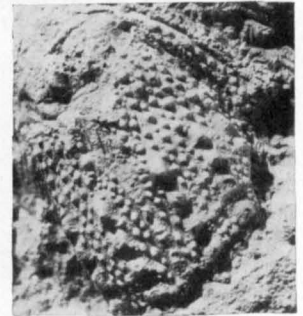
3



4



5



6



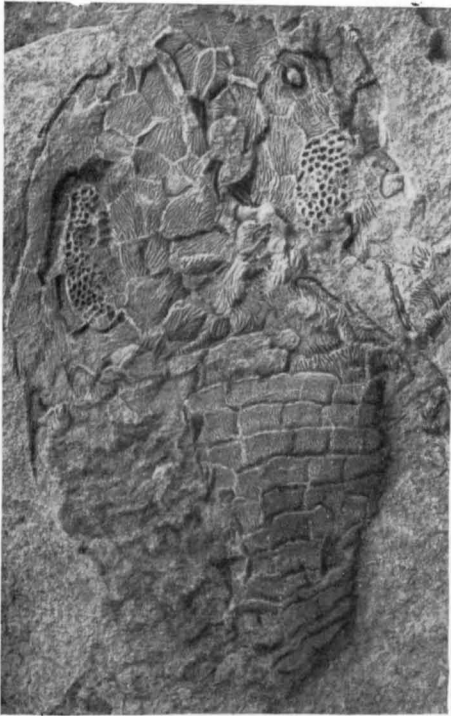
7



8

ТАБЛИЦА II

- Фиг. 1. *Pemoraspis kirkinskayae* Обручев, головной щит и чешуи, $\times 2$; н. девон, Ю. Минусинская впадина (голотип, Обручев, 1961)
- Фиг. 2. *Timanaspis kossovoii* Обручев, дорзальный щит, $\times 2$; н. девон (в. даунтон), р. Великая, С. Тиман (голотип, Коссовой и Обручев, 1962)
- Фиг. 3. *Aceraspis robusta* Kiaer, головной щит сбоку и сверху, $\times 2,5$; н. девон (даунтон), Рингерике, Норвегия (Kiaer, 1924)
- Фиг. 4. *Tremataspis schmidtii* Rohon, дорзальный панцирь, $\times 1$; н. лудлоу (слои каарма), о-в Саарема (колл. Палеонтол. ин-та)



1



2



3



4

ВЕТВЬ GNATHOSTOMI. ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ

Есть челюсти, образованные одной из передних жаберных дуг. Последние у первичноводных челюстноротых (рыб и амфибий) расчленены и расположены кнутри от жаберных артерий, ствола аорты и нервов; жабры в виде эктодермальных пластинок. Парные конечности есть, или вторично утрачены. Хорда сохраняется или более

или менее заменена телами позвонков. Полу-круглых каналов во внутреннем ухе три. Обонятельный орган не стоит в связи с гипофизом. Внутренний скелет хрящевой или костный. Надкласс рыб (Pisces) и надкласс четвероногих (Tetrapoda).

НАДКЛАСС PISCES. РЫБЫ

Водные челюстные, дышащие жабрами и во взрослом состоянии. Парные конечности, если имеются, развиты по типу плавников. Непарные плавники поддерживаются специальным

скелетом. Есть только внутреннее ухо. Эмбриональное развитие без амниона и аллантоиса. В. силур — ныне. Четыре класса: Placodermi, Acanthodei, Chondrichthyes, Osteichthyes.

КЛАСС PLACODERMI. ПЛАСТИНОКОЖИЕ

Д. В. Обручев

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Голова покрыта обычно плотно соединенными костями крыши черепа и щечными, передняя часть туловища — костями сильно развитого экзоскелета плечевого пояса. Головная и туловищная части панциря обычно соединены парой горизонтальных шарниров; другое сочленение развито между затылочной частью эндокrania и позвоночником. Имеются костные челюсти. Кости из трех слоев: бугорчато-пластинчатого наружного, губчатого среднего и пластинчатого базального, содержат костные клетки. У более древних форм развито перихондральное окостенение эндокrania. Имеются окостенения позвоночника и плавников. Хорошо развиты грудной и брюшной плавники, непарные обычно слабо. Каналы боковой линии большей частью в бороздах на поверхности костей. Девон. Два подкласса: *Arthrodira* и *Antiarchi*.

История изучения

Placodermi примерно в принятом ныне смысле, но в качестве семейства были выделены Ф. Мак-Коем (McCoу, 1848). Первые описания и реконструкции принадлежат Л. Агассису (Agassiz, 1844) и Хью Миллеру (Miller, 1849), классической работой были «*Placodermes*» Х. Пандера (Pander, 1857), где описан ряд форм из девона Шотландии и Прибалтики и особенно подробно рода *Coccosteus* и *Asterolepis*, т. е. представители обоих подклассов нынешней классификации. Х. Асмусс (Asmuss, 1839, 1856), выяснивший рыбную природу остатков плакодерм, описал их очень схематично. В дальнейшем появилось много описаний плакодерм, которых разделили

на артродир, то причислявшихся к двоякодышащим, то выделявшихся в отдельный подкласс рыб, и антиарх, обычно относившихся к «*Placodermi*», ставшим синонимом *Ostracodermi* (бесчелюстных панцирных). Шотландский материал описывали Р. Траквэр (Traquair) и А. См. Вудвард (Woodward). Особенно надо отметить монографию первого по *Asterolepidae* (1894—1913). В Германии ряд работ по *Arthrodira* выпустили А. Кенен (Koenen), Ф. Кайзер (Kayser) и О. Иекель (Jaekel). В США были открыты богатые местонахождения остатков артродир, особенно в верхнем девоне Огайо, и вышло много их описаний — Д. С. Ньюберри (Newberry), Дж. Кларк (Clarke), Э. Клейпоул (Claypole), Б. Дин (Dean), Ч. Истмен (Eastman), Л. Гусаков (Hussakof), в Канаде — Дж. Уайтвевс (Whiteaves). В России писали Э. Эйхвальд (Eichwald), И. Рогон (Rohon), Г. Траутшольд (Trautschold), И. Лагузен (Lahusen), но новых данных эти работы не дали.

Вообще, работы XIX и начала XX в., несмотря на их многочисленность (особенно в США), дали поверхностные описания родов и видов но так и не выяснили природы плакодерм. Как и для других групп рыб, новая эпоха наступила в середине 20-х годов текущего века. Работы Э. Стеншэ (Stensiö, 1925—1959), А. Гейнца (Heintz, 1929—1938), Ф. Броили (Broili, 1928—1933), В. Гросса (Gross, 1931—1960), В. Брайанта (Bryant, 1924—1935), Д. Данкла (Dunkle, 1939—1947), Р. Денисона (Denison, 1950—1960), Э. Уайта (White, 1952), Ю. Кульчицкого (Kulczycki, 1956—1957), Ж.-П. Лемана (Lehman, 1956), Т. Орвига (Ørvig, 1951—1961),

Д. М. С. Уотсона (Watson, 1932—1961), Дж. Уэллса (Wells, 1942—1943), Э. Хиллса (Hills, 1936—1958) показали, что *Arthrodira* и *Antiarchi* очень близки друг к другу, так что последних даже стали включать в *Arthrodira*. Обе эти группы оказались обладающими настоящими челюстями и принадлежащими, следовательно, к настоящим рыбам, а не к бесчелюстным. Изучение их эндокраниев позволило сблизить их с *Elasmobranchii*. Подробно описано много старых и новых форм, доказана принадлежность к *Arthrodira* многих aberrантных групп, которые ниже описываются в качестве отрядов. Открыт ряд новых фаун и намечены направления эволюции плакодерм, хотя в этом отношении высказаны прямо противоположные взгляды.

В СССР плакодерм изучали Д. Обручев (1927—1961), Э. Марк (1953), О. Обручева (1955—1962), А. Быстров (1956—1959), В. Каратайте-Талимаа (1957—1960), А. Сергиенко (1961).

Морфология

П а н ц и р ь. Placodermi — одна из групп, обычно именуемых «панцирными рыбами», их наружный скелет — основное в их характеристике и классификации, тем более, что именно он — целиком или, много чаще, в разрозненном и фрагментарном виде, сохраняется в ископаемом состоянии.

Кости Placodermi в типичном развитии построены из трех слоев. Базальный слой (изоэдин) состоит из пластинок с чередующимся под прямым углом направлением волокон и лежащих между пластинками веретеновидных костных клеток. Второй слой, губчатый, содержит полости, вытянутые по направлению лучей окостенения и окруженные концентрическими пластинками кости. Наружный слой, бугорчатый, построен из изогнутых пластинок, образующих бугорки, в нем имеются восходящие каналы, открывающиеся обычно между бугорками и у их оснований, и дугообразные каналы, в которых или на которых сидят униполярные костные клетки, представляющие подобие одонтобластов дентина. У некоторых, более древних форм, имеется и настоящий слой дентина. Нарастающие с наружной стороны пластинки кости или прямо повторяют изгиб пластинок на бугорках, увеличивая размеры последних, или замуровывают бугорки, образуя над ними новые и новые слои бугорков. В зубах имеется настоящий остеодин, содержащий сеть пульпарных каналов, из которых исходят дентинные каналы. В трирах челюстей пиктодонтид развивается трубчатый дентин с рядами косо вперед восходящих пульпарных каналов.

Имеются значительные отклонения от схемы, типичной для наиболее многочисленных групп (*Euarthrodira*). Так, губчатая ткань может содержать более крупные полости менее заметной ориентации (*Petalichthyida*, *Antiarchi*), дентин

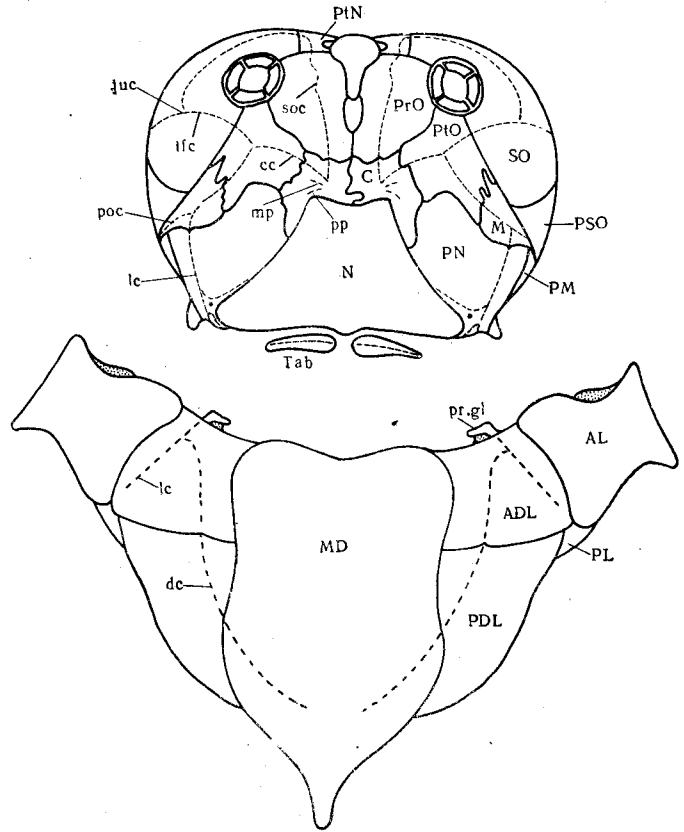


Рис. 1. *Plourdosteus trautscholdi* (Eastman), крыша черепа и туловищный панцирь

ADL — anterior dorso-laterale; AL — anterior laterale; C — centrale; M — marginale; MD — medio-dorsale; N — nuchale; PDL — posterior dorso-laterale; PL — posterior laterale; PM — postmarginale; PN — parannuchale; PrO — praeorbitale; PSO — postsuborbitale; PtN — postnasale; PtO — postorbitale; SO — suborbitale; Tab — tabulare (postnuchale); cc — центральный канал; dc — дорзальный; ijc — подглазничный; juc — югулярный; lc — боковая линия; mp — средняя ямочная линия; poc — преоперкулярный канал; pp — задняя ямочная линия; pr. gl — сочленовный отросток; soc — надглазничный канал; в. девон (шелонские слои), Ленинградская обл. (Обручева, 1959)

или дентиноподобная ткань может присутствовать или отсутствовать. Однако в большинстве случаев фрагменты костей артродир можно узнать в разрезе по толщине губчатого и базального слоев, имеющих почти одинаково плотное строение и направление костных пластинок. Кости плакодерм достигают иногда феноменальной толщины в 4—5 см (*Homostius*, *Heterostius*).

Кости плакодерм получили особые, чисто топографические названия, так как развились из срастания первичных мелких окостенений,

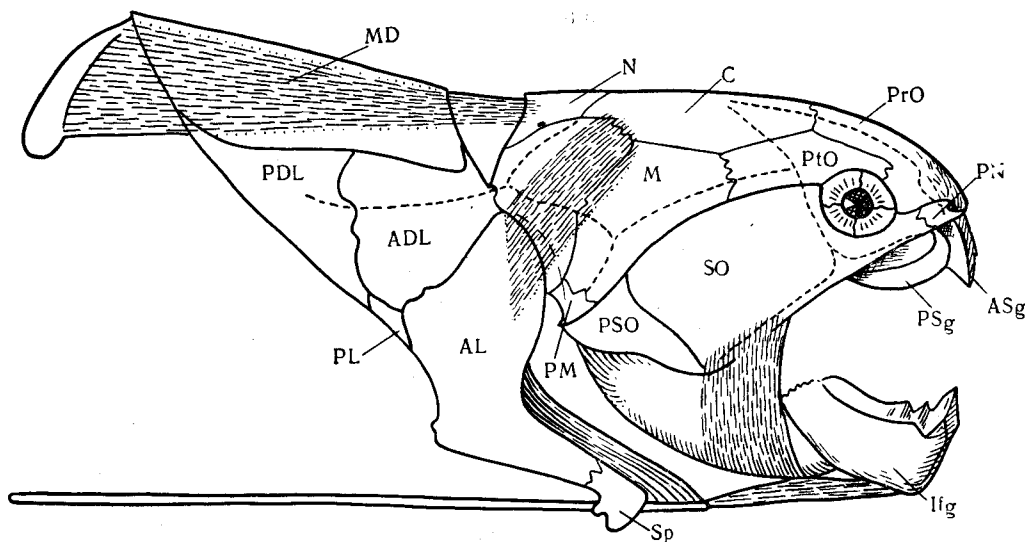


Рис. 2. *Dunkleosteus intermedius* (Newberry), панцирь головы и туловища сбоку; штриховкой показаны мускулы, поднимающие и опускающие голову и нижнюю челюсть
 Обозначения, как на рис. 1, кроме того: ASg — anterior supragnathale; Ifg — infragnathale; PSg — posterior supragnathale; Sp — spinale; в. девон, США (Heintz, 1931)

тессер, независимо от костей костных рыб. Однако некоторые из них, особенно кости плечевого пояса, были все же гомологизованы с костями последних. Мы здесь будем употреблять привычные нейтральные названия, но укажем и на возможные гомологии.

Крыша черепа у большинства артродир (надотряд Euarthrodira) состоит из трех непарных центральных костей и семи пар боковых (рис. 1). Непарные: rostrale (ростральная, R), pineale (пинеальная, P), nuchale (затылочная, N). Парные: postnasalia (заносовые, PtN), праеорбиталия (предглазничные, PrO), postorbitalia (заглазничные, PtO), centralia (центральные, C), marginalia (краевые, M), postmarginalia (закраевые, PtM), раганучалия (боковые затылочные, PN). Очень редко позади nuchale можно найти пару маленьких postnuchalia (послезатылочные, Tab).

Все эти кости обычно плотно соединены друг с другом и встречаются полностью и отчасти в связанном состоянии. Их взаимное расположение и пропорции служат основой при классификации родов.

Кости щечные и жаберной крышки (рис. 2) соединены с костями крыши черепа и друг с другом слабо и поэтому встречаются реже и в отдельности. Их две пары: suborbitalia (подглазничные, SO), составляющие задний и нижний край орбиты и соединяющиеся с postnasalia передним концом своего подглазничного отростка, и postsuborbitalia (PSO).

Каналы боковой линии, выраженные бороздами на поверхности костей, имеют постоянное расположение (рис. 1). Собственно канал боковой линии (lc) входит на крышу черепа через шарнир между туловищем и раганучале и идет по этой кости вперед и латерально. От него медиально ответвляются коротенькая веточка супратемпоральной комиссуры (St. c), продолжение которой можно найти на postnuchalia, (что дает право гомологизовать последние с extrascapularia (tabularia) костных рыб) и задняя ямочная линия (p. pl), идущая параллельно контакту с nuchale. Между этими ответвлениями лежит наружное отверстие эндолимфатического канала, ведущего в ушную полость (ductus endolymphaticus, d. e). Далее канал переходит на marginale, где от него ответвляется латерально предкрышечный (canalis праеорперкулярис, roc). Затем уже в качестве подглазничного (с. infraorbitalis, ifc) переходит на postorbitale, в центре окостенения отгибается латерально и уходит под орбиту, на suborbitale, где от него назад отходит югулярный канал (juc), и далее на postnasale, а от места перегиба на postorbitale отходит центральный канал (cc) на centrale. На последней кости из центра окостенения радируют четыре канала: кроме центрального, латерально средняя ямочная линия (mp), назад передний отрезок задней линии (pp) и вперед надглазничный канал (с. supraorbitalis, soc), проходящий по праеорбитале и соединяющийся с подглазничным на postnasale.

Расположение каналов указывает на прилизительные гомологии костей крыши черепа с костями Osteichthyes. Praeorbitale соответствует фронтальному и назальному рядам костей, centralia — париетальным, postorbitale — dermosphenoticum, marginale — intertemporale и supratemporale, а parapanuchalia — боковым экстракапулярным. Nuchale не имеет гомолога.

В aberrantных отрядах Arthrodira и в подклассе Antiarchi наблюдаются отступления от описанного плана выражающиеся в слиянии или разделении некоторых костей. Так, postgale и pineale часто срастаются в одну кость, rostrompineale (Arctolepida, Petalichthyida). Nuchale и centralia также могут образовать одну непарную длинную кость — centronuchale (Phyllolepida), причем могут быть отдельные боковые centralia (Petalichthyida). Позади parapanuchalia может быть еще пара postparapanuchalia (Petalichthyida). При перемещении орбит на спинную сторону suborbitale может совсем исчезнуть, и передне-латеральные края крыши черепа могут быть покрыты мелкими окостенениями (Petalichthyida, Phyllolepida). Передняя часть головы впереди орбит совсем лишена наружных окостенений у Ptyctodontida, у которых орбиты спереди не замкнуты, хотя, по-видимому, все кости крыши черепа, кроме rostrale и postnasale, налицо. У ранних плакодерм (Rhenanida) план крыши черепа вообще еще не установился и подвержен большим колебаниям, причем в нем большую роль играют мелкие пластинки, тессеры. Особенно изменен план крыши черепа у Antiarchi, о чем см. в диагнозе этого подкласса.

Челюстные окостенения обычно состоят из трех пар: двух верхних, anterior и posterior supragnathalia, прилегающих изнутри к подглазничному отростку suborbitale, и одной нижней, infragnathale (рис. 2). Эти кости, как и кости наружного скелета, являются накладными, однако иногда встречаются окостенения хрящевой челюстной дуги — передних концов меккелева хряща между infragnathalia и суставных частей (articulare на наружной стороне заднего конца infragnathale; quadratum на внутренней стороне postsuborbitale). В верхней челюсти имелся еще непарный элемент, anterognathale, между anterior supragnathalia; он встречается очень редко, но у Mylostomatidae с их широкими перетирающими челюстями достигает сильного развития.

У более ранних и примитивных форм края челюстей, их симфизные концы и наружная сторона несут зубы, представляющие развитую форму бугорков, покрывающих обычно кости наружного скелета — в них сильнее развит дентин, но они не являются настоящими зубами, прирос-

шими к челюстям. В филогенезе Arthrodira, так же как в онтогенезе некоторых форм (*Cocco-steus*) наблюдается редукция зубов и их функциональная замена режущим краем челюсти.

Экзоскелетный плечевой пояс (рис. 2) достигает у Placodermi необыкновенного развития, прикрывая в виде панциря всю переднюю часть или даже почти все туловище (Arctolepida, Antiarchi). На дорзальной

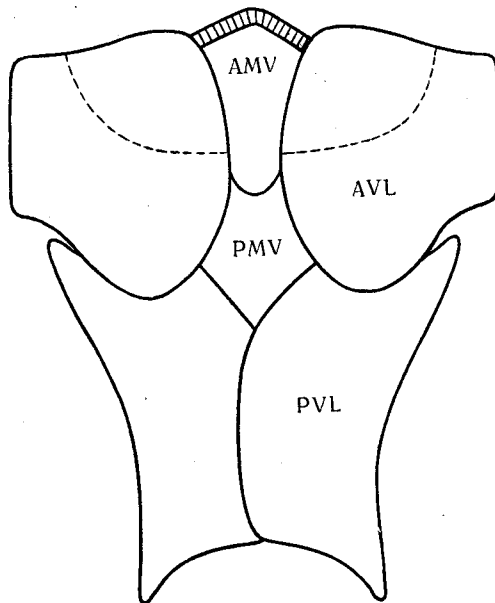


Рис. 3. *Cocco-steus markae* O. Obrucheva, вентральный щит, $\times 0,75$

AMV — anterior medio-ventrale; AVL — anterior ventro-laterale; PMV — posterior medio-ventrale; PVL — posterior ventro-laterale; ср. девон (буртнекские слои), Эстония (O. Обручева, 1962)

стороне у типичных артродир расположена средняя спинная пластинка (medio-dorsale, MD), по бокам ее — две пары спиннобоковых (anterior и posterior dorso-lateralia, ADL и PDL), из которых передняя несет у Arthrodira сочленовный отросток (*pr. gl*), а у Antiarchi — сочленовную ямку головно-туловищного шарнира. К этой паре примыкает другая, образующая боковые стороны панциря — передняя и задняя боковые (anterior и posterior lateralialia, AL и PL). Первая из них несет внутреннюю пластинку, или «передник», отходящую близ и от ее переднего края вперед и внутрь и образующую заднюю стенку жаберной полости. К ней примыкает такая же, отходящая от переднего края межбоковой кости (interlaterale, IL), образующей передний край вентрального щита. Обе эти внутренние пластинки на передней стороне (т. е. задней стенке жаберной полости) несут орнамент из плоских треугольных бугорков, совершенно

непохожих на бугорки наружной поверхности тех же костей и давших повод для установления особых «родов» [*Sphenophorus* Newberry, 1875 (= *Oestophorus* Miller, 1892)].

Вентральный щит (рис. 3) образован двумя непарными средними вентральными пластинками (anterior и posterior medioventralia, *AMV* и *PMV*), тремя парными: межбоковыми (interlateralia) и боковыми вентральными (anterior и posterior ventro-lateralia, *AVL* и *PVL*). Щит соединяется с боковыми костями плечевого пояса впереди путем контакта латерального конца interlateralia с передне-нижним углом anterior laterale, дальше назад эту функцию выполняет шип (spinale, *Sp*), заклиненный между anterior laterale и anterior ventro-laterale. Позади и медиально от spinale между этими костями расположено отверстие для грудного плавника, которое сзади замыкает posterior ventro-lateralia, налегающее на posterior laterale. Однако может быть и контакт anterior laterale и anterior ventro-laterale позади отверстия грудного плавника.

Канал боковой линии (*lc*), переходящий с rapanuchale через шарнир на anterior dorso-laterale, идет в направлении к posterior laterale, но обычно не достигает этой кости (рис. 2). От него дорзально ответвляется спинной канал (*dc*), переходящий затем на posterior dorso-lateralia и иногда на medio-dorsale. На вентральном щите (рис. 3) имеется канал (*vc*), проходящий по дуге от переднего к медиальному краю anterior ventro-lateralia.

Кости плечевого пояса были гомологизованы Э. Стеншё (Stensiö, 1947) с костями Osteichthyes: anterior dorso-lateralia с posttemporale, anterior laterale и anterior ventro-lateralia — с дорзальной и вентральной частями cleithrum, posterior dorso-lateralia — с supracleithrum, posterior laterale — с anocleithrum, interlateralia — с clavicula, anterior medio-ventrale — с interclavicula. Medio-dorsale и задневентральные кости пояса не имеют гомологов у Osteichthyes.

От этого плана во всех остальных отрядах Placodermi наблюдаются отступления, связанные преимущественно с укорочением экзоскелетного плечевого пояса, обусловленным, по-видимому, увеличением подвижности туловища при изгибании тела. Позади medio-dorsale может быть еще одна кость (posterior medio-dorsale, *PMD*), включающаяся в панцирь (*Antiarchi*) или лежащая позади него в виде коньковой чешуи (таких может быть три у *Arctolepidida*). Между interlateralia, anterior ventro-lateralia и anterior medio-ventrale у *Actinolepididae* имеется еще парная кость, antero-ventrale (*AV*).

При укорочении плечевого пояса в первую очередь подвергаются редукции его боковые кости, так как наиболее сильные сокращения миомеры испытывают в этой области. При этом может даже утеряться непосредственная связь наружного скелета боков и брюха и остается

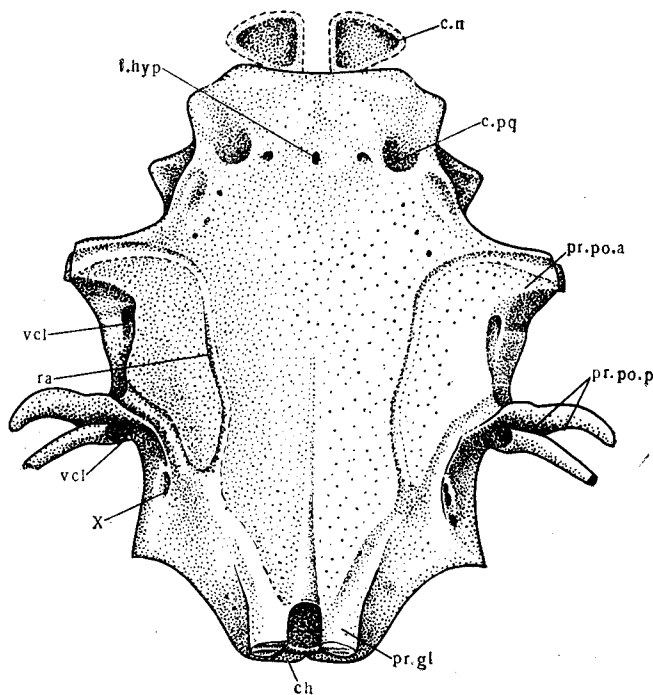


Рис. 4. *Kujdanowiaspis rectiformis* (Brotzen), эндокраний снизу, $\times 2,4$

ch — хорда; *с. п.* — окостенения носовых капсул; *с. р. q* — сочленение с palato-quadratum; *f. hyp* — гипофизная ямка; *pr. gl* — сочленение с позвоночником; *pr. ро. а*, *pr. ро. р* — передний и задний посторбитальные отростки; *га* — radix aortae; *vcl* — отверстия канала *veuae scapitis lateralis*; *X* — выход X нерва; н. девон, Подолия (Stensiö, 1945)

только его связь через внутренний скелет плечевого пояса (scapulo-cogascoideum), но тем не менее все кости плечевого пояса, за исключением spinale, сохраняются и вентральный щит длинный (*Pachyosteida*). У других групп вентральный щит может быть редуцирован, так что остаются только передние кости (*Homostius*) или даже одна кость (*Heterostius*). Могут быть редуцированы и задние кости боков плечевого пояса, который становится действительно узким поясом (*Ptyctodontida*, *Rhenanida*). Своеобразно изменяется плечевой пояс у *Sinauchenia*, где он срастается с крышей черепа и щечными костями, лишая подвижности голову и закрывая жаберную щель.

Эндокраний у древних форм окостеневал по всей поверхности, у более поздних имелись только перихондральные окостенения от-

дельных участков — этмоорбитального, ушного и затылочного. У древних череп платибазальный, широкий в орбитальной области. Носовые капсулы иногда заключены в особые окостенения (рис. 4). У большеглазых верхнедевонских форм череп был, конечно, тропибазальный, с тонкой межглазничной перегородкой. Сочленение с позвоночником парное, по сторонам foramen magnum. Форма черепа и расположение

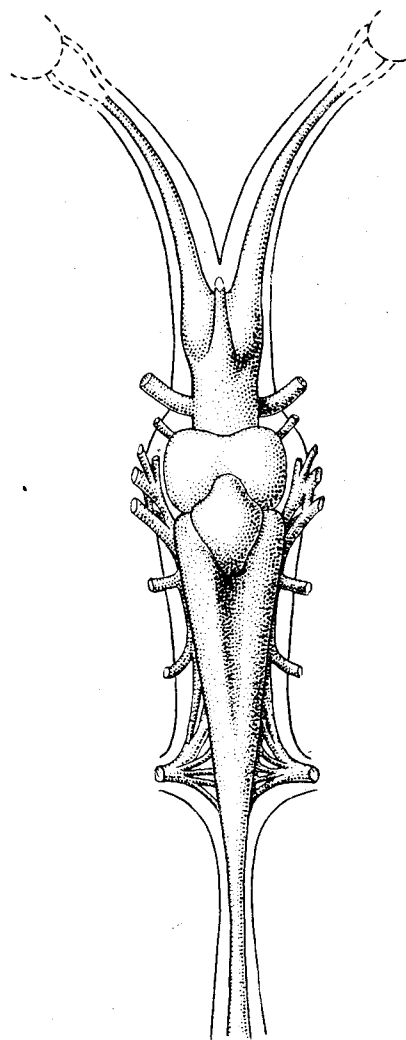
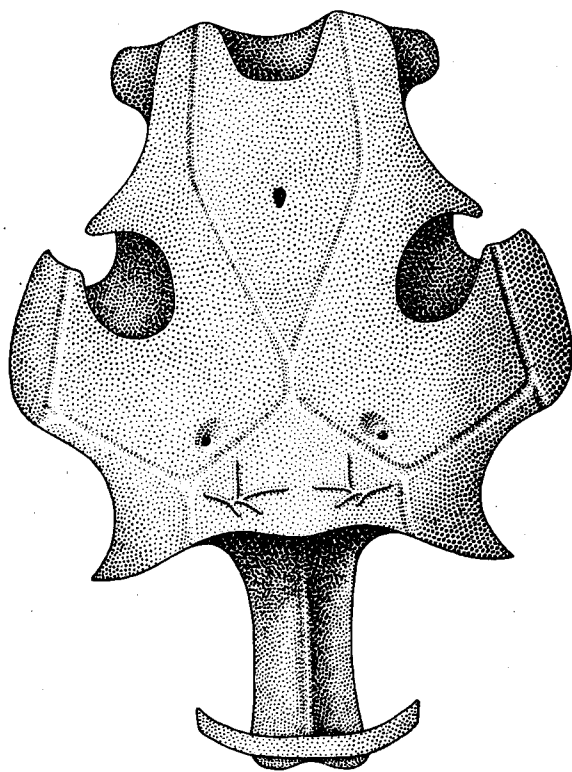


Рис. 5, 6. *Macropetalichthys rapheidolabis* Norwood et Owen

5 — эндокраний сверху; $\times 0,5$; 6 — реконструкция головного мозга; $\times 0,75$; ср. девон, США (Stensiö, 1925)

каналов сосудов как у акул. Эндолимфатический проток из ушной полости открывался на дорзальной поверхности головы. У *Petalichthyida* сильно сужена задняя затылочная область (рис. 5). Благодаря наличию костной выстилки черепной полости удалось у *Macropetalichthys* восстановить строение головного мозга (рис. 6), также очень близкого к мозгу акул, но с менее развитым передним мозгом.

В позвоночнике имелись поверхностные окостенения верхних и нижних дуг, изредка попадающиеся в ископаемом состоянии (*Coccosteus*, *Rhachiosteus*). Внутри этих окостенений сохранялось хрящевое ядро (рис. 7).

Скелет непарных плавников состоял из одного-двух рядов радиалий во втором

спинном плавнике. Имелись также более крупные поддерживающие пластинки под и непосредственно позади medio-dorsale — слившиеся гадиялия первого спинного плавника (рис. 68). Хвостовой плавник был очень мал, хвост, где известен, длинный и заостренный, как у ныне живущих химер. По-видимому, имелся анальный плавник, поддерживаемый особой пластинкой.

Скелет парных плавников. Имеются эндоскелетные пояса конечностей и гадиялия плавников. Плечевой пояс (*scapulo-coracoideum*) у многих поверхностно окостеневший, имеет удлиненную каудальную форму (рис. 8) и соответствует большему или меньшему числу метамеров, ограничиваясь только торакальным

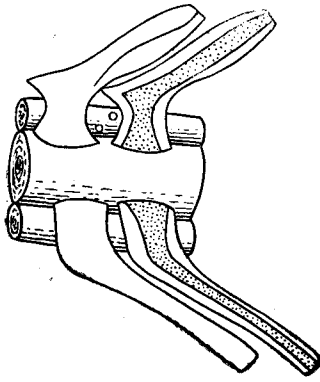


Рис. 7. *Rhachiosteus pterygiatus* Gross, два позвонка; в. девон, Рейнская обл. (Gross, 1938)

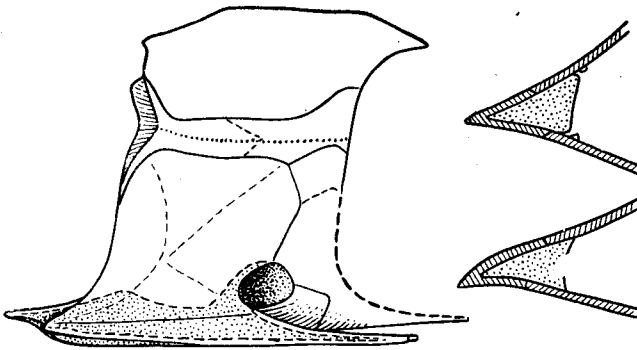


Рис. 8. *Kujdanowiaspis?* sp., туловищный панцирь сбоку и снизу; пунктиром нанесен скапулокораконд, $\times 1,1$; н. девон, Подолия (Stensiö, 1944)

отделом, или захватывая также и абдоминальный. Передний конец, загибающийся медиально — processus coracoideus (коракондидный отросток) лежит в желобе, образуемом вентральной и меди-

альной пластинками interlaterale. Место прикрепления плавника, crista articularis (сочленовный гребень), может быть длинным, если оно не ограничено сзади соединением задних вентральных и боковых костей экзоскелетного плечевого пояса (*Pachyosteida*, *Rhenanida*). Когда такое соединение имеется, то сообразно с величиной отверстия в панцире, сочленовный гребень может быть более или менее коротким (*Coccosteida*, особенно *Arctolepidida*). Соответственно, число базальных элементов плавника

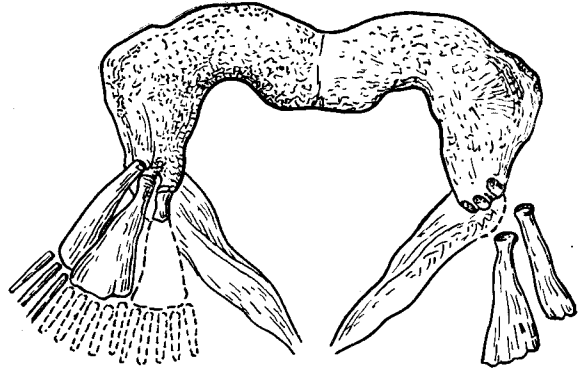


Рис. 9. *Pseudopetalichthys problematicus* Moy-Thomas, скапулокораконд и грудные плавники, $\times 2$; н. девон, Рейнская обл. (Stensiö, 1944)

может сильно варьировать, достигая 25 (*Pachyosteida*) или концентрируясь до трех, соответствующих про-, мезо- и метаптеригиям селажий (рис. 9). Тогда как длинные основания плавников расположены почти горизонтально, чуть опускаясь к переднему концу (рис. 10), у более коротких этот наклон выражен резче (рис. 68). По отверстиям и бороздам на поверхности плечевого пояса удалось восстановить расположение нервов и кровеносных сосудов, снабжавших плавник, и показать сходство его с известным у селажий (Stensiö, 1959).

Принципы систематики

Когда Ф. Мак-Кой (McCoy, 1848) установил свое семейство Placodermi, он включил в него пять родов — *Pterichthys*, *Asterolepis*, *Bothriolepis*, *Coccosteus*, *Chelyophorus*, которые и теперь составляют оба подкласса, Antiarchi и Arthrodira, а также *Psammosteus* и *Dipterus*, принадлежащие к Agnatha и Dipnoi. Классификаций Placodermi почти столько же, сколько авторов, о них писавших. Нет надобности все их приводить. Из более старых возьмем принятую А. С. Вудвардом в его «Каталоге» и как бы подводющую итог данным, полученным в течение XIX столетия. То, что ныне объединяется

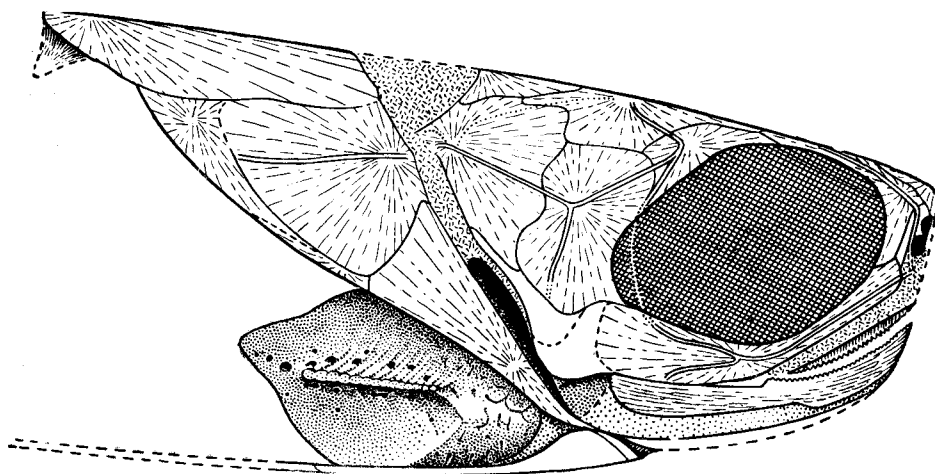


Рис. 10. *Rhinosteus parvulus* Gross, реконструкция головы, туловищного панциря и скапулокоракоида, $\times 1,5$; в. девон, Рейнская обл. (Stensiö, 1959)

в класс Placodermi, было распределено по трем подклассам класса рыб, не считая сборной группы «ихтиодорулитов». В подкласс Holocephali и в отряд Chimaeroidei включалось семейство Ptyctodontidae с тремя родами. Среди ихтиодорулитов числился *Byssacanthus*. Отряд Antiarcha был включен в подкласс Ostracodermi (т. е. отнесен к бесчелюстным) и охватывал семейства Asterolepidae с четырьмя и Ceraspidae с одним родом. Arthrodira в качестве отряда отнесены к подклассу Dipnoi и включали четыре семейства: Coccosteidae с девятью, Asterosteidae с одним, Phyllolepidae с двумя и Mylostomatiidae с одним родом — всего 21 род.

Вышедшее в начале 20-х годов нашего века четвертое издание «Основ» К. Циттеля (Broili и. Schlosser, 1923) дает представление о системе Placodermi перед началом бурного развития палеоихтиологии. Здесь эта группа все еще разорвана между тремя подклассами рыб. Само название Placodermi присвоено бесчелюстным, а Antiarchi все еще являются одним из их отрядов. Но четыре рода Arthrodira (*Gemuendina*, *Phyllolepis*, *Holonema*, *Sphenophorus*) включены в отряд Heterostraci. Arthrodira составляют особый отряд и включают уже сем. Ptyctodontidae, принадлежность которого к Arthrodira была доказана Л. Долло (Dollo, 1907). *Byssacanthus* в качестве ихтиодорулита отнесен к Acanthodii. Всего к Placodermi в нашем понимании отнесено здесь 33 рода.

Второе английское издание «Основ» Циттеля (Woodward, 1932) уже отражает начавшуюся новую эпоху, хотя в основном система остается той же. Antiarchi все еще отряд подкласса Ostracodermi, но *Byssacanthus* вошел в их состав и только *Phyllolepis* отнесен к Heterostraci,

подкласс Arthrodira с шестью семействами включает уже и *Holonema*. В подклассе Elasmobranchii появился новый отряд Rhenanidi с семействами Asterosteidae и Jagorinidae.

Однако уже в том же году появилась принципиально новая классификация (Heintz, 1932): класс Placodermata разделен на два подкласса, Antiarchi и Arthrodira, а последние на отряды Acanthaspida (=Arctolepida), Coccosteida (=Coccosteida + Pachyosteida), и высказано предположение, что самостоятельные отряды могут образовать такие формы, как 1) *Mylostoma* и *Dinomylostoma*; 2) *Titanichthys*; 3) *Homonostius*, 4) *Heterostius*. Аберрантные группы артродир сюда не были включены, хотя уже раньше Э. Стенсё (Stensiö, 1925) к артродирам относил Macropetalichthyidae, Ptyctodontidae и Jagorinidae. Близка к этому система А. Ромера (Romer, 1933).

В дальнейшем намечилось несколько типов классификаций в зависимости от взглядов на эволюционное значение тех или других структурных особенностей. Так, Д. М. С. Уотсон (Watson, 1937), нашедший у Acanthodii полную гиоидную жаберную дугу, отнес к новой группе (ступень и класс), Aphetohyoidea, т. е. свободногиоидных (противопоставляемых другим членисторотым рыбам), также отряды Arthrodira, Antiarchi, Petalichthyida, Rhenanida. Дж. Мой-Томас (Moy-Thomas, 1939) поставил знак равенства между Placodermi и Aphetohyoidea и разделил их на шесть отрядов: Acanthodii, Arthrodira (с тремя подотрядами Euarthrodira, Ptyctodonta и Phyllolepidae), Macropetalichthyida, Antiarchi, Stegoselachii (подотряды Rhenanida и Stensiöellida) и Palaeospondyloidea (включив сюда и это проблематическое ископаемое).

Почти идентична классификация во втором издании учебника Ромера (Romer, 1945): класс Placodermi, те же шесть отрядов и три подотряда в отряде Arthrodira, но подотряд Euarthrodira разделен на два инфраотряда, Arctolepida и Brachythoraci — деление, предложенное В. Гроссом (Gross, 1930).

Другой тип системы исходит от Стеншё (Stensiö, 1944), который уже не выделяет Antiarchi, а делает их отделом Arthrodira наряду с Euarthrodira и Rhenanida. Euarthrodira делятся на семь отрядов: Brachythoraci (подотряды Pachyosteorphi и Coccosteorphi), Dolichothoraci (=Arctolepida), Acanthothoraci, Petalichthyida, Stegoselachii, Phyllolepida, Ptyctodontida. Эта классификация располагает отряды в зависимости от степени специализации (концентрации) грудных плавников.

В порядке степени редукции экзоскелетного плечевого пояса располагает те же группы Э. И. Уайт (White, 1952), понижая их в подотряды: класс Arthrodira делится на два отдела, Euarthrodira и Antiarchi, первые на два отряда, Arctolepiformes (с подотрядами Arctolepida, Ptyctodontida, Phyllolepida, Petalichthyida, Stensiöellida) и Coccosteiformes (подотряды Brachythoraci, Rhenanida).

Последний вариант системы Стеншё (Stensiö, 1959), основанный исключительно на строении плечевого пояса и грудного плавника, следующий: Arthrodira (класс) делятся на два отдела, Euarthrodira и Antiarchi, первые на два надотряда, Aspinothoracida (не имеющие spinale) с одним отрядом Pachyosteorphi, и Spinothoracida (имеющие spinale), охватывающие все остальные девять отрядов: Coccosteorphi, Dolichothoraci, Acanthothoraci, Radotinida, Rhenanida, Petalichthyida, Stensiöellida, Phyllolepida, Ptyctodontida. Antiarchi делятся на два отряда — Asterolepiformes и Remigolepiformes.

Третий тип систем представлен классификацией Л. С. Берга (1949). Placodermi здесь также отсутствуют, но Antiarchi и Arthrodira не только не объединены в Arthrodira, а разделены на два независимых класса, Pterichthyes и Coccostei. Первые содержат те же два отряда (заимствованные Стеншё у Берга), а вторые — три подкласса: Euarthrodira (с четырьмя отрядами — Arctolepiformes, Coccosteiformes, Mylostomiformes, Ptyctodontiformes), Phyllolepida (один отряд) и Macropetalichthyes (один отряд). В качестве прибавления к Coccostei три отряда: Stensiöelliformes, Gemuendiniformes, Jagoiniformes. В посмертном издании (1955) эта система немного изменена: в Euarthrodira прибавлен отряд Palaeacanthaspidiformes (Acanthothoraci). В подкласс Macropetalichthyes включен отряд Stensiöelliformes, а в новый подкласс Ge-

muendinae отряды Gemuendiniformes и Jagoiniformes.

Все эти системы обладают существенными недостатками, от которых мы пытаемся освободиться в приведенной ниже системе. Placodermi принимаются здесь за класс, независимый от Acanthodei, так как наличие у них развитой гиоидной щели является гипотетичным, а попытка дать общий для обеих групп диагноз не удалась — общих признаков почти не оказалось. С другой стороны, в этот класс включаются как Arthrodira, так и Antiarchi, так как вся их организация очень близка и наличие «грудных придатков, столь же своеобразных, как крылья птиц» (Л. С. Берг) является всего одним из многих признаков. Нет надобности подставлять Arthrodira вместо Placodermi и Euarthrodira вместо Arthrodira, включая в Arthrodira и Antiarchi, так как суть дела от этого не изменяется, а источник недоразумений усиливается.

При построении системы нельзя опираться только на развитие одного органа (грудных плавников) и игнорировать геологическую древность групп. Если попытаться учесть все имеющиеся данные о развитии как эндоскелета, так и экзоскелета Placodermi в течение девонского периода (см. главу об историческом развитии), то система должна приобрести примерно такой вид (не касаясь семейств):

Класс Placodermi

Подкласс Arthrodira (=Coccostei)

Надотряд Rhenanida

Отряд Radotinida

» Kolymaspidida

» Palaeacanthaspidida (=Acanthothoraci)

» Stensiöellida

» Gemuendinida

Надотряд Euarthrodira

Отряд Arctolepida

Подотряд Arctolepidoidei

» Williamsaspidoidei

» Holonematoidei

Отряд Coccosteida

» Pachyosteida

Надотряд Petalichthyida

Отряд Macropetalichthyida (Anarthrodira)

» Ptyctodontida

» Phyllolepida

Подкласс Antiarchi (=Pterichthyes)

Отряд Asterolepida

» Remigolepida

Историческое развитие

Существуют две противоположных точки зрения на эволюционное развитие Placodermi. Первая, традиционная, высказывавшаяся почти всеми авторами, писавшими об Arthrodira, принимала во внимание наиболее типичные группы и,

Однако ставшее только в последние годы известным строение грудных плавников и скапуло-коракоида артродир и выявление вполне артродирной природы «аберрантных» групп, вплоть до антиарх, показали, что развитие Placodermi не было столь прямолинейно и представляет значительные трудности для истолкования. Как

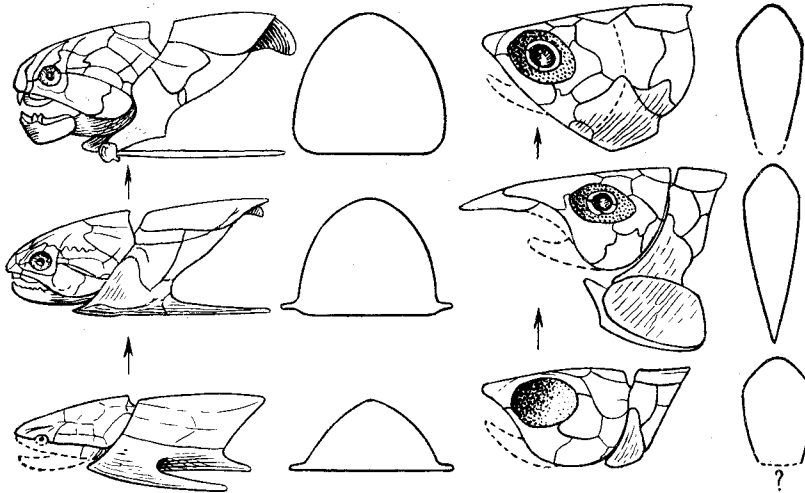


Рис. 11. Эволюция артродир (слева вверх): *Arctolepis*, *Coccosteus*, *Dunkleosteus*, *Brachydirus*, *Oxyosteus*, *Synauchenia* (Heintz, 1935)

располагая их в геологической последовательности, вела эволюцию по линии «*Acanthaspis*» — *Coccosteus* — «*Dinichthys*» и далее к высокотелым вильдунгенским артродирам (рис. 11

показал Э. Стеншё (особенно, Stensiö, 1959), развитие плавников артродир идет в направлении, противоположном наблюдаемой последовательности от примитивных донных форм нижнего девона к сильным хищникам верхнего девона. У нижнедевонских арктолепид («акантаспид») при их длинном плечевом панцире грудные плавники выходят через отверстие позади spinale и имеют короткое основание. Немного длиннее это основание у среднедевонских коккостеид, где также грудной плавник выходит через отверстие позади spinale. Но у верхнедевонских пахиостеид грудной плавник выходит не через отверстие в панцире, а позади его края, в глубокой вырезке между боковыми и вентральными костями. Здесь и основание плавника длинное и отсутствует spinale, которое согласно Стеншё возникло из передней части плавника. Как известно, в онтогенезе стенобазальные плавники с концентрированными мускулатурой, нервами и кровеносными сосудами развиваются из метамерных мускульных почек, занимающих больший участок длины тела, чем окончательные плавники. Согласно теории плавниковых складок тот же процесс сокращения и концентрации первоначально непрерывной складки происходил и в филогенезе. Поэтому делается вывод, что пахиостеиды с эврибазальным грудным плавником более примитивны, чем арктолепиды со стенобазальным. Однако мы знаем, что во

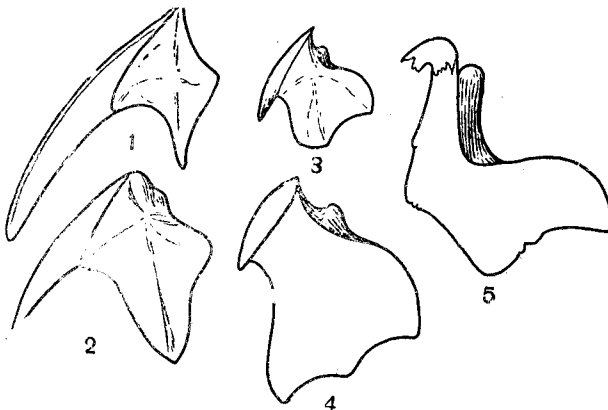


Рис. 12. Изменения в строении anterior-laterale и spinale в эволюции артродир

1 — *Arctolepis*; 2 — *Phlyctaenaspis*; 3 — *Millerosteus*; 4 — *Coccosteus*; 5 — *Dunkleosteus* (Heintz, 1938)

и 12). Развитие шло вполне логично от плоскотелых придонных нижнедевонских рыб с длинным плечевым панцирем и слабыми челюстями к высокотелым подвижным формам с укороченным, особенно на боках, панцирем и мощными режущими или перетирающими челюстями.

многих группах рыб независимо появляются длинные непарные, а иногда парные (скаты) плавники, причем это несомненно вторичное явление. Таким образом, мы не можем считать решающей степень концентрации плавников, если она противоречит высоте организации животных и их геологическому возрасту. Взгляд на таблицу геологического распространения Placodermi показывает полную невозможность поставить Pachyosteida в основание филогении Placodermi. Вся их организация и разнообразие адаптаций (см. в главе об экологии) свидетельствуют, что это — группа, завершающая эволюцию Placodermi. При укорочении боковых и отчасти спинных элементов плечевого пояса она сохранила полный набор этих костей и длинный ventральный щит, который могла унаследовать только от Coccosteida и Arctolepida. Такой же ventральный щит у Antiarchi указывает на их родство с этой группой Arthrodira, и перемещение орбит и ноздрей на спинную сторону должно было произойти у Antiarchi независимо от Gemuendinida. Развитие грудных плавников у Antiarchi и Gemuendinida шло в разных направлениях — крайне эврибазальные у вторых, крайне стенобазальные у первых, хотя обе группы являются бентическими. Намеченные на таблице родственные связи все еще гипотетичны. В частности, слишком мало известно о таких маленьких группах, представленных единичными родами и экземплярами, как Paraplesio-batidae и Stensioellidae. *Kolymaspis* близок к *Radotina* и к Antiarchi по положению орбит и ноздрей. Совершенно особняком стоят Phyllolepidida, представленные одним родом в фауне. Исследования Т. Орвига (Ørvig, 1962) показали, что Ptyctodontida могли происходить от ранних Macropetalichthyida путем редукции передних и задних костей крыши черепа

Класс Placodermi имел сравнительно кратковременную историю (рис. 13). Древнейшими известными его представителями являются *Radotina* и *Kosoraspis* из верхов лудлоу Чехии, сохраняющие еще отчасти примитивное строение наружного скелета из отдельных тессер. От этой группы происходят, вероятно, все Placodermi. В одну сторону развивались Rhenapida, также еще сохранившие тессеры, в том числе скатообразные Gemuendinida, дожившие до франского века. В другую сторону пошли наиболее многочисленные группы Arthrodira, развившие костный панцирь, сперва длинный, а затем, с увеличением подвижности, укоротившийся. Эти группы господствовали каждая в последовательные эпохи девона — Arctolepida в раннюю, Coccosteida — в среднюю, Pachyosteida — в верхнюю. Группа Macropetalichthyida — Ptyctodontida развивалась в сторону выработки дро-

бщего озубления и приобрела большое сходство с хищниками. Она, так же как Gemuendinida, сохранила короткий плечевой пояс до позднего девона. Эта группа, между прочим, показывает несостоятельность предложенного Стеншю деления всех Placodermi на Aspinothoracidi и Spinothoracidi, так как редукция spinale у некоторых

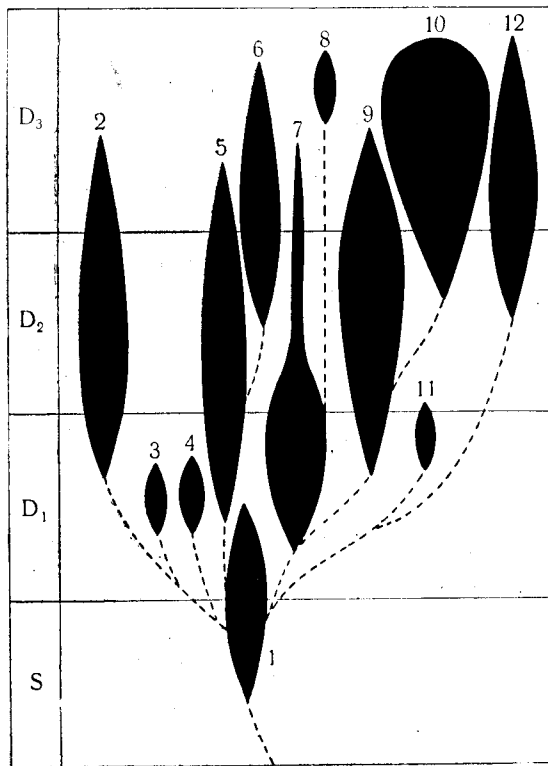


Рис. 13. Схема филогенетических отношений отрядов Placodermi

1 — Radotina; 2 — Gemuendinida; 3 — Stensioellidae; 4 — Palaeacanthaspida; 5 — Macropetalichthyida; 6 — Ptyctodontida; 7 — Arctolepida; 8 — Phyllolepidida; 9 — Coccosteida; 10 — Pachyosteida; 11 — Kolymaspida; 12 — Antiarchi

Ptyctodontida, группы, причисляемой к Spinothoracidi (*Stenurella*), несомненно достигнута независимо от Pachyosteida и также несомненно не унаследована от предков, так как последние (Macropetalichthyida) имели spinale.

Экология и тафономия

Placodermi — класс, целиком вымерший к концу девона, поэтому об их экологии можно судить только по их строению, из которого нам известен почти исключительно наружный скелет. Однако мы знаем, что древнейшие Arthrodira и вся группа Rhenapida были морскими и в большинстве бентическими, но не глубоководными формами. На это указывают перемещение орбит и ноздрей на спинную сторону, упло-

щенная форма тела, у *Gemuendinida* — скатообразная. Строение их челюстей показывает, что среди них не было хищников и питались они, вероятно, мелкими беспозвоночными бентоса. Связь с морским дном сохранили и *Macropetalichthyida* с их дорзально расположенными орбитами, но о строении их челюстей мы ничего не знаем. Однако у их потомков — *Ptyctodontida* выработались дробящие челюсти и общий химероподобный вид. Эти моллюскоядные рыбы явно связаны с морским дном.

Древнейшие представители *Arctolepidida* (Подолья, Шпицберген) связаны с пресными водами. Более поздние встречаются в прибрежных и настоящих морских отложениях. Большею частью это уплощенные формы с плоской вентральной стороной и слабыми челюстями. Способ питания у них был, вероятно, близок к способу питания *Rhenanida*, хотя частью они и перешли в пресные воды. Высокотельный *Williamsaspis* с выпуклым брюхом — морская форма.

От ранних *Arctolepidida* плоское брюхо, уплощенную форму и слабые челюсти унаследовали *Antiarchi*, в большинстве пресноводные. Бентические адаптации у них еще более выражены перемещением глаз и ноздрей на спинную сторону головы. Однако такие формы, как *Gerdalepis*, *Grossaspis* и *Lepadolepis*, снова оказываются в море, имеют высокое тело и открытые вперед орбиты.

Coccosteida сперва встречаются в морских отложениях (нижний девон Рейнской обл.), затем преимущественно в пресноводных (средний девон, в частности, Русской платформы). В позднем девоне это — в основном пресноводная группа, но некоторые роды и виды переходят в море. У коккостейд выработались режущие челюсти, укоротились боковые кости плечевого пояса, форма тела стала более высокой — это уже хищники, хотя не очень крупные и сильные.

Pachyosteida — наиболее богатая разнообразными адаптациями группа, почти исключительно морская. Принадлежность к ним двух пресноводных родов из прибалтийского среднего девона (*Homostius*, *Heterostius*) сомнительна. Среди пахиостейд есть сравнительно мелкие крупные и гигантские рыбы, более или менее уплощенные горизонтально, но также и совсем плоские вертикально, сильные хищники с клыковидными концами челюстей и моллюскояды с челюстями, превращенными в триторы, формы с глазами нормальной величины и большеглазые, у которых орбиты занимают почти всю щечную поверхность — вероятно, сравнительно глубоководные формы, но также нектонные и, может быть, рифовые. Пахиостейды — наиболее характерная группа рыб в морском позднем девоне.

Типы захоронения остатков *Placodermi* — самые разнообразные, в зависимости от характера бассейна и осадков, с одной стороны, и от степени связности элементов панциря — с другой. В виде цельных скелетов сохраняются нижнедевонские *Rhenanida* и *Macropetalichthyida* в черных гунсрюкских сланцах Рейнской обл. и отложенных, вероятно, в лагуне, имевшей связь с морем. Однако эти скелеты часто испорчены отложением пирита. Цельные, но сплюснутые и не вполне связанные скелеты *Coccosteus* находят в серых битуминозных плитняках оркадской свиты среднего девона Шотландии, отложенных в межгорном озере. Хорошими «наборками» костей, часто с цельной крышей черепа богаты конкреции кливлендских сланцев верхнего фамена в штате Огайо. В известняках франского возраста Вильдунгена, давших большое разнообразие артродир, последние обычно находят в виде целых черепов, плечевых поясов, но не в виде скелетов.

Сохранность пресноводных рыб, как правило, хуже: они отлагаются в дельтовых осадках, обычно в основаниях косослоистых серий, вместе с глинистой и кварцевой галькой, в виде разрозненных, часто фрагментарных и окатанных костей. Зато последние часто сохраняют свою объемность и прижизненную форму, что позволяет изучать детали морфологии. Находки нескольких костей или целой крыши черепа очень редки.

В большинстве случаев и в морских осадках кости артродир встречаются в разрозненном, часто в окатанном виде, например, окатанные триторы *Ptyctodus* в верхнедевонских известняках, отдельные редкие кости *Arthrodira* в верхнем девоне Центрального поля или Тимана. Как правило, эти фрагменты, если не известно из тех же отложений более полных остатков, неопределимы. В этом отношении кости *Placodermi* из пресноводных отложений, где они подчас встречаются массами, более благоприятны для определения и описания.

Геологическое и биологическое значение

Если сравнить таблицу геологического распространения *Placodermi* (рис. 13) с таблицами, опубликованными в томах «Основ», посвященных беспозвоночным, то сразу бросятся в глаза преимущества первых для определения возраста отложений, заключающих их остатки. В то время как отряды и даже семейства беспозвоночных проходят сквозь несколько периодов, все развитие *Placodermi* происходит в течение одного девона, а длительность существования отрядов обычно не больше одной-двух эпох. Эта быстро

та эволюции Placodermi позволяет использовать их для дробного подразделения геологической летописи, причем часто даже родовое определение достаточно для этих целей.

Другое преимущество Placodermi — их существование как в морских, так и в пресных водах, что позволяет сопоставлять отложения морские и континентальные. Наконец, стратиграфия континентального девона при отсутствии обычных морских фаун строится в значительной степени на остатках рыб, в том числе и Placodermi. Для этого особенную пользу приносят Antiarchi и Coccosteida.

Отрицательным свойством остатков Placodermi является частая их фрагментарность, препятствующая точному определению. Массовость сборов может компенсировать этот недостаток.

Благодаря массивности наружного скелета Placodermi имели большие шансы на сохранение в ископаемом состоянии, и хотя они вымерли

в конце девона, не оставив потомков, представляют большую ценность с эволюционной точки зрения. По времени своего появления (конец силура) они являются одними из первых челюстноротых рыб и, возможно, в дальнейшем помогут выяснить загадочное происхождение последних. По строению эндокrania, плавников, нервной и кровеносной систем Placodermi близки к акуловым рыбам. Еще неясно, являются ли последние, появляющиеся несколько позже, их потомками, утратившими не только костный наружный скелет, но и способность костеобразования вообще, или родство обеих групп ограничивается происхождением от общих предков, не имевших еще костного скелета.

Изучение Placodermi может дать материал для решения таких вопросов, как теория плавниковых складок, развитие и редукция костной ткани, представление об адаптивной радиации на совершенно другом уровне и другими средствами, чем у высших рыб.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ПОДКЛАСС ARTHRODIRA (COCCOSTEI). ЧЛЕНИСТОШЕЙНЫЕ

Панцирь или в типичном развитии, или в разной степени недоразвит или редуцирован (преимущественно путем укорочения экзоскелетного плечевого пояса). Сочленение между плечевым поясом и крышей черепа у многих форм становится неподвижным или совсем исчезает. Когда оно имеется, сочленовный отросток находится на anterior dorso-laterale, ямка — на rapuchale. Эндокраний поверхностно окостеневаает в виде сплошной коробки или нескольких костей (рис. 4, 5). Есть короткий парасфеноид. Кольцо склеротики из четырех или более элементов. Иногда частично окостеневаает челюст-

ная дуга. Хорда постоянная. Есть окостенения невральных и гемальных дуг или кольцевидные тела позвонков. Грудные плавники при наличии длинного панциря прикрепляются к скапуло-коракоиду в особом аксиальном отверстии позади spinale, при укорочении панциря — позади последнего. Скапуло-коракоид часто поверхностно окостеневаает (рис. 10). Жаберное отверстие между postsuborbitale головы и anterior laterale туловища. В. силур — девон. Три надотряда: Rhenanida, Euarthrodira, Petalichthyida.

НАДОТРЯД RHENANIDA

Примитивные, преимущественно ранние Arthrodira, частью сохранившие первоначальный наружный скелет из мелких пластинок (тессер) с одним или несколькими бугорками на них. Между тессерами имеются уже и более или менее крупные кости крыши черепа с неустановившимся еще планом расположения, частью гомологизуемые с костями более типичных представителей подкласса. Плечевой пояс короткий и неполный, особенно на вентральной стороне. Грудной плавник у большинства нижнедевонских подотрядов стенобазальный, с

базалиями, слившимися в про-, мезо- и метаптеригий, у скатообразных гемюндин с очень длинным основанием. Spinale представлено цельным окостенением или мелкими пластинками. Носовые отверстия (где известны) на дорзальной стороне между орбитами или несколько впереди них. Эндокраний длинный, плоский, поверхностно окостеневший. В. силур — в девон. Пять отрядов: Radotinida, Kolymaspidda, Palaeacanthaspidda, Stensioellida, Gemuendinida.

ОТРЯД RADOTINIDA

План строения неустановившийся: крыша черепа состоит из тессер, среди которых лежат крупные кости, или последние соприкасаются друг с другом, вытесняя тессеры. Из крупных костей известны *puchale*, *paranuchalia*, *centralia*, две пары боковых *centralia*, *pineale*, *rostronasale* с подразделенным носовым отверстием, три пары *circumorbitalia*. *Paranuchalia* выдаются позади *puchale*. Орбиты по бокам головы, носовые отверстия на дорзальной стороне. Пинеального отверстия нет, есть парная пинеальная ямка. Каналы боковой линии в виде глубоких борозд; надглазничные сходятся задними концами, как у *Petalichthyida*. В плечевом поясе известно высокое *anterior laterale* с загнутым вперед нижним концом и лежащий на его внутренней стороне скапуло-коракоид удлиненной формы, как у *Palaeacanthaspis*. Орнамент из звездчатых бугорков на костях и тессерах. Тессеры тонкие, соответствуют верхнему слою костей. В силур — н. девон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО RADOTINIDAE OBRUCHEV, FAM. NOVA

Некрупные рыбы с удлиненной головой и, видимо, довольно высоким телом. Мелкие звездчатые бугорки с 10—18 радиальными ребрышками покрывают кости, тессеры и ромбические туловищные чешуи (до 6 мм длиной). В силур — н. девон.

Holopetalichthys Коепен, 1895. Тип рода — *H. novaki* Коен., 1895; н. девон (конепрусский известняк fβ) Чехии. Небольшие рыбы, с посленосовой частью черепа до 5 см длиной. По крайней мере в этой части тессер нет, и плотно соединенные кости густо покрыты бугорками. Одна пара *circumorbitalia*. Центральный канал направляется к центру окостенения *circumorbitale*. Два вида. В. лудлоу (?) полярного Приуралья; н. девон Чехии.

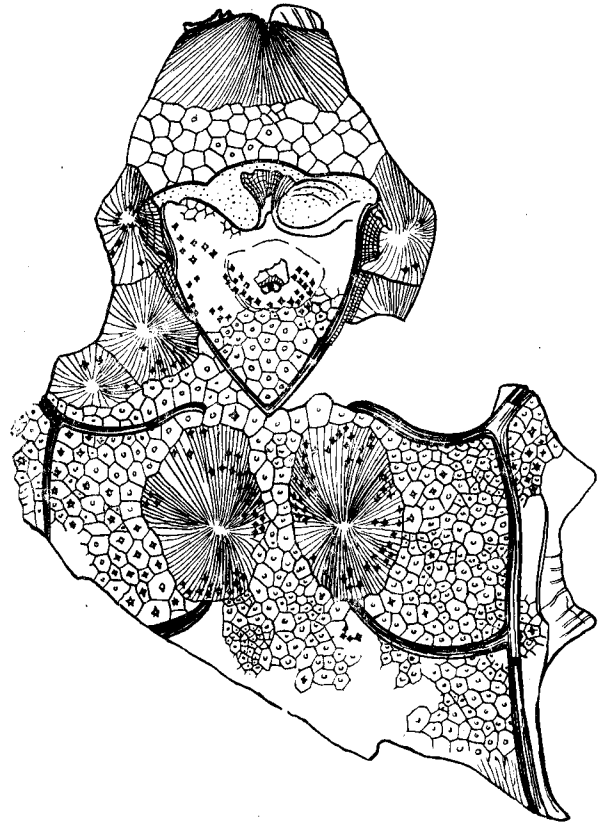


Рис. 14. *Radotina kosorensis* Gross, крыша черепа, × 1,25; в. лудлоу, Чехия (Gross, 1959)

Radotina Gross, 1950. Тип рода — *R. kosorensis* Gr., 1950; в. лудлоу (радотоиновый известняк eγ) Чехии. Средней величины рыбы, с черепом до 14 см длины. Всегда есть тессеры, особенно в пинеальной области, позади которой кости могут смыкаться. Три пары *circumorbitalia*. Центральный канал позади последних (рис. 14). 2—3 вида. В. лудлоу — н. девон Чехии; н. девон (зиген) Рейнской обл.

ОТРЯД KOLYMASPIDIDA

Кости крыши черепа, видимо, срослись в непарные *rostrale*, *pasopineale* и одну сплошную кость, покрывающую остальную часть головы. Орбиты по бокам головы, несколько на спинной стороне, в лежащем между ними *pasopineale* непарное носовое и пинеальное отверстия. Н. — ср. девон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО KOLYMASPIDIDAE BYSTROW, 1956

Рыбы примерно таких же размеров, как *Radotinidae*. Орнамент из крупных бугорков. Н. — ср. девон.

Kolymaspis Bystrow, 1956. Тип рода — *K. sibirica* Bystrow, 1956; н. — ср. девон (эмс — н. эйфель, вечернинская св.) Колымы. Имеются короткие борозды надглазничного канала, передней и задней ямочных линий (рис. 15). Один вид.

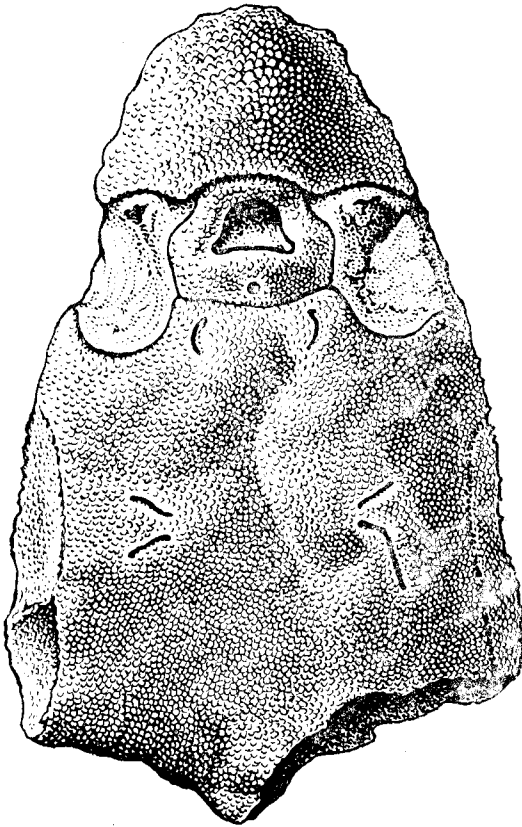


Рис. 15. *Kolymaspis sibirica* Bystrow, крыша черепа, $\times 1$;
н.— ср. девон, В. Сибирь (Быстров, 1956)

ОТРЯД PALAEACANTHASPIDIDA (ACANTHOTHORACI)

В крыше черепа удлиненное puchale, parapuchalia, несколько латеральных костей и rostronasale. Иногда кости, по крайней мере в затылочной области, могут сливаться, вытесняя тессеры. Parapuchalia выдаются позади puchale, как у Radotinida. Положение носовых отверстий неизвестно. Орбиты по бокам головы. Плечевой пояс высокий и короткий. Medio-dorsale удлиненное. Anterior laterale с хорошо развитой медиальной пластинкой («передником»). Есть spirale, длинное, но с коротким свободным концом. Круглое отверстие для грудного плавника сзади не замкнуто. Вентральная часть экзоскелетного плечевого пояса состоит только из пары костей — anterior ventro-lateralia, с которыми, видимо слились interlateralia. Scapulocoracoideum низкое, удлиненное, с кораконидным отростком, соответствует только торакальной части внутреннего плечевого пояса. Грудной плавник очень стенобазальный. Орнамент из звездчатых бугорков, на «переднике» — полулунных. В. силур — н. девон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО PALAEACANTHASPIDIDAE STENSIÖ, 1944

В. силур — н. девон.

Kosoraspis Gross, 1959. Тип рода — *K. peckai* Gr., 1959; в силур (в. лудлоу) Чехии. Средней величины рыбы, с черепом длиной около 10 см. Крыша черепа из слившихся костей или из костей и полей тессер. Тессеры несут только по одному бугорку. Бугорки с 12—20 гребешками (обычно 12—15). Каналы боковой линии в виде узких борозд. В затылочной части puchale, сильно выдающиеся назад parapuchalia и несколько латеральных костей. Эндокраний как у Radotina. Medio-dorsale с шипом (рис. 16). Один вид.

Palaeacanthaspis Brotzen, 1934. Тип рода — *P. vasta* Brotz., 1934; н. девон (н. жедин) Подольи. Небольшие рыбы (длина черепа около 3 см). Различимы parapuchalia, puchale и rostronasale. Тессеры неизвестны. Бугорки равновеликие, гребешков на них меньше, чем у *Kosoraspis* (8—10). Каналы боковой линии не описаны.

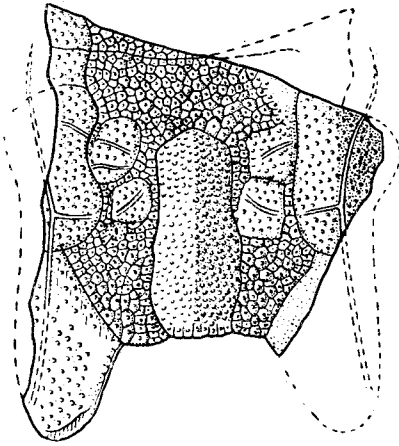
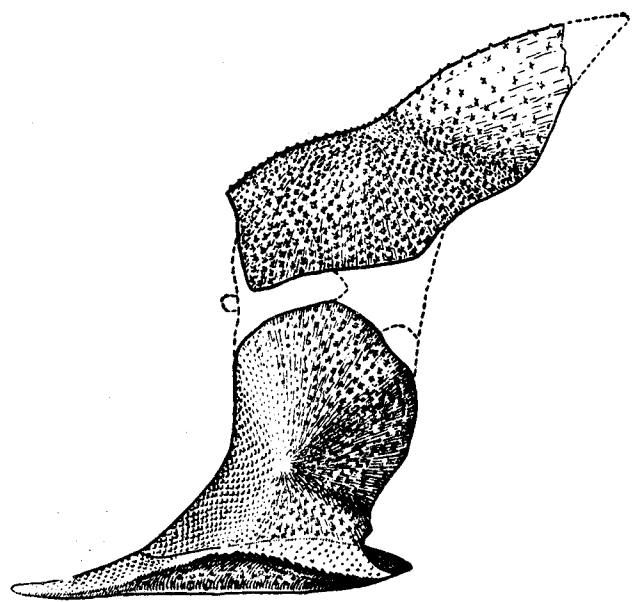
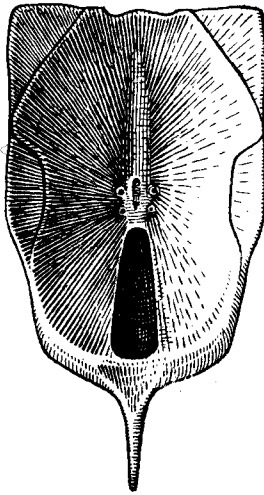


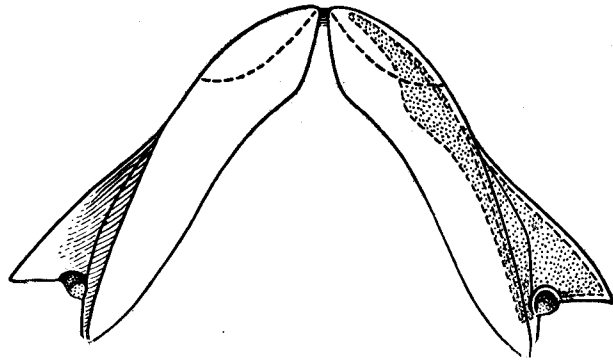
Рис. 16. *Kosoraspis peckai* Gross, задняя часть крыши черепа, $\times 0,7$; в. лудлоу, Чехия (Gross, 1959)



17



18



19

Рис. 17, 18, 19. *Palaeacanthaspis vasta* Brotzen

17 — плечевой пояс сбоку, $\times 1,6$; 18 — medio-dorsale изнутри, $\times 1,5$; 19 — плечевой пояс снизу, пунктиром показан скапуло-кораконд; н. девон (н. жедин), Подолия (Stensiö, 1944)

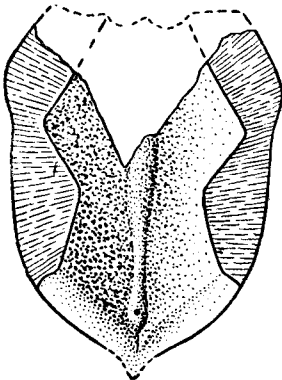


Рис. 20. *Dobrowlania podolica* Stensiö, medio-dorsale изнутри, $\times 2,25$; н. девон (н. жедин), Подолия

Эндокраний неизвестен. Medio-dorsale с большим, сдавленным с боков, полым внутри шипом (рис. 17—19). Один вид.

? *Dobrowlania* Stensiö, 1944. Тип рода — *D. podolica* St., 1944; н. девон (н. жедин) Подолии. Medio-dorsale без шипа, с очень низким внутренним килем, в котором есть продольный канал. Бугорки разных размеров, без гребешков, но звездчатые у основания (рис. 20). Один вид.

ОТРЯД STENSIOELLIDA („STEGOSELACHII“)

Небольшие (до 30 см) рыбы с немного сплюсненной головой, покрытые тессерами и чешуями, несущими шиповидные загнутые бугорки (кожные зубы) со звездчатым основанием. Могут быть покровные кости в крыше черепа и плечевом поясе. Рот нижний. Грудной плавник стенобазальный, брюшной с длинным основанием. Непарный ряд шипообразных пластинок вдоль спины и хвоста. Н. девон. Два семейства: Stensioellidae и Paraplesiobatidae.

СЕМЕЙСТВО STENSIOELLIDAE BERG, 1940

Орбиты на боках головы. В крыше черепа могут быть окостенения в затылочной области (parapuchalia?), остальной наружный скелет только из тессер и чешуй. Надглазничные каналы не сходятся кзади. В плечевом поясе наружные и внутренние окостенения неразличимы. Передние позвонки слиты в synsacuale. В тазовом поясе есть пара неслитых хрящей и пара пластинок из слившихся тессер. Вдоль спины ряд крупных бугорков. Тессеры несут по одному бугорку. Н. девон.

Stensioella Broili, 1933. Тип рода — *S. heintzi* Broili, 1933; н. девон (зиген) Рейнской обл. Есть пара окостенений в затылочной области. Рот в виде поперечной щели. Плечевой пояс покрыт кожными зубами, имеет сбоку сильно развитые передний и задний отростки. Грудные плавники стенобазальные и очень длинные. Есть спинной плавник позади брюшных (рис. 21). Один вид и экземпляр, 30 см длиной.

Nessariostoma Broili, 1933. Тип рода — *N. granulosum* Broili, 1933; н. девон (зиген) Рейнской обл. Рыло вытянуто наподобие утиного клюва. Надглазничные каналы переходят в каналы боковой линии и соединены супратемпоральной комиссурой. Один вид и экземпляр плохой сохранности, 17,6 см длиной.

СЕМЕЙСТВО PARAPLESIOBATIDAE BERG, 1940

Орбиты на дорзальной стороне. Позади орбит несколько пар мелких пластинок, две передние пары с крупными бугорками. Между ними непарный ряд: две пластинки с гребнями, puchale и затылочный шип. Крупные боковые пластинки, гомологичные postmarginalia, parapuchalia и postpuchalia. Надглазничные каналы сходятся кзади, как у Petalichthyida. Нижние (?) челюсти широкие, плоские. В плечевом поя-

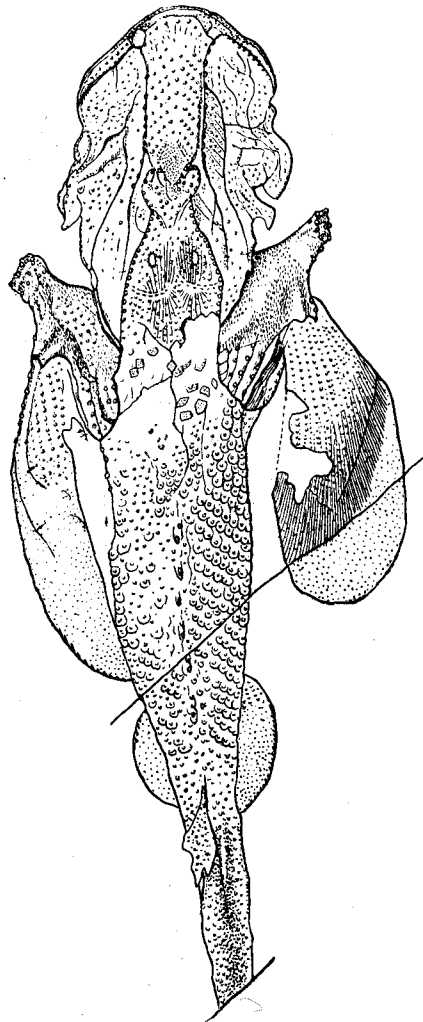


Рис. 21. *Stensioella heintzi* Broili; н. девон (зиген), Рейнская обл. (Gross, 1962)

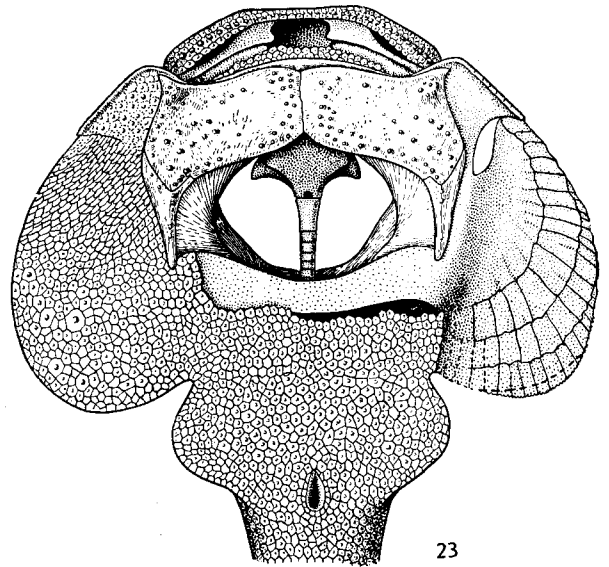
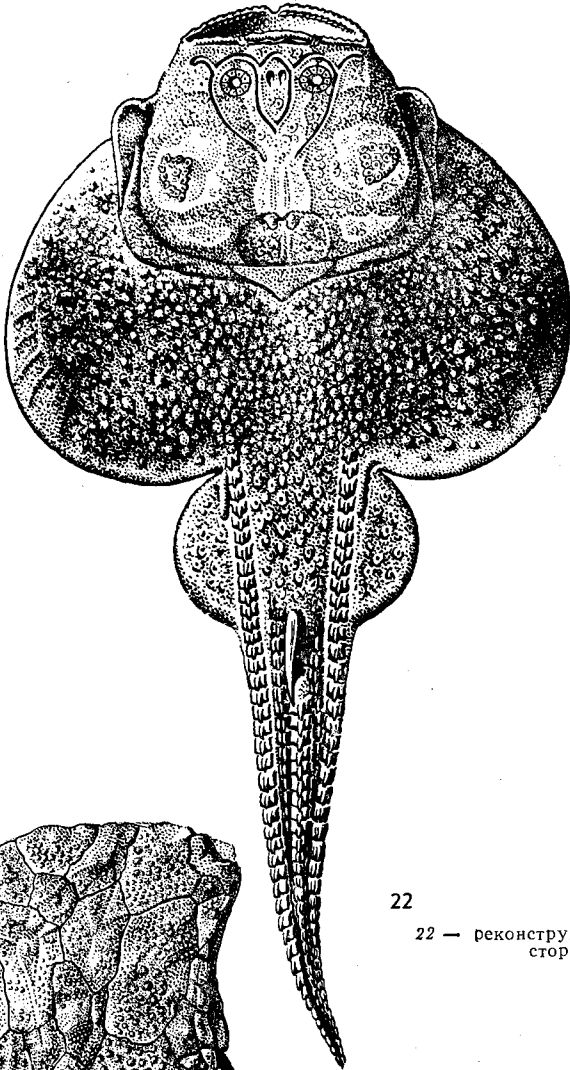
се есть скапуло-коракоид с двумя сочленовными ямками для про- и мезоптеригия, anterior ventro-laterale и anterior laterale. Передние позвонки не слиты. В брюшных плавниках есть длинный базиптеригий и 11 радиалей. Вдоль спины ряд высоких шипов на ножках. Н. девон.

Pseudopetalichthys Moy-Thomas, 1939. Тип рода — *P. problematicus* M.-Th., 1939; н. девон (зиген) Рейнской обл. (рис. 9). Один вид и экземпляр 15 см длины.

Paraplesiobatis Broili, 1933. Тип рода — *P. heinrichsi* Broili, 1933; н. девон (зиген). Вероятно, идентичен с *Pseudopetalichthys*, но описан по экземпляру плохой сохранности (nomen dubium).

ОТРЯД GEMUENDINIDA

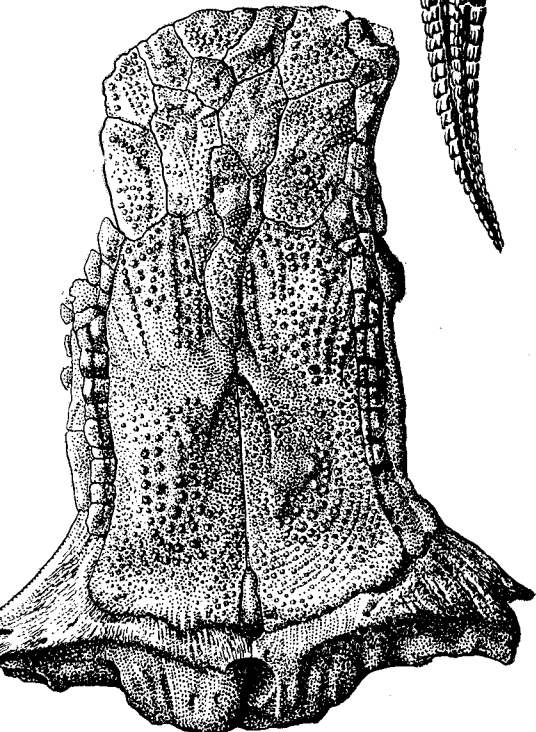
Уплощенные скатообразные рыбы с большими грудными плавниками. Рот верхний. Орбиты и носовые отверстия на спинной стороне. Кожные кости крыши черепа многочисленны. Имеется одно крупное или много мелких praepasalia, несколько centralia, большое pineale, позади него postpineale. Nuchale очень мало, медиальные компоненты parapuchalia крупные. Боковой подглазничный канал идет по ряду мелких костей, соответствующих латеральным



22

Рис. 22, 23. *Gemuendina seurtzi* Traquair, $\times 0,5$

22 — реконструкция спинной стороны (ориг.); 23 — реконструкция брюшной стороны; н. девон (зиген), Рейнская обл. (Stensiö, 1959)



компонентам parapuchale, marginale и postorbitale. Из щечных имеются suborbitalia и пара крупных пластинок позади них (postsuborbitalia?). Есть многочисленные склеротикальные пластинки. Промежутки между крупными костями и остальное тело, включая плавники, покрыто тессерами, несущими по одному звездчатому бугорку. Экзоскелетный плечевой пояс очень короткий. Имеется очень короткое medio-dorsale. Anterior dorso-laterale, по-видимому, слито с anterior-laterale, протягивающимся вперед под голову и несущим большую медиальную пластинку. Имеются крупные anterior ventro-lateralia и, по-видимому, interlateralia. Остальные кости плечевого пояса отсутствуют. Скапуло-кораконд очень длинный, включает

Рис. 24. *Asterosteus stenocephalus* Newberry, крыша черепа, $\times 0,75$; ср. девон (эйфель), США (Stensiö, 1948)

торакальную и абдоминальную часть. Есть spinale, частью состоящее из тессер. Есть кольцеобразные тела позвонков. Хрящевой череп оканчивается парой мышцелков для сочленения с позвоночником. На хвосте костные пластинки переходят в жучки, образующие несколько продольных рядов. Девон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО ASTEROSTEIDAE WOODWARD, 1891

(*Gemündenidae Broili, 1930*)

Gemuendina Traquair, 1903. Тип рода — *G. stuartzi* Traq., 1903; н. девон (зиген) Рейнской обл. Некрупные рыбы, около 25 см в длину (рис. 22, 23). Один вид.

Asterosteus Newberry, 1875 (? *Ohioaspis* Wells, 1944). Тип рода — *A. stenocephalus* Newb., 1875; ср. девон (эйфель) Огайо, США. Более крупные рыбы, длина черепа около 18 см (рис. 24). Один вид.

Jagorina Jaekel, 1921. Тип рода — *J. pandora* Jkl., 1921; в. девон (в. фран) Вильдунгена, З. Германия. Длина черепа 7 см, он расширяется к заднему концу и несет очень крупные анторбитальные отростки. Interlaterale и spinale заменены тессерами. Скапуло-коракоид несет «передник», вместе с медиальной пластинкой anterior-laterale образующий заднюю стенку жаберной полости. Челюсти подвешены на hyomandibulare. Один вид.

НАДОТЯД EUARTHRODIRA

Наружный скелет типично развитый, только из крупных пластинок. Плечевой пояс (туловищный панцирь) длинный у ранних форм; укороченный на боках, но полный на спине и брюхе у поздних. Грудной плавник стенобазальный у ранних форм, с длинным основанием у позд-

них. Носовые отверстия под передним концом рыла. Эндокраний укороченный, менее плоский, чем у Rhenanida, у позднейших форм слабо окостеневший. Девон. Три отряда: Arctolepidida, Coccosteida и Pachyosteida.

ОТЯД ARCTOLEPIDIDA

(*Acanthaspida, Dolichothoraci*)

Туловищный панцирь длинный, нередуцированный, боковые вырезки его заднего края неглубокие. Spinale всегда имеется, обычно длинное. Отверстия для грудных плавников между anterior-lateralia и anterior ventro-lateralia небольшие, плавник стенобазальный. Medio-dorsale без или со слабо развитым внутренним килем. Кости крыши черепа граничат друг с другом по чешуйчатым швам, обычно прямолинейным, часто незаметным. Rostrale и pineale у взрослых обычно сливаются в одну широкую кость (rostrorpineale). Nuchale обычно длинное, заостренное впереди, сужается кзади. Орбиты близ переднего конца черепа, большей частью небольшие. Подглазничный отросток suborbitale короткий. Хрящевой череп платибазальный, с широким подглазничным гребнем и короткой затылочной областью. Вентральный щит относительно короткий и широкий. Челюстные кости слабые, с многочисленными зубами. Панцирь покрыт сравнительно мелкими бугорками, иногда образующими концентрические ряды, редко сливающимися в сеть. Девон (преимущественно нижний). Три подотряда: Arctolepidoidei, Williamsaspidoidei, Holonematoidi.

ПОДОТЯД ARCTOLEPIDOIDEI

Вентральный щит совсем или почти плоский. Spinalia на вентро-латеральном перегибе (в одной плоскости с вентральным щитом), от коротких до очень длинных, но всегда со свободным концом позади их соединения с anterior lateralialia и anterior ventro-lateralialia. Отверстия для грудных плавников небольшие. Девон (преимущественно нижний). Два семейства: Actinolepididae и Phlyctaenaspididae. Остатки еще не описанных арктолепидоид известны из нижнего девона и эйфеля Русской платформы, Подолии, Сибирской платформы, Таймыра, Северной Земли, но их родовая принадлежность еще не выяснена.

СЕМЕЙСТВО ACTINOLEPIDIDAE GROSS, 1940

(*Kujdanowiaspida e Berg, 1955*)

Medio-dorsale короткое и широкое. Spinale короткое или средней длины. Вентральный щит плоский, имеются парные antero-ventralia. Экзоскелетные сочленения между parapuchalia и anterior dorso-lateralialia отсутствуют, имеется только сочленение между затылочной частью черепа и позвоночником. Н. — ср. девон.

Kujdanowiaspis Stensiö, 1942. Тип рода — *Phlyctaenaspis buczacziensis* Brotzen, 1934; н. девон (н. зиген) Подолии. Крыша черепа широкая. Орбитальная вырезка глубокая, но короткая. Nuchale удлиненное. Отростки parapuchale отделяют marginale от centrale. Rostrale и pineale, видимо, не сливаются друг с другом. Имеется отдельное парное назо-этноидное окостенение эндокrania (рис. 8, 25, 26; табл. I, фиг. 3). Четыре вида. Н. девон (в. жедин — н. зиген) Подолии, (диттон) Англии.

Lataspis Strand, 1932. Тип рода — *Plataspis* (п. праеосс.) *brevicornis* Heintz, 1929; н. девон (эмс) Шпицбергена. Близок к *Actinolepis*, но свободная часть spinale вдвое короче граничащей с anterior ventro-laterale и лишена колючек на медиальной стороне. Один вид.

? *Mediaspis* Heintz, 1929. Тип рода — *M. problematica* Heintz, 1929; н. девон (эмс) Шпицбергена. Один вид.

? *Overtonaspis* White, 1961. Тип рода — *O. billballi* White, 1961; н. девон (диттон) Англии. Известно только anterior laterale без выраженной плавниковой вырезки. Один вид.

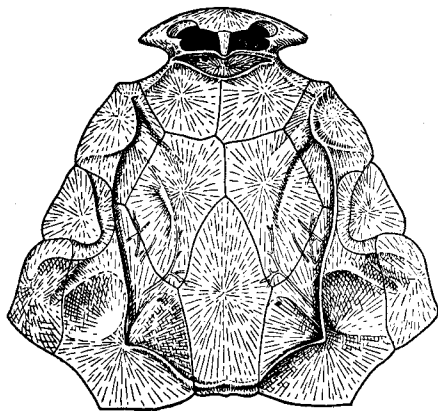


Рис. 25. *Kujdanowiaspis rectiformis* (Brotzen), крыша черепа изнутри; н. девон (н. зиген), Подолия (Stensiö, 1945)

Anarthraspis Bryant, 1934. Тип рода — *Coccos-teus chamberlini* Br., 1932; н. девон (зиген) Уайоминга, США. Крыша черепа широкая в затылочной части, резко сужается впереди. Nuchale, parapuchalia и centralia удлиненные, праеорбиталиа короткие. Подглазничный отросток suborbitale очень короткий. Spinale короткое, anterior medio-ventrale длинное, налегает на короткое posterior medio-ventrale (рис. 27). Два-три вида. Н. девон (зиген) Уайоминга.

Bryantolepis Camp, Welles et Green, 1949 (*Bryantaspis* Camp, Taylor et Welles, 1942, ном. праеосс.; *Euryaspidichthys* Whitley, 1950).

Тип рода — *Euryaspis* (ном. праеосс.) *brachycephalus* Bryant, 1932; н. девон (зиген) Уайоминга, США. Крыша черепа широкая сзади и впереди. Nuchale, parapuchalia и centralia короткие, праеорбиталиа широкие, pineale вдаётся между ними. Подглазничный отросток suborbitale довольно длинный, широкий. Spinale длинное, но его свободная часть короткая. Отношения средних вентральных пластинок такие же, как у *Anarthraspis*. Есть особый canalis profundus (рис. 28). Два-три вида. Н. девон (зиген) Уайоминга и Юта, США.

Aethaspis Denison, 1958. Тип рода — *A. major* Denison, 1958; н. девон (зиген) Юта, США. Крыша черепа широкая сзади, сужается впереди. Parapuchalia и праеорбиталиа удлиненные. Nuchale длинное, достигает до праеорбиталиа, разделяя centralia. Подглазничный отросток suborbitale короткий и широкий. Spinale короткое (рис. 29, 30). Два вида. Н. девон (зиген) Юта, США.

Simblaspis Denison, 1958. Тип рода — *S. cachensis* Denison, 1958; н. девон (зиген) Юта, США. Довольно широкая крыша черепа. Rostrale и pineale не слиты с ней. Nuchale, centralia и праеорбиталиа почти правильной пятиугольной формы. Орбиты длинные, но неглубокие (рис. 31). Один вид.

Actinolepis Agassiz, 1845. Тип рода. — *A. tuberculata* Ag., 1845; ср. девон (пярнуские-лужские слои) Прибалтики. Крыша черепа удлиненная. Nuchale короткое, праеорбиталиа длинные, слившиеся друг с другом. Орбиты длинные. Spinale довольно длинное, зазубренное с латеральной и медиальной сторон. Есть супратемпоральная комиссура, переходящая с parapuchale на nuchale. Бугорки орнамента образуют концентрические ряды (рис. 32, 33, 38, 39; табл. I, фиг. 10). Один вид. Ср. девон Прибалтики и Урала (?).

Stuertzeaspis Westoll et Miles, 1963. Тип рода — *Phlyctaenaspis germanica* Traquair, 1903; н. девон (верхний зиген) Рейнской обл. Nuchale длинное, разделяет centralia до середины их длины, сужается кзади. Parapuchalia почти такой же длины. Rostrale и pineale, видимо, слиты. Орбитальная вырезка неглубокая. Marginale граничит с centrale. Праеорбиталиа короткие. Один вид.

СЕМЕЙСТВО PHLYCTAENASPIDIDAE JAEKEL, 1907

(*Monaspidae*, *Mediaspidae* Heintz, 1929; *Jaekelaspidae* Heintz, 1932; *Heterogaspidae* Strand, 1933; *Arctolepidae* Heintz, 1937)

Medio-dorsale длинное и узкое. Парные antero-ventralia отсутствуют или бесследно слились с соседними костями. Spinalia длинные. Имеются

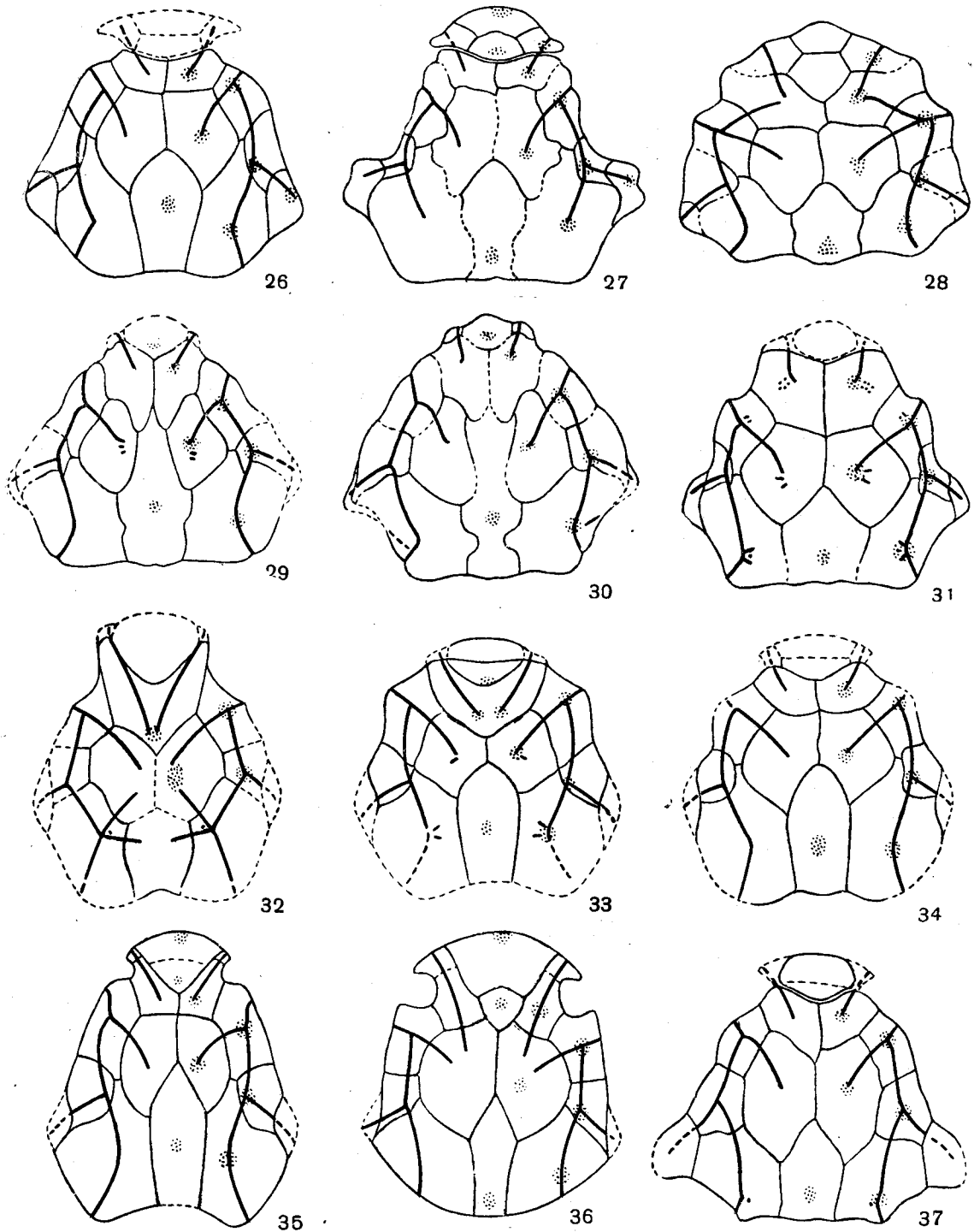


Рис. 26—37. Крыша черепа разных Arctolepidida

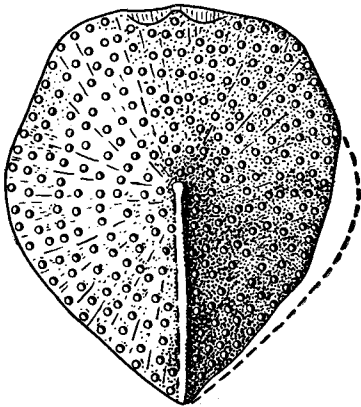
26 — *Kujdanowiaspis* sp., $\times 1,2$; 27 — *Anarthraspis* sp., $\times 0,3$;
 28 — *Bryantolepis brachycephalus* (Bryant); 29 — *Aethaspis uta-*
hensis Denison, $\times 0,6$; 30 — *Aethaspis major* Denison, $\times 0,3$;
 31 — *Simblaspis cachensis* Denison, $\times 0,7$; 32 — *Actinolepis*

tuberculata Agassiz, $\times 0,5$; 33 — aff. *Actinolepis* (Шницбергера),
 $\times 0,4$; 34 — ? *Arctaspis* sp., $\times 0,5$; 35 — «*Svalbardaspis stensioi*
 Heintz, $\times 0,4$; 36 — *Arctolepis decipiens* (Woodw.), $\times 0,8$; 37 —
Phlyctaenaspis acadica (Whiteaves), $\times 0,5$ (Denison, 1958)

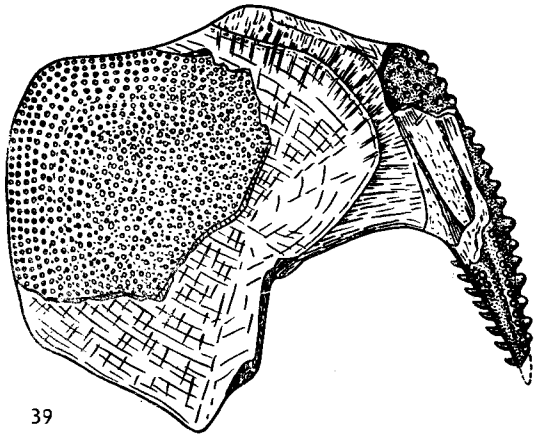
Экзоскелетные сочленения между parapuchalia и anterior dorso-lateralia. Н. — в. девон.

Arctaspis Heintz, 1929. Тип рода — *A. kiaeri* Heintz, 1929; н. девон (зиген) Шпицбергена. Крыша черепа удлиненная. Nuchale узкое, но не длинное, centralia длинные. Spinale не очень длинное, прямое или слабо изогнутое. Орнамент в виде сетки, иногда с бугорками в узлах (рис. 34). Шесть видов. Н. девон (зиген) Шпицбергена.

Elegantaspis Heintz, 1929. Тип рода — *E. recticornis* Heintz, 1929; н. девон (зиген) Шпицбергена. Небольшие рыбы с довольно высоким



38



39

Рис. 38, 39. *Actinolepis tuberculata* Agassiz

38 — medio-dorsale, $\times 6$; 39 — anterior ventro-laterale и spinale, $\times 2$; ср. девон (живет), Прибалтика (Gross, 1940)

телом. Spinale очень длинное (длиннее туловищного панциря), прямое. Один вид.

Svalbardaspis Heintz, 1929. Тип рода — *S. tyrica* Heintz, 1929; н. девон (зиген) Шпицбергена. Крупные рыбы. Крыша черепа удлиненная. Nuchale умеренной длины. Rostropineale широкое, слитное, но легко отделяется от осталь-

ной крыши черепа. Орбитальные вырезки неглубокие, сравнительно длинные. Praeorbitalia короткие, их передний край мало вогнут. Орнамент из мелких бугорков. Большинство видов должно быть выделено в новые роды (рис. 35). Н. девон (зиген — эмс) Шпицбергена.

Arctolepis Eastman, 1908 (*Jaekelaspis* Heintz, 1929). Тип рода — *Acanthaspis* (ном. праеосс.) *decepiens* Woodward, 1891; н. девон (эмс) Шпицбергена. Средней величины рыбы с довольно выпуклым длинным спинным панцирем. Удлиненная, но довольно широкая крыша черепа. Nuchale умеренной длины. Отдельные gostrale и pineale разделяют praeorbitalia. Орбитальные вырезки глубокие. Spinalia длинные, изогнутые, не зазубренные, сильно отстоят в стороны (на 40°). Орнамент из мелких бугорков, на spinale — продольными рядами (рис. 36, 49). Несколько видов. Н. девон (эмс) Шпицбергена.

Phlyctaenaspis Traquair, 1893 (*Phlyctaenius* Traquair, 1890, ном. праеосс.). Тип рода — *Coccosteus acadicus* Whiteaves, 1881; н. девон (эмс) Нью Брунсвика, Канада. Крупные рыбы. Крыша черепа широкая сзади, сужается кпереди. Nuchale короткое, centralia длинные. Rostropineale слитное. Крупные postmarginalia. Suborbitale с коротким подглазничным отростком. Anterior medio-ventrale короткое и покрывается длинным posterior medio-ventrale. Spinalia не очень длинные, не зазубренные, сильно отстоят в стороны (рис. 37). Два вида. Н. девон (эмс) Канады; основание в. девона США (Нью-Йорк).

Prospymaspis Gross, 1937. Тип рода — *Acanthaspis constricta* Gr., 1933; н. девон (верхний зиген) Рейнской обл. Очень мелкие рыбы. Узкое и коньковидное впереди medio-dorsale имеет пережим, за которым расширяется в круглую пластинку. Один вид.

Diadsomaspis Gross, 1937. Тип рода — *D. remscheidensis* Gr. 1937; н. девон (в. эмс) Рейнской обл. Мелкие рыбы с высоким телом. Medio-dorsale сравнительно короткое, сильно сужено впереди. Орнамент из удлиненных бугорков, сливающихся в концентрические гребешки. Два вида. Н. девон (в. эмс) Рейнской обл.

? *Taunaspis* Schmidt, 1933. Тип рода — *T. eurystethes* Schm., 1933; н. девон (н. зиген) Рейнской обл. По орнаменту близок к *Diadsomaspis*, но более крупная форма с овальным недлинным medio-dorsale. Один вид.

Heterogaspis Strand, 1932. Тип рода — *Mona-spis* (ном. праеосс.) *acuticornis* Heintz, 1929; н. девон (в. эмс) Шпицбергена. Небольшие рыбы с длинным изогнутым spinale, мало отстоящим от панциря (22°). Несколько видов. Н. — ср. девон (в. эмс — эйфель) Шпицбергена.

Huginaspis Heintz, 1929. Тип рода — *H. vogti* Heintz, 1929; ср. девон (эйфель) Шпицбергена. Мелкие рыбы с довольно высоким телом. Medio-dorsale с шипом на заднем конце. Spinale умеренной длины (короче туловищного панциря), слабо изогнуто, латеральный край зазубрен. Два вида. Ср. девон (эйфель) Шпицбергена.

? *Wheathillaspis* White, 1961. Тип рода — *W. wickhamkingi* White, 1961; н. девон (диттон) Англии. Мелкие формы со spinale умеренной

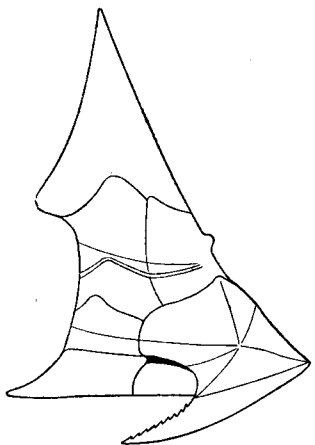


Рис. 40. *Tiaraspis subtilis* (Gross), туловищный панцирь справа, $\times 1,2$; н. девон (в. зиген — н. эмс), Рейнская обл. (Gross, 1962)

длины (короче anterior ventro-laterale) и длинным отверстием для грудного плавника. Anterior laterale с выпуклым задним краем (без плавниковой вырезки). Один вид.

Tiaraspis Gross, 1962. Тип рода — *Acanthaspis subtilis* Gr., 1933; н. девон (в. зиген — н. эмс) Рейнской обл. Мелкие рыбы с необыкновенно высоким клиновидным medio-dorsale, покрытым продольными рядами бугорков. Дорзo-латеральные кости также очень высокие. Правое posterior ventro-laterale впереди перекрывает левое, позади перекрыто последним, их заднебоковые углы вытянуты назад. Spinale немного длиннее anterior ventro-laterale, зазубрено на медиальной стороне (рис. 40). Один вид.

? *Murmur* Whitley, 1951 (*Euptychaspis* White et Moy-Thomas, 1940, nom. praecoss.). Тип рода — *Ptychaspis arcata* Bryant, 1935 (nom. gen. praecoss.); н. девон (зиген) Уайоминга, США. Мелкие рыбы со сравнительно коротким medio-dorsale. Орнамент из грубых радиальных бугорков и валиков. Один вид.

INCERTAE FAMILIAE

Aggeraspis Gross, 1962. Тип рода — *Acanthaspis heintzi* Gr., 1933; н. девон (в. зиген) Рейнской обл. Medio-dorsale короткое и широкое.

Есть два posterior medio-dorsalia. Spinale длинное, зазубренное медиально, есть парные antero-ventralia. Экзоскелетные сочленения между raganuchalia и anterior dorso-lateralia хорошо развиты, сдвинуты медиально. Задний конец брюшного щита закруглен. Один вид.

ПОДОТРЯД WILLIAMSASPIDOIDEI

Вентральный щит выпуклый. Spinalia довольно высоко на боках туловищного панциря; их свободный конец редуцирован полностью. Отверстия для грудных плавников довольно большие. Ср. девон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО WILLIAMSASPIDIDAE WHITE, 1952

Williamsaspis White, 1952. Тип рода — *W. bedfordi* White, 1952; ср. девон Нового Южного Уэльса. Небольшие рыбы с высоким, треугольным в разрезе туловищем. Anterior laterale с широкой постбранхиальной пластинкой («передником»). Posterior laterale большое. Орнамент из мелких звездчатых бугорков, образующих концентрические ряды (рис. 41). Один вид.

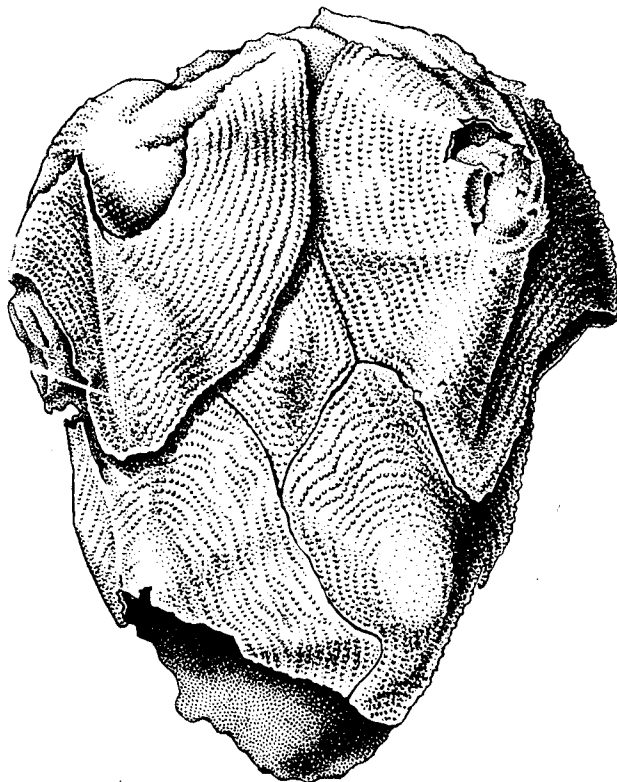


Рис. 41. *Williamsaspis bedfordi* White, вентральный щит, $\times 1,25$; ср. девон, Австралия (White, 1952)

ПОДОТРЯД HOLONEMATOIDEI

Вентральный щит плоский. Spinalia на вентро-латеральном перегибе, длинные, но с коротким свободным концом. На внутренней стороне medio-dorsale зачаточный киль. Передняя часть крыши черепа, невральный череп и челюсти неизвестны. Бугорки орнамента редко отдельные, обычно мелкие, образующие радиальные или концентрические ряды, или крупные, сливающиеся в извилистые валики. Ср. — в. девон. Два семейства: Holonematidae и Groenlandaspididae.

СЕМЕЙСТВО HOLONEMATIDAE OBRUCHEV, 1933

Крупные рыбы с уплощенным телом. Medio-dorsale со слабо развитым килем у переднего и заднего концов. Туловищный панцирь очень длинный, нередуцированный. Орнамент из слившихся бугорков. Ср. — в. девон.

Holonema Newberry, 1889. Тип рода — *Pterichthys rugosus* Claypole, 1883; в. девон (чемунг) Пенсильвании, США. Крупные рыбы. Панцирь покрыт радиальными гребешками, соединенными перемычками, с глубокими бороздами между ними. В середине костей гребешки образуют сеть. На гребешках в 1—3 ряда мелкие бугорки. Medio-dorsale очень длинное, как бы обрубленное спереди и сзади; киль у обоих концов, в середине заменяется плоской бороздой; иногда снаружи у заднего конца имеется гребень или шишка. Задний край puchale сильно выпуклый. Anterior laterale и anterior ventro-late-

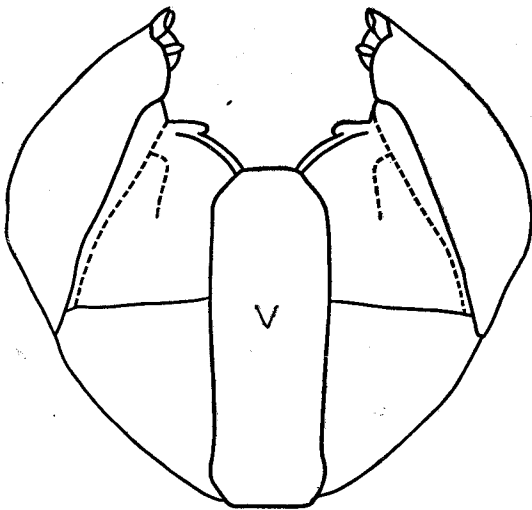


Рис. 42. *Holonema obrutshewi* Mark, реконструкция дорзального панциря, $\times 0,2$; ср. девон (живет), Эстония (Марк, 1953)

gale очень длинные, spinale также, но его свободный конец короткий. На anterior medio-ventrale и anterior ventro-laterale — борозды вентрального канала боковой линии. Posterior medio-ventrale длинное (рис. 42; табл. II, фиг. 2, 4). Несколько видов. Ср. — в. девон (живет—фран) Русской платформы (*H. radiatum* Obr.), Алтая, Минусинской впадины, Новой Земли, Польши, Бельгии, Англии, США.

Rhenonema Obruchev, gen. nov. Тип рода — *Dinichthys eifeliensis* Kayser, 1880 (*Holonema* Gross, 1933, 1937); ср. девон (живет) Рейнской обл. Medio-dorsale закруглено спереди, сзади несет высокий гребень. Орнамент из более грубых валиков, чем у *Holonema*, на medio-dorsale концентрических. Один вид.

Gyroplacosteus Obruchev, 1933 (*Operchallosteus* Kulczycki, 1957). Тип рода — *G. panderi* Obr., 1933; в. девон (шелонские слои) Ленинградской обл. Менее крупная форма с орнаментом из грубых бугорков, сливающихся в извилистые валики, на medio-dorsale концентрические. Задний конец medio-dorsale заострен, несет небольшой киль. Парные ямки на puchale расположены у самого заднего только слегка выпуклого края (табл. II, фиг. 3). Три вида. В. девон (фран) Ленинградской обл., Кузбасса (*G. butovi* Obr.) и Польши.

Megaloplax Rohon, 1892. Тип рода — *Palaeoteuthis marginalis* Eichwald, 1871; в. девон (фран) Тимана (р. Чуть) и Урала. Medio-dorsale покрыто в середине беспорядочно расположенными бугорками, а ближе к боковым краям параллельными этим последним гребешками из слившихся бугорков; промежутки между гребешками заполнены мелкими бугорками (табл. II, фиг. 5). Один вид.

Deirosteus Wells, 1942. Тип рода — *Glyptaspis abbreviata* Eastman, 1907; в. девон (фран) Нью-Йорка, США. На medio-dorsale гребешки параллельны боковым и заднему краям, распадаясь в передней части на бугорки; бугорками покрыты и боковые полосы. Другие пластинки покрыты волнистыми концентрическими гребешками или бугорками (табл. II, фиг. 1). Три вида. Ср. девон Бельгии, эйфель Кузбасса; в. девон (фран) США.

Aspidichthys Newberry, 1873. Тип рода — *A. clavatus* Newb., 1873; в. девон (фран) Огайо-США. Очень крупные рыбы. Орнамент из бугорков, отчасти образующих концентрические ряды. Medio-dorsale сравнительно короткое, с шишкой на внутренней поверхности у заднего края. Три вида. В. девон (фран) США, Канады, Рейнской обл.

? *Glyptaspis* Newberry, 1889. Тип рода — *G. verrucosa* Newb., 1889; в. девон (фамен) Огайо, США. Очень крупные рыбы. Орнамент из грубых бугорков, частью сливающихся в концентрические валики. Один вид.

Deveonema Kulczycki, 1957. Тип рода — *D. obrucevi* Kulcz., 1957; в. девон (ср. фран) гор Св. Креста, Польша. Некрупные рыбы. Орнамент из отдельных мелких бугорков, только изредка сливающихся по два-три, расположенных беспорядочно, но в средней части medio-dorsale образующих продольные ряды. Один вид и экземпляр.

**СЕМЕЙСТВО GROENLANDASPIDIDAE
OBRUCHEV, FAM. NOV.**

Средней величины рыбы с высоким телом. Medio-dorsale узкое, в задней части очень крутобокое, с небольшим внутренним килем. Передний край спинного панциря сильно вогнут, со сближенными головно-туловищными шарнирами, затылочный край крыши черепа выпуклый. Границы костей на крыше черепа не заметны. Бугорки орнамента расположены беспорядочно или образуют неясные концентрические ряды. Ср. — в. девон.

Groenlandaspis Heintz, 1932. Тип рода — *G. mirabilis* Heintz, 1932; в. девон (в. фамен) В. Гренландии. Medio-dorsale очень узкое, угол между боковыми поверхностями около 15°. Anterior dorso-laterale короткое, anterior-laterale длинное, с неглубокой вырезкой для грудного

плавника. Бугорки орнамента местами образуют концентрические ряды (рис. 43). Один вид.

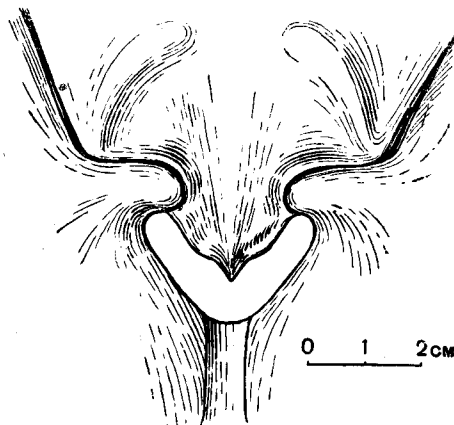


Рис. 43. *Groenlandaspis mirabilis* Heintz, сочленение панциря головы и туловища, $\times 0,75$; в. девон (в. фамен), В. Гренландия (Heintz, 1932)

? *Grazosteus* Gross, 1958. Тип рода — *G. hoernesii* Gr., 1958; ср. (?) девон Рейнской обл. Medio-dorsale с низким килем внутри, с высоким наклоненным назад отростком снаружи. Бугорки рассеяны беспорядочно. Один вид.

? *Tropidosteus* Gross, 1933. Тип рода — *T. curvatus* Gross, 1933; ср. девон (живет) Рейнской обл. Medio-dorsale изогнуто по длинной оси, несет высокий гребень, внутреннего кила нет, покрыто мелкими бугорками. Один вид.

ОТРЯД COCCOSTEIDA

(Brachythoraci partim, Coccosteomorphi, Coccosteiformes partim)

Туловищный панцирь укорочен, но сохраняет полностью свои элементы. Боковые вырезки его заднего края более или менее глубокие. Spinale имеется, но сравнительно короткое. Отверстия для грудных плавников больше, чем у *Arctolepidida*, плавник имел более длинное основание. Medio-dorsale с внутренним килем, переходящим в высокий каринальный отросток. Кости крыши черепа граничат друг с другом по чешуйчатым сложным, иногда карманообразным швам. Rostrale и pineale — отдельные кости. Nuchale обычно широкое, особенно сзади, трапециевидное. Орбиты больше и отстоят дальше от конца рыла, чем у *Arctole-*

pidida. Подглазничный отросток suborbitale обычно хорошо развит. Хрящевой череп более высокий, слабо окостеневший: вместо парной циркумкапсульной кости имеется непарная эомо-орбитальная, а задняя часть черепа покрыта непарным basioticum и двумя парами затылочных. Вентральный щит длинный. Челюстные кости с немногочисленными зубами или превращены в лезвия. Орнамент из бугорков, не образующих четких концентрических рядов. Девон, преимущественно средний и верхний. Четыре семейства: *Gemuendenaspididae*, *Euleptaspidae*, *Coccosteidae*, *Pholidosteidae*.

СЕМЕЙСТВО GEMUENDENASPIDIDAE
MILES, 1962

Небольшие рыбы. Панцирь покрыт мелкими в середине пластинок, более крупными по периферии бугорками. Плечевой панцирь длинный, как у *Arctolepida*. Medio-dorsale удлиненное, с приостренным задним концом, невысоким гребнем в передней части и небольшим килем в задней. Брюхо выпуклое, spinalia расположены на боках, как у *Williamsaspis*. Аксиальное отверстие грудного плавника большое, сзади его ограничивают anterior laterale и anterior ventrolaterale. Posterior dorso-laterale длинное, узкое. Крыша черепа, как у *Coccosteidae*. Nuchale удлиненное, но типично кокостейдной формы. Paranuchalia с большими отростками позади nuchale. Отверстие эндолимфатического канала почти по середине длины paranuchale. Супратемпоральная комиссура с paranuchale переходит на nuchale, как у *Actinolepis*. Marginale крупное, граничит с centrale. Подглазничный отросток suborbitale не развит. Н. девон.

Gemuendenaspis Miles, 1962. Тип рода — *Coccosteus angustus* Traquair, 1903; н. девон, зиген (гунсрюк) Рейнской обл. Длина панциря около 10 см. Один вид.

СЕМЕЙСТВО EULEPTASPIDIDAE
OBRUCHEV, FAM. NOV.

Крупные уплощенные рыбы. Панцирь тонкий, покрыт крупными круглыми не густо посаженными бугорками. Medio-dorsale умеренной длины с закругленным задним концом и с невысоким внутренним килем, оканчивающимся позади невысоким, треугольным в разрезе каринальным отростком. Nuchale удлиненное, ямки на его внутренней стороне разделены гребнем, открываясь в стороны (как у *Homostius*). Н. девон.

Euleptaspis White et Moy-Thomas, 1940. Тип рода — *Leptaspis* (ном. праеосс.) *depressa* Gross, 1933; н. девон (в. зиген) Рейнской обл. Один вид.

СЕМЕЙСТВО COCCOSTEIDAE
TRAQUIR, 1888

Небольшие и средней величины рыбы. Панцирь покрыт круглыми, мелкими или крупными бугорками; на постбранхиальных стенках («переднике») interlaterale и anterior laterale бугорки плоские, клиновидные («*Sphenophorus*», «*Oestophorus*»). Плечевой панцирь хорошо развит. Medio-dorsale удлиненное, с хорошо развитым внутренним килем, оканчивающимся позади высоким каринальным отростком с вертикальным задним краем. Spinale короткое. Челюстные кости с зубами, стирающимися с возра-

стом, причем края челюстей превращаются в лезвия. Орбиты небольшие. Ср. — в. девон.

Millerosteus Stensiö, 1959. Тип рода — *Coccosteus minor* Miller, 1858; ср. девон (оркадиан) Шотландии. Мелкие рыбы, около 10 см длиной. Medio-dorsale сзади с вытянутым острием. Подглазничный отросток suborbitale почти одинаковой высоты с задней частью, postorbitale образует задний край орбиты. На переднем крае postnasalia и rostrale высокие бугорки. Marginale короткое, но граничит с широким centrale. Posterior ventro-lateralia со шпорами на задне-наружных углах. Бугорки орнамента мелкие, не сливающиеся и не образующие рядов. Один вид.

Coccosteus Agassiz, 1844. Тип рода — *C. decipiens* Ag., 1844; ср. девон (оркадиан) Шотландии. Некрупные рыбы, 15—70 см длиной. Medio-dorsale оканчивается острием. Подглазничный отросток suborbitale низкий, задняя часть высокая, образует задний край орбиты. Pineale отделено от centralia отростками. praeorbitalia. Marginale длинное, граничит с centrale. Nuchale трапециевидное, без вытянутых задне-боковых углов. Угол, образуемый передне-боковым и задне-боковым краями крыши черепа, острый. Posterior ventro-lateralia со шпорами на задне-боковых углах. Отверстие для грудного плавника небольшое (рис. 3, 44; табл. V, фиг. 2). Пять видов. Ср. девон (живет) С.-З. Русской платформы, Новой Земли, Шотландии.

Dickosteus Miles et Westoll, 1963. Тип рода — *D. threiplandi* M. et W., 1963; ср. девон (в. живет) С.-В. Шотландии и Оркнейских о-вов. Средней величины рыбы (более 50 см длиной). Medio-dorsale оканчивается острием. Подглазничный отросток suborbitale сравнительно высоких, задняя часть образует задний край орбиты. Pineale и marginalia широкие, граничат с centralia. Nuchale и paranuchalia удлиненные. Угол, образуемый передне-боковым и задне-боковым краями крыши черепа, тупой. Центральные каналы соединяются друг с другом. Отверстие для грудного плавника большое. Один вид.

Livosteus O. Obrucheva, 1962. Тип рода — *Coccosteus grandis* Gross, 1933; ср. девон (в. живет, абавские слои) Латвии. Крупные уплощенные рыбы, длина панциря до 80 см. Кости массивные, с крупными, до 3 мм в диаметре, плоскими, не тесно посаженными бугорками, не образующими четких рядов. Spinale короткое, с выпуклым латеральным краем. Задний край орбиты образован частично отростком postorbitale, для которого на suborbitale есть глубокая шовная поверхность. Подглазничный отросток короткий (табл. IV, фиг. 1, 2; табл. V, фиг. 4). Один вид.

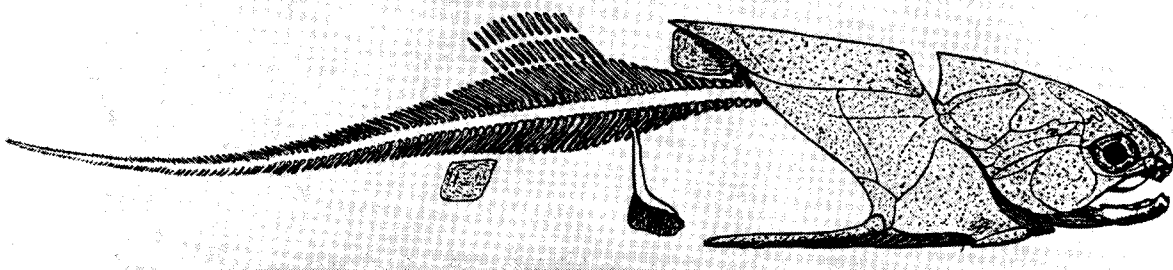


Рис. 44. *Coccosteus decipiens* Agassiz, реконструкция; ср. девон, Шотландия (Heintz, 1931)

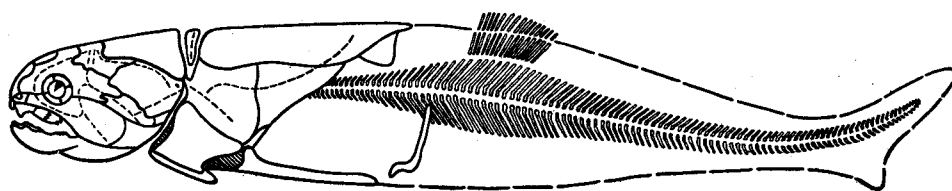


Рис. 45. *Plourdosteus trautscholdi* (Eastman), реконструкция, $\times 0,2$; в. девон (шелонские слои), Ленинградская обл. (Обручева, 1959)

Protitanichthys Eastman, 1907 (*Lispognathus* Miller, 1892, nom. praeocc.; *Woodwardosteus* White et Moy-Thomas, 1940). Тип рода — *Liognathus spatulatus* Newberry, 1873, nom. gen. praeocc. (= *P. fossatus* Eastman, 1907); ср. девон (эйфель) Огайо, США. Средней величины рыбы, близкие к *Coccosteus*. Medio-dorsale с длинным острием на заднем конце. Орбитальные вырезки крыши черепа неглубокие и обращены вперед и латерально. Infragnathale с загнутым вверх передним концом. Бугорки орнамента мелкие. Один вид.

Clarkeosteus Obruchev, gen. nov. Тип рода — *Coccosteus? halmodeus* Clarke, 1894; ср. девон (н. живет) Нью-Йорка, США. Средней величины рыбы, близкие к *Coccosteus* по расположению и форме костей крыши черепа, но medio-dorsale без острия на заднем крае. Один вид.

Watsonosteus Miles et Westoll, 1962. Тип рода — *Coccosteus fletti* Watson, 1932; ср. девон (н. живет) Оркнейских о-вов. Средней величины рыбы. Medio-dorsale сзади закруглено, без острия. Широкий межглазничный отдел, длинный затылочный. Pineale и marginale граничат с centralia. Надглазничные каналы дивергируют довольно сильно в стороны. Отверстие для грудного плавника большое, замыкается сзади отростками posterior laterale и posterior ventro-laterale. Один вид.

Buchanosteus Stensiö, 1945. Тип рода — *Phlyctaenaspis australis* var. *confertituberculata* Чапман, 1916; ср. девон Нового Ю. Уэльса. Отличается от *Coccosteus* более глубоко врезан-

ными орбитами и узкой межглазничной частью крыши черепа. Два вида. Ср. девон Австралии.

Taemasosteus White, 1952. Тип рода — *T. novaustrocambricus* White, 1952; ср. девон Нового Ю. Уэльса. Отличается большой длиной рарапучалия и узостью centralia. Один вид.

Plourdosteus Ørvig, 1951 (*Pelecyphorus* Trautschold, 1890, nom. praeocc.; *Tomaiosteus* Kulczycki, 1957. Тип рода — *Coccosteus canadensis* Woodward, 1892; в. девон (н. фран) Канады (Квебек). Рыбы до 1,25 м длиной. Панцирь покрыт звездчатыми бугорками, иногда с нечетким концентрическим расположением. Medio-dorsale с острием на заднем конце. Задне-боковые углы posterior ventro-lateralia закругленные, без шпор. Задне-боковые углы puchale вытянуты в стороны. Pineale граничит с centralia. Последние небольшие, отделены от marginalia удлиненными рарапучалия (рис. 45, 46; табл. III, фиг. 1—3; табл. IV, фиг. 3). Не менее семи видов. В. девон (н. — ср. фран) Русской платформы, Тимана, Польши, Рейнской обл., Канады.

? *Rhachioosteus* Gross, 1938. Тип рода — *R. pterygiatus* Gr., 1938; в. девон (н. фран) Рейнской обл. Мелкие рыбы, около 10 см длиной. Крыша черепа, как у *Coccosteus*, но угол между передне-боковым и задне-боковым краями тупой. Плечевой панцирь укорочен, medio-dorsale короткое, с остро-закругленным задним краем. Вентральный щит сильно пододвинут под голову. Spinale не найдено (рис. 7). Принадлежность к семейству сомнительна. Один вид.

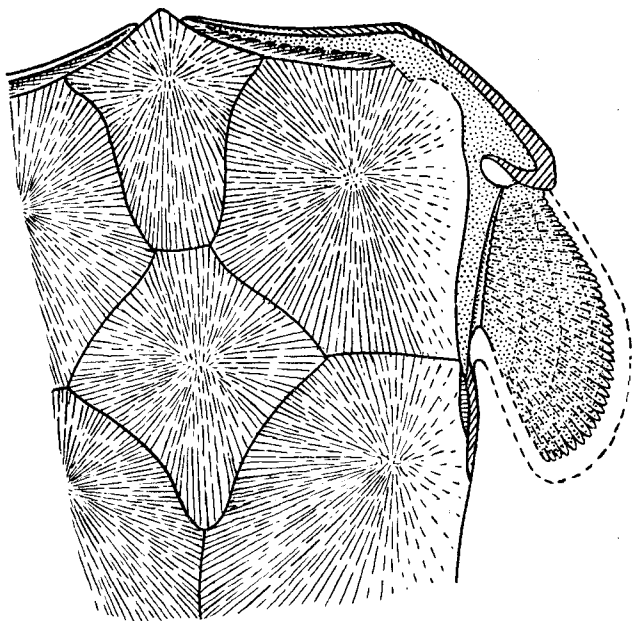


Рис. 46. *Plourdosteus livonicus* (Eastman), вентральный щит и реконструкция грудного плавника, $\times 0,6$; в. девон (гауйские слои), Латвия (Stensiö, 1959)

Небольшие рыбы. Панцирь покрыт звездчатыми бугорками, местами сливающимися. Плечевой панцирь укорочен сравнительно с *Soccosteidae*, но posterior ventro-lateralia сильно удлинены и закруглены сзади. Medio-dorsale без острия на заднем конце, киль развит хорошо, немного выдается назад. Spinale длинное. Челюстные кости немного клювовидно-загнуты. Орбиты большие. Postorbitale и marginale удлинены вниз, на щечную область, первое образует часть заднего края орбиты. В девон.

Pholidosteus Jaekel, 1907. Тип рода — *P. friedeli* Jkl., 1907; в. девон (в. фран) Вильдунгена, Рейнская обл. Spinale сильно отстоит от туловища. Centrale не граничит с marginale. Один вид.

Maleroosteus Kulczycki, 1957. Тип рода — *M. gorizdroae* Kulcz., 1957; в. девон (в. фран) гор Св. Креста, Польша. По строению крыши черепа и щек близок к *Pholidosteus*, но челюсти отчасти дробящего типа. Anterior supragathale и передний конец infragathale клыковидны, infragathale с узкой дробящей поверхностью и ямкой для бугорка на треугольно расширенном posterior supragathale. Один вид.

ОТРЯД PACHYOSTEIDA (Pachyosteomorphi)

Плечевая часть туловищного панциря сильно укорочена, его соединение с вентральным щитом почти или совсем редуцировано. Грудные плавники помещаются не в отверстиях панциря, а в глубокой вырезке между шейным и вентральным панцирем. Они эврибазальные, с длинным основанием. Spinalia обычно отсутствуют. Medio-dorsale, как у *Soccosteida*, но каринальный отросток у некоторых выдается за его задний конец. Rostrale, pineale и puchale, как у *Soccosteida*. Орбиты иногда громадные, подглазничный отросток suborbitale вытянутый. Хрящевой череп слабо окостеневший. Вентральный щит длинный или его задние пластинки отсутствуют. Челюстные кости или зазубрены, или лезвиевидны, или превращены в перетирающие триторы. Орнамент из беспорядочно расположенных или слабо концентрических бугорков. Ср. — в. девон. 14 семейств: *Dinichthyidae*, *Hussakofiiidae*, *Titanichthyidae*, *Selenosteidae*, *Erromenosteidae*, *Mylostomatidae*, *Hadrosteidae*, *Leptosteidae*, *Trematosteidae*, *Brachydiridae*, *Oxyosteidae*, *Synaucheniidae*, *Nomostiidae*, *Heterostiidae*.

СЕМЕЙСТВО DINICHTHYIDAE NEWBERRY, 1888

Крупные до гигантских рыбы. Medio-dorsale укорочено, каринальный отросток мощный, наклонный, выдается позади его заднего края. Вентральный щит длинный, соединяется иногда с anterior-laterale посредством трехлопастного spinale. Заднебоковые крылья крыши черепа очень вытянуты в стороны. Орбиты от небольших до крупных. Челюсти с режущими краями и клыкообразными выростами на переднем конце. Бугорки орнамента мелкие или редуцированы. Ср. — в. девон (в. живет — фамен).

Dinichthys Newberry, 1873. Тип рода — *D. hertzeri* Newb., 1873; в. девон (фран) Огайо, США. Infragathale с тупым режущим краем, с вертикальным рядом симфизных зубов и горизонтальным рядом зубов в задней половине режущего края. Один вид?

Eastmanosteus Obruchev, gen. nov. Тип рода — *Dinichthys pustulosus* Eastman, 1897; ср. — в. девон (живет — н. фран) Огайо, США. Круп-

ные формы (крыша черепа до 40 см в поперечнике). Infragnathale с режущим краем и зубами в задней части последнего. Anterior supragathale не налегает на парасфеноид. Орбиты небольшие. Marginale граничит с centrale. Nuchale трапецевидное, с вогнутым передним краем. Parapuchalia не вытянуты назад и задний край

Infragnathale с очень высоким «клыком». Anterior supragathale плоское, впереди загнутое медиально. Орбиты большие. Задняя часть suborbitale укороченная. Marginale короткое, не граничит с centrale, postorbitale удлиненное. Нижний конец anterior laterale редуцирован, осталась только постбранхиальная пластинка («передник»). Medio-dorsale со слабым килем и мало выдающимся каринальным отростком. Один вид?

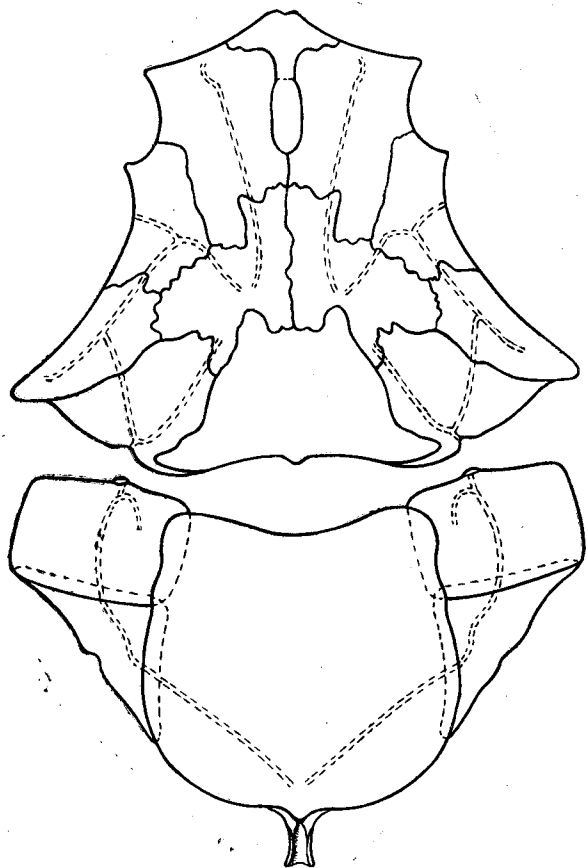


Рис. 47. *Eastmanosteus pustulosus* (Eastman), реконструкция головного и спинного панциря, $\times 0,2$; ср.— в. девон, США (Eastman, 1898)

крыши черепа не вогнутый. Поперечный валик на нижней стороне nuchale имеется. Medio-dorsale, как у *Dunkleosteus*, но с дорзальным каналом боковой линии. На костях мелкие бугорки (рис. 47; табл. V, фиг. 1). Несколько видов. Ср.— в. девон (фран — н. фамен) Русской платформы, Тимана, Польши, (живет — н. фран) США.

Perissognathus Hussakof et Bryant, 1918. Тип рода — *P. aduncus* H. et Br., 1918; в. девон (н. фран) Нью-Йорка, США. Нижние челюсти с симфизным рядом зубов невыясненной родовой и видовой принадлежности.

Gorgonichthys Claypole, 1892. Тип рода — *G. clarki* Cl., 1892; в. девон (фамен) Огайо, США.

Heintzichthys Whitley, 1938 (*Stenognathus* Newberry, 1897, nom. praecoc.; ?*Machaerognathus* Hussakof et Bryant, 1918). Тип рода — *Dinichthys corrugatus* Newberry, 1889; в. девон (в. фамен) Огайо, США. Infragnathale длинное, низкое, с недлинным «клыком». Anterior supragathale, как у *Gorgonichthys*. Posterior supragathale длинное. Орбиты громадные. Подглазничный отросток suborbitale длинный, задняя часть укорочена. Marginale короткое, не граничит с centrale. Parapuchalia вытянуты назад и в стороны, так что задний край крыши черепа очень вогнутый. Каринальный отросток medio-dorsale не сильно выдается. Несколько видов. В. девон Огайо и Нью-Йорка, США; франский яр. Тимана? (Ухта).

Dunkleosteus Lehman, 1956. Тип рода — *Dinichthys intermedius* Newberry, 1889; в. девон (в. фамен) Огайо, США. Крупные и очень крупные рыбы (крыша черепа 75 см в поперечнике). Infragnathale с режущим краем и умеренной длины «клыком». Anterior supragathale с массивным верхним отростком, налегающим на парасфеноид. Орбиты небольшие, задняя часть suborbitale очень длинная. Marginale длинное, граничит с centrale. Nuchale треугольное. Parapuchalia умеренно вытянуты в стороны и назад, и вогнутость заднего края крыши черепа не очень глубокая. Мощный поперечный валик отделяет парные углубления на внутренней стороне nuchale от задней поверхности кости. Внутренний киль medio-dorsale высокий, каринальный отросток сильно развит и значительно выдается позади его заднего края. Есть трехлопастное spinale. Как правило, бугорков на костях не имеется (рис. 2, 48, 49). Несколько видов. В. девон (фамен) США, Марокко, Европы?

Holdenius Dunkle et Bungart, 1942. Тип рода — *H. holdeni* D. et B., 1942; в. девон (в. фамен) Огайо, США.

? *Timanosteus* O. Obrucheva, 1962. Тип рода — *Pelecyphorus tchernychevi* Rohon, 1899; в. девон (доманик) Ю. Тимана. Крупные рыбы, до 2 м длины, с высоким телом. Стороны medio-dorsale наклонены друг к другу под углом в 90°, каринальный отросток выдается позади заднего конца, лишнего острия. Posterior ventro-laterale лишено передне-латерального

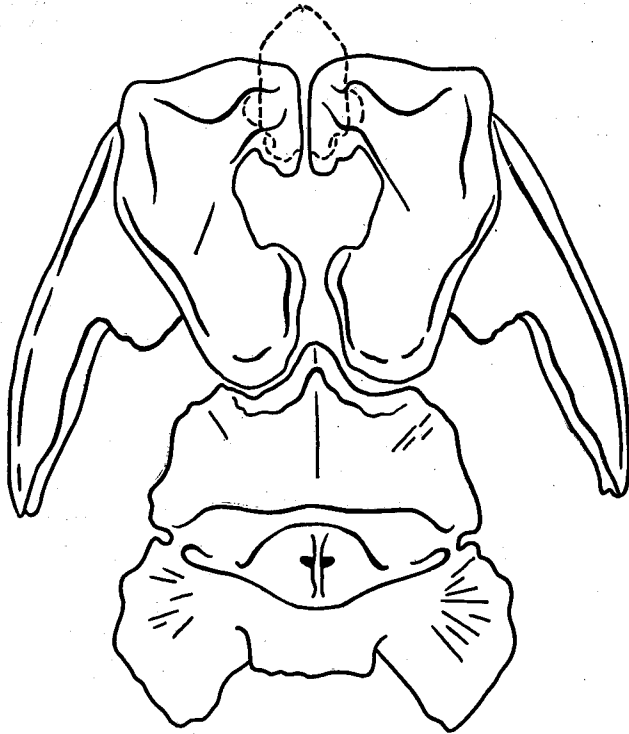


Рис. 48. *Dunkleosteus terrelli* (Newberry), парасфеноид и верхние челюстные кости, $\times 0,25$; в. девон (фамен), США (Dunkle a. Bungart, 1945)

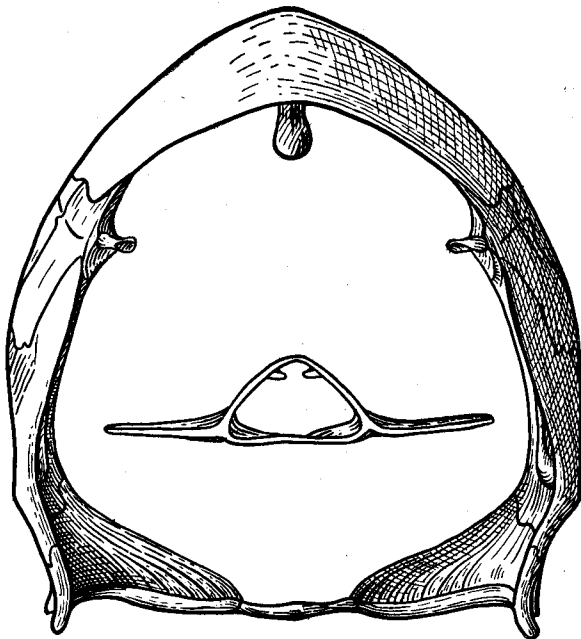


Рис. 49. Туловищный панцирь спереди: *Dunkleosteus intermedius* (Newberry), $\times 0,1$ и *Arctolepis decipiens* (Woodward) (внутри), $\times 0,3$ (Heintz, 1932)

отростка для соединения с боковыми костями. Медиальная пластинка anterior laterale не сильно развита. Бугорки крупные, разновеликие, 0,5—2 мм в диаметре, расположены нетесно (табл. V, фиг. 3) Один вид.

СЕМЕЙСТВО HUSSAKOFIIDAE
OBRUCHEV, FAM. NOV.

Мало изученная группа, представленная одним видом, отличающимся от всех артродир строением medio-dorsale, заостренным впереди, и с длинным каринальным отростком сзади. В. девон.

Hussakofia Cossmann, 1910 (*Brachygnathus* Hussakof, 1909, пом. граеосс.). Тип рода — *Dinichthys minor* Newberry, 1878; в. девон (в. фамен) Огайо, США. Рыбы средних размеров (длина medio-dorsale без отростка 10 см при ширине 11 см). Каринальный отросток почти равен по длине наружной поверхности medio-dorsale. Передний край последнего заострен, а не вогнут. Nuchale трапециевидно, с продольным желобом у выпуклого заднего края. Парные углубления на внутренней стороне отделены от этого края резким поперечным гребнем, как у *Dunkleosteus*. Нижние челюсти короткие, низкие, с клыкообразным отростком. Один вид.

СЕМЕЙСТВО TITANICHTHYIDAE
DEAN, 1901

Гигантские рыбы с широкой короткой крышей черепа. Орбиты сдвинуты к переднему краю головы. Pineale широкое. Нижние челюсти (infragnathalia) длинные, тонкие, без зубов. Anterior laterale с длинным вентральным отростком. В. девон.

Titanichthys Newberry, 1885 (*Brontichthys* Clapole, 1894). Тип рода — *T. agassizii* Newb., 1885; в. девон (в. фамен) Огайо, США. Гигантские рыбы (крыша черепа до 130 см в поперечнике). Орбиты небольшие, suborbitalе и его подглазничный отросток короткие. Marginalе граничит с centrale. Nuchale треугольное, с очень вытянутыми латеральными углами. Medio-dorsale с очень вогнутым передним краем, с отростком на заднем и вырезками на боковых. Парные углубления на нижней стороне nuchale открыты назад, валика за ними нет. 3—4 вида. В. девон (в. фамен) США, Марокко и Польши.

СЕМЕЙСТВО SELENOSTEIDAE
DEAN, 1901

(*Trachosteidae* Dean, 1901;
Pachyosteidae Gross, 1932)

Средней величины рыбы, с почти круглым в разрезе телом, но с уплощенным брюхом. Длина головы больше ширины. Громадные орбиты,

больше чем кольца склеротики. Suborbitale длинное, с низкой задней частью. Medio-dorsale сзади закруглено, киль слабый. Infragnathale длинное, низкое. Вентральный щит длинный. Anterior laterale с недлинным вентральным отростком, но плечевой пояс пододвинут под голову и щель между туловищем и головой — наклонная, жаберное отверстие занимает ее нижний стрезок. В. девон.

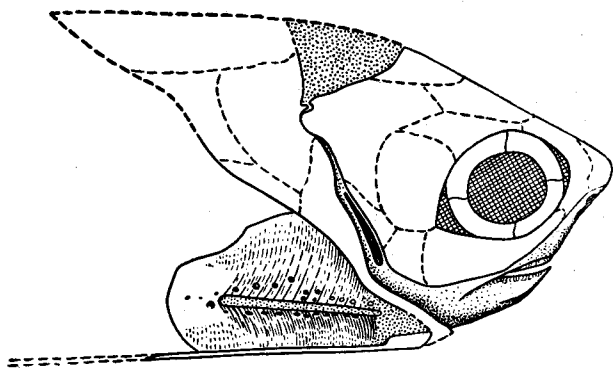


Рис. 50. *Enseosteus jaekeli* Gross, реконструкция, $\times 0,8$; в. девон (в. фран), Вильдунген (Stensiö, 1944)

Pachyosteus Jaekel, 1903. Тип рода — *P. bulla* Jkl., 1903; в. девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия. Крыша черепа очень широкая сзади. Rostrale и pineale широкие, последнее вклинивается между centralia. Marginale не граничит с centrale. Nuchale треугольное, короткое. Нижние челюсти с шероховатой жующей поверхностью. Два вида. В. девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия; (в. фамен) Польши.

? *Microsteus* Gross, 1932. Тип рода — *M. dubius* Gross, 1932; в. девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия. Как *Pachyosteus*, но pineale и rostrale узкие, а marginale граничит с centrale. Один вид.

Walterosteus Stensiö, 1959. Тип рода — *W. pachyosteoïdes* St., 1959; в. девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия. Как *Pachyosteus*, но крыша черепа не так расширена сзади. Более мелкая форма. Один вид.

Enseosteus Jaekel, 1919. Тип рода — *E. jaekeli* Gross, 1932; в. девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия. Крыша черепа сзади не широкая. Pineale узкое, не граничит с коротким rostrale. Marginale не граничит с centrale, последнее — длинное. Nuchale трапецевидное, с вытянутыми назад латеральными углами (рис. 50). Один вид.

Otonosteus Stensiö, 1959. Тип рода — *O. hermanni* St., 1959; в. девон (в. фран) Вильдунгена,

3. Германия. Как *Enseosteus*, но nuchale треугольное. Один вид.

Rhinosteus Jaekel, 1911 (*Platyrhinosteus* Jaekel, 1929). Тип рода — *R. traquairi* Jkl., 1911; в. девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия. Rostrale и pineale не соприкасаются. Marginale граничит с centrale. Nuchale треугольное или трапецевидное. Нижние челюсти с

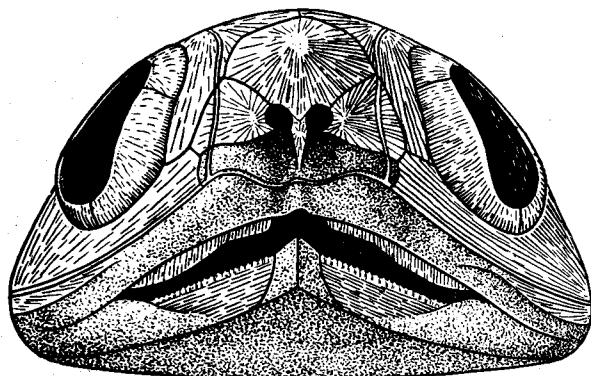


Рис. 51. *Rhinosteus traquairi* Jaekel, голова спереди, реконструкция, $\times 1,4$; в. девон (в. фран), Вильдунген (Stensiö, 1942)

мелко зазубренным краем. Medio-dorsale удлиненное. Вентральный щит длинный, узкий (рис. 10, 51). Три вида. В. девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия.

Selenosteus Dean, 1901. Тип рода — *S. kepleri* Dean, 1901; в. девон (в. фамен) Огайо, США. Rostrale и pineale соприкасаются. Marginale не граничит с centrale. Крыша черепа расширена в затылочной области, paragnathalia выступают далеко назад и затылочная щель — огромная. Medio-dorsale сильно укорочено, серповидное. Вентральный щит длинный, узкий. Нижние челюсти мелкозубрены. Один вид.

Stenosteus Dean, 1901. Тип рода — *S. glaber* Dean, 1901; в. девон (в. фамен) Огайо, США. Как *Selenosteus*, но nuchale закруглено, а не заострено впереди. Может быть идентичен с *Selenosteus*. Один вид, также н. фамен Польши?

Paramylostoma Dunkle et Bungart, 1945. Тип рода — *P. arcuale* D. et B., 1945; в. девон (в. фамен) Огайо, США. Некрупные рыбы с тупыми челюстями. Есть окно в крыше черепа между centralia, nuchale и paragnathalia, как у *Selenosteus*, но medio-dorsale не серповидно, а как у Dinichthyidae. Один вид.

Gymnotrachelus Dunkle et Bungart, 1939. Тип рода — *G. hydei* D. et B., 1939; в. девон (в. фамен) Огайо, США. Некрупные рыбы с очень

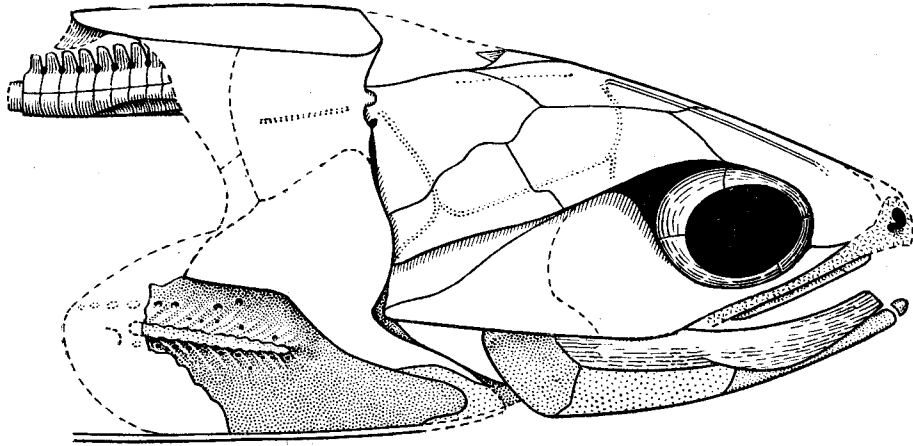


Рис. 52. *Erromenosteus concavus* (Gross), реконструкция, $\times 1$; в. девон (в. фран), Вильдунген (Stensiö, 1959)

широкой затылочной щелью, ограниченной спереди крыльями pachale (а не parapanuchalia), а сбоку anterior dorso-lateralia. Medio-dorsale с тремя отростками впереди. Длинные centralia не граничат с marginalia. Один вид.

Trachosteus Newberry, 1889. Тип рода — *T. clarki* Newb., 1889; в. девон (в. фамен) Огайо, США. На вогнутом переднем крае medio-dorsale и на нижнем крае suborbitale выступ. Края челюстей зазубрены. Кости покрыты бугорками. Один вид.

СЕМЕЙСТВО ERROMENOSTEIDAE OBRUCHEV, FAM. NOV.

Некрупные рыбы. Крыша черепа очень расширена сзади, так что канал боковой линии от сочленения с туловищем идет почти прямо латерально. Орбиты значительно меньше, чем у Selenosteidae, suborbitale с тонким подглазничным отростком и хорошо развитой задней частью. Длинное postsuborbitale. Parapanuchalia образуют боковые края затылочной щели, как у *Selenosteus* и *Paramylostoma*. Medio-dorsale и вентральный щит, как у Selenosteidae. Infragnathale низкое, без зубов. Anterior laterale широкое наверху, с узким изогнутым отростком внизу. Плечевой пояс не пододвинут под голову и щель между туловищем и головой вертикальная, а жаберное отверстие — изогнутое. В. девон.

Erromenosteus Jaekel, 1919 (*Leiosteus* Gross, 1932; *Paraleiosteus* Stensiö, 1959). Тип рода — *E. lucifer* Jkl., 1919; в. девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия. Описаны окостенения меккелева хряща (рис. 52). Два? вида. В. девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия.

СЕМЕЙСТВО MYLOSTOMATIDAE WOODWARD, 1891

Крупные рыбы с перетирающими челюстями. Крыша черепа широкая спереди, rostrale крупнее, чем pachale. Надглазничные каналы сильно дивергируют. Centralia почти разъединены вклиниванием pineale. Marginale не граничит с centrale. Suborbitale длинное, узкое, орбиты большие. Большая затылочная щель, боковые края которой образуют parapanuchalia. Короткое medio-dorsale. В. девон.

Dinomylostoma Eastman, 1906. Тип рода — *D. beecheri* Eastm., 1906; в. девон (н. фран) Нью-Йорка, США. Infragnathale и anterior supragnathale сохраняют еще клыковидный передний конец. Три? вида. В. девон (фран) США.

Copanognathus Hussakof et Bryant, 1918. Тип рода — *C. crassus* H. et Br., 1918; в. девон (н. фран) Нью-Йорка, США. Отличается от *Dinomylostoma* отсутствием сигмовидной изогнутости infragnathale и его прямым верхним краем. Один вид.

Mylostoma Newberry, 1883. Тип рода — *M. variable* Newb., 1883; в. девон (в. фамен) Огайо, США. Передний конец infragnathale и оба supragnathalia целиком превращены в широкие триторы со сложным рельефом. Два? вида. В. девон, США.

Dinognathus Hussakof, 1909. Тип рода — *D. ferox* Huss., 1909; в. девон (в. фамен) Огайо, США. Помимо пары треугольных триторов anterior supragnathalia, имеется непарное medio-gnathale. Два вида. В. девон (в. фамен) США.

?*Tafilalichthys* Lehman, 1956. Тип рода — *T. lavocati* L., 1956; в. девон (фамен II) Марокко. Крупные рыбы, по расположению костей кры-

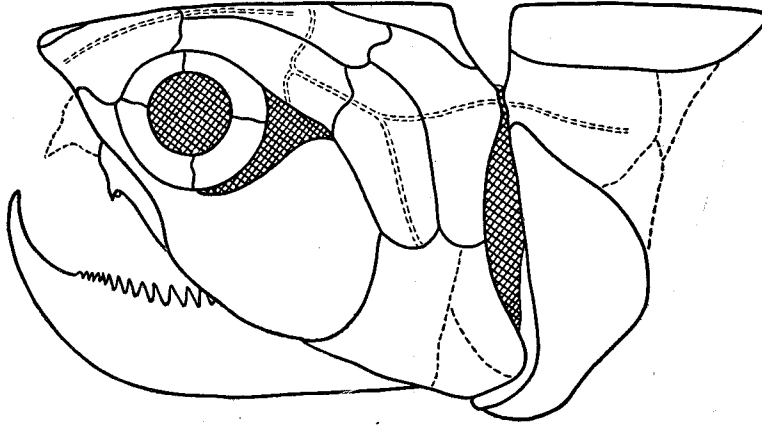


Рис. 53. *Hadrosteus rapax* Gross, реконструкция, $\times 0,3$; в. девон (в. фран), Вильдунген (Gross, 1932)

ши черепа, ширине rostrale и pineale, дивергенции надглазничных каналов и форме medio-dorsale близок к *Mylostoma*, но строение челюстей неизвестно. Один вид.

СЕМЕЙСТВО HADROSTEIDAE GROSS, 1932

Крупные рыбы с громадными нижними челюстями, с крупными зубами и передними «клыками». Орбиты большие. Щель между туловищем и головой вертикальная, только нижний конец anterior laterale подгибается под голову. Затылочная щель узкая. В. девон.

Hadrosteus Gross, 1932. Тип рода — *H. rapax* Gr., 1932; в. девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия. Nuchale треугольное, marginale граничит с centrale (как у *Dinichthys*). Rostrale не соприкасается с pineale. Medio-dorsale короткое, с закругленным задним краем (рис. 53). Один вид.

? *Diplognathus* Newberry, 1878. Тип рода — *D. mirabilis* Newb., 1878; в. девон (в. фамен) Огайо, США. Известны только длинные узкие infragnathalia с длинным рядом крупных зубов по верхнему и симфизному краю. Один вид.

СЕМЕЙСТВО LEPTOSTEIDAE JAEKEL, 1911

Рыбы с высоким уплощенным с боков телом. Все кости крыши черепа и medio-dorsale длинные. Хорошо развиты боковые кости плечевого пояса. Щель между туловищем и головой слабо наклонна, anterior laterale не загнутое под голову. Затылочная щель узкая. Кости очень тонкие, с бугорками. Челюсти перетирающие, с буграми. В. девон.

Leptosteus Jaekel, 1919. Тип рода — *Cocosteus bickensis* Коепен, 1883; в. девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия. Орбиты умеренной

величины, suborbitale с широкой задней частью. marginale не граничит с орбитой. Один вид.

СЕМЕЙСТВО TREMATOSTEIDAE GROSS, 1932

Рыбы с почти круглым в разрезе туловищем и умеренно длинной головой. Боковая часть плечевого пояса сужается от закругленного сзади medio-dorsale книзу и не соединяется с вентральным щитом. Щель между туловищем и головой вертикальная и только отросток anterior laterale загибается под голову. Затылочная щель неширокая. Позади pineale между septalia в крыше черепа имеется отверстие. Орбиты умеренной величины, suborbitale с развитой «лопаткой», задний край орбиты образует post-orbitale. В. девон.

Belosteus Jaekel, 1919. Тип рода — *B. major* Gross, 1932; в. девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия. Крыша черепа с заостренным рылом, удлинённая за счет удлинения rostrale, pineale и праеorbitalia. Кости без бугорков. Три вида. В. девон (в. фран) Вильдунгена.

Trematosteus Jaekel, 1927. Тип рода — *T. fontanellus* Gross, 1932; в. девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия. Небольшие рыбы. Septalia полностью разделены отверстием в крыше черепа. Передние кости последней так же удлинены, как у *Belosteus*. Кости без бугорков. Один вид.

Brachyosteus Jaekel, 1927. Тип рода — *B. dietrichi* Gross, 1932; в. девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия. Небольшие рыбы с хорошо развитыми бугорками на костях. Рыло не острое. Infragnathale с короноидоподобным отростком. Один вид.

? *Cyrtosteus* Gross, 1932. Тип рода — *Cocosteus inflatus* Коепен, 1883; в. девон (в. фран)

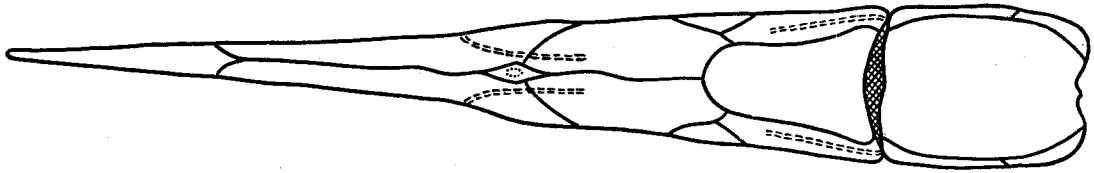


Рис. 54. *Oxyosteus rostratus* Gross, крыша черепа и спинной панцирь, $\times 0,8$; в. девон (в. фран), Вильдунген (Gross, 1932)

3. Германии. Нет отверстия в крыше черепа? Может быть идентичен с *Brachyosteus*. Один вид.

Braunosteus Stensiö, 1959. Тип рода — *B. schmidti* St., 1959; в. девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия. Близок к *Brachyosteus*, но *rostrale* соприкасается с *centrale*, а *marginale* с орбитой. Один вид.

СЕМЕЙСТВО BRACHYDIRIDAE GROSS, 1932

(*Auchenosteidae* Jaekel, 1911)

Крупные рыбы с удлиненной головой и заостренным рылом. По расположению костей на голове и плечевом поясе близки к *Oxyosteidae*, но имеется отверстие позади *pineale*, почти не разделяющее *centralia*. Затылочная щель узкая, щель между туловищем и головой вертикальная и только нижний конец широкого *anterior laterale* загибается под голову. Вентральный щит неизвестен. В. девон.

Brachydirus Koenen, 1880 (*Anomalichthys* Koenen, 1883; *Auchenosteus* Jaekel, 1927). Тип рода — *B. carinatus* K., 1880; в. девон (в. фран) 3. Германии. *Medio-dorsale* в задней части массивное, с наружным килем. Бугорки на костях частью образуют концентрические ряды. Один вид.

СЕМЕЙСТВО OXYOSTEIDAE GROSS, 1932

Рыбы с очень высоким плоским телом и длинным рылом. Все кости крыши черепа очень удлинены, но *medio-dorsale* не длинное. Боковые кости плечевого пояса хорошо развиты, особенно *anterior-laterale*, с которым по длинному шву граничит *anterior ventro-laterale*, образующее здесь боковую, а не вентральную стенку панциря. Щель между туловищем и головой слабо наклонная, нижний конец *anterior-laterale* пододвинут под голову. Затылочная щель узкая. Головно-туловищный шарнир слабый. Кости тонкие, с бугорками. Челюсти перетирающие, с буграми. В. девон.

Oxyosteus Jaekel, 1911 (*Platyosteus* Jaekel, 1919). Тип рода — *O. rostratus* Gross, 1932; в.

девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия. Орбиты большие, *suborbitale* укорочено, *marginale* образует задний край орбиты (рис. 54). Два вида. В. девон (в. фран) Вильдунгена, (ср. фран) Польши.

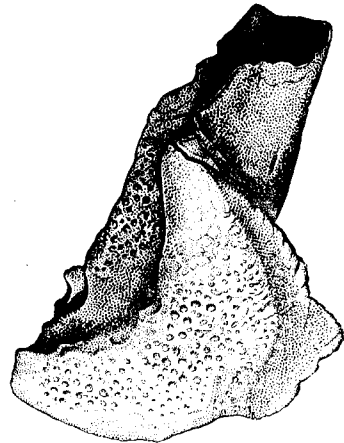


Рис. 55. *Kiangyosteus yohii* Liu, *anterior laterale*, $\times 0,5$; ср. девон, Китай (Liu, 1955)

?*Kiangyosteus* Liu, 1955. Тип рода — *K. yohii* Liu, 1955; ср. девон (живет)? Сычуани, Китай. Остатки смешанного характера: *medio-dorsale* как у *Soccosteidae*, парасфеноид как у *Dunkleosteus*, *anterior laterale* с сильно развитой внутренней пластинкой («передником»), более длинной, чем наружная пластинка (как у *Titanichthys*), но нижний край последней несет шов для *anterior ventro-laterale*, как у *Oxyosteus* (рис. 55). Один вид.

СЕМЕЙСТВО SYNAUCHENIIDAE GROSS, 1932

Некрупные рыбы с высоким телом, по расположению костей близкие к *Brachydiridae* и *Oxyosteidae*, но затылочная щель и щель между туловищем и головой нацело исчезли, и соседние кости слились. Жаберная щель, вероятно, открывалась на нижней стороне головы. В. девон.

Synauchenia Jaekel, 1919 (*Synosteus* Jaekel, 1929). Тип рода — *S. coalescens* Gross, 1932; в. девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия. Nuchale, перекрывая затылочную щель, вклинивается в medio-dorsale, postnuchale слилось

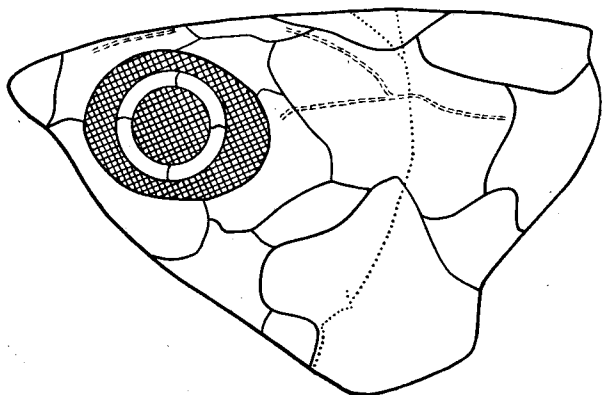


Рис. 56. *Synauchenia coalescens* Gross, панцирь головы и туловища слева, $\times 1$; в. девон (в. фран), Вильдунген (Gross, 1932)

с anterior dorso-laterale. Кости покрыты бугорками, частью образующими concentрические ряды (рис. 56). Один вид.

СЕМЕЙСТВО HOMOSTIIDAE JAEKEL, 1903

Крупные рыбы с плоской головой и туловищем. В крыше черепа удлинена затылочная часть. Орбиты сближены друг с другом на дорзальной стороне, и латерально их ограничивают не suborbitalia, а отростки праеорбитале и postorbitala. Кости соединяются друг с другом очень широкими чешуйчатыми швами. Вентральный щит сильно пододвинут под голову. Interlaterale со слабо развитой горизонтальной пластинкой и со скульптурными гребешками на вертикальной (постбранхиальной). «Передник» anterior laterale слабо развит. Внутренний киль на medio-dorsale низкий. Кости сильно туберкулированы. Н.— ср. девон.

Tityosteus Gross, 1960. Тип рода — *T. rievversae* Gr., 1960; н. девон (зиген) Рейнской обл. Крупные рыбы; nuchale 25 см длиной, но относительно короче, чем у *Homostius*. Рага-nuchale сзади шире. Канал боковой линии на anterior dorso-laterale проходит вдоль края medio-dorsale. Морфологически представляет переход от обычного артродирного черепа к вытянутому типа *Homostius*. Один вид.

Angarichthys Obruchev, 1927. Тип рода — *A. hyperboreus* Обр., 1927; ср. девон, Эйфель (тынепская св. р. Бахты) Сибирской платфор-

мы. Описаны только S-образно изогнутое infragnathale с зубами, по-видимому, вдоль всего верхнего края работающей части, interlaterale с заостренным медиальным концом и почти продольными гребешками и часть marginale и medio-dorsale, очень сходные с *Homostius*

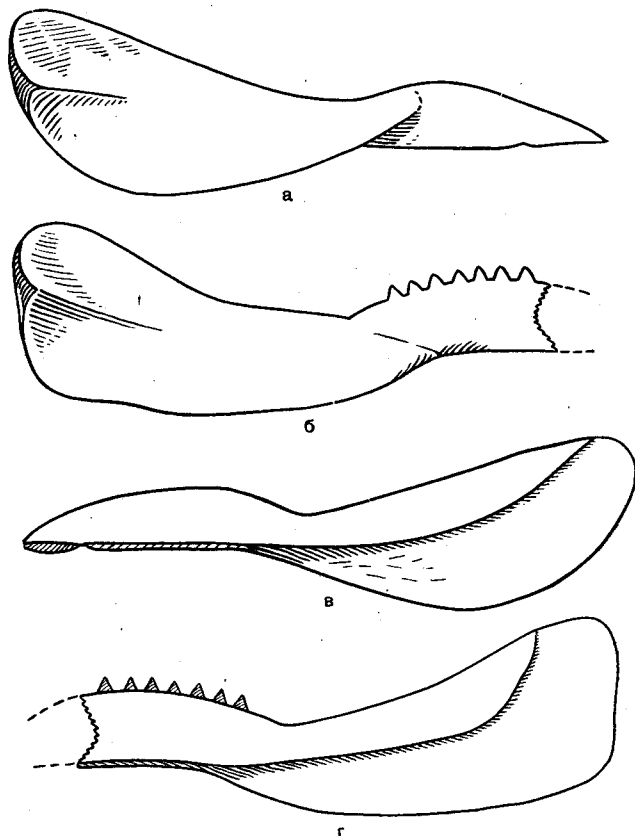


Рис. 57. Нижние челюсти

a, в — *Homostius sulcatus* (Kutorga); б, г — *Angarichthys hyperboreus* Obruchev (Heintz, 1934)

(рис. 57, табл. III, фиг. 7). Один вид?, также ср. девон Шпицбергена.

Homostius Asmuss, 1856. Тип рода — *Trionyx sulcatus* Kutorga, 1837; ср. девон (арукюльский гор.) Тарту, Эстония. Очень крупные рыбы с сильно уплощенной головой. Nuchale и рага-nuchalia необыкновенной длины, $\frac{2}{3}$ длины всей крыши черепа. Есть укороченное spinale. Medio-dorsale короткое, ширина вдвое больше длины. В вентральном щите отсутствуют posterior medio-ventrale и posterior ventrolaterale. Необыкновенно длинные головно-туловищные шарниры. Infragnathale переключено вдоль продольной оси, так что его передняя часть почти перпендикулярна задней. Зубов нет

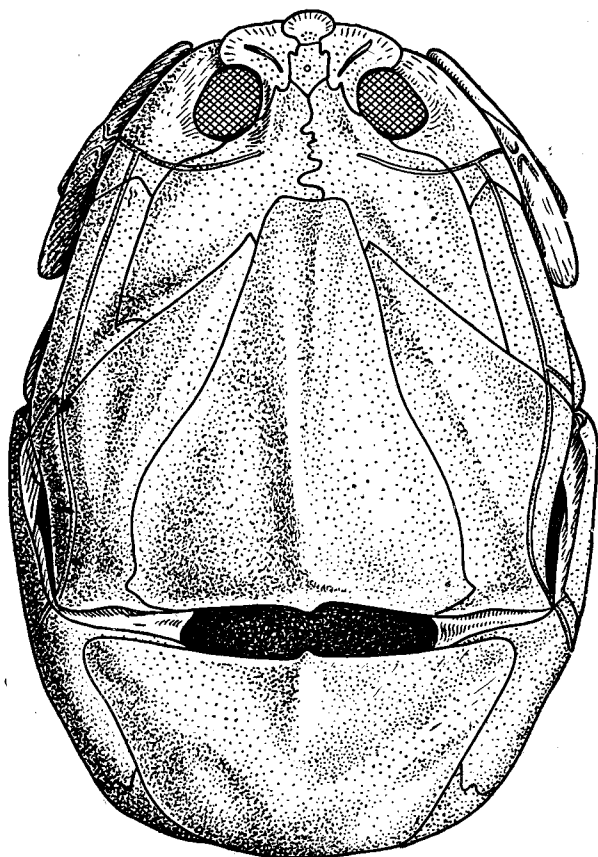


Рис. 58. *Homostius sulcatus* (Kutorga), реконструкция головного и туловищного панциря, $\times 0,1$; ср. девон (живет), г. Тарту (Heintz, 1934)

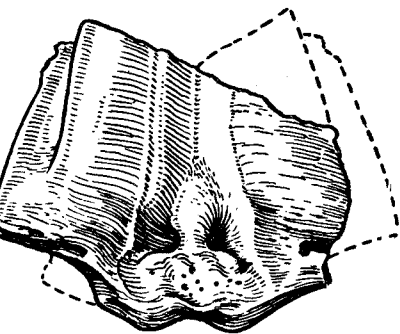


Рис. 59. *Luetkeichthys borealis* Bystrow, нучале внутри, $\times 0,75$; ср. девон, Северная Земля (Bystrow, 1957)

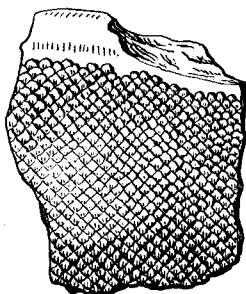


Рис. 60. *Sedowichthys terrae-boreae* Bystrow, фрагмент пластинки, $\times 0,7$; ср. девон, Северная Земля (Bystrow, 1957)

(рис. 57, 58; табл. III, фиг. 6; табл. IV, фиг. 5). Несколько видов. Ср. девон (эйфель — живет) Прибалтики, Шотландии, Шпицбергена, В. Гренландии.

?*Luetkeichthys* Bystrow, 1957. Тип рода — *L. borealis* Bystr., 1957; ср. девон Северной Зем-

ли. Nuchale напоминает *Homostius*. Внутренний киль medio-dorsale уплощен в середине кости. Бугорки типа кожных зубов, круглые, с радиальными изгибающимися острыми гребешками (рис. 59). Один вид.

?*Sedowichthys* Bystrow, 1957. Тип рода — *S. terrae-boreae* Bystr., 1957; ср. девон Северной Земли. Единственный фрагмент покрыт с двух

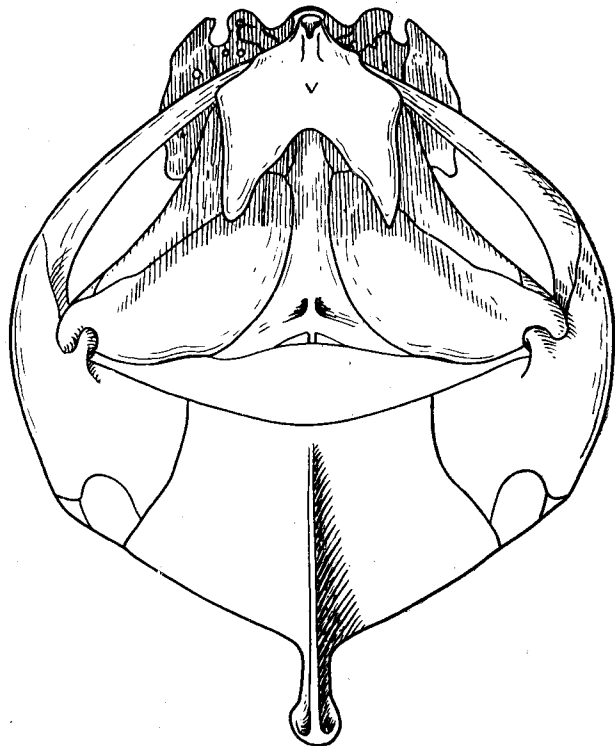


Рис. 61. *Heterostius ingens* Asmuss, реконструкция панциря снизу, $\times 0,1$; ср. девон (живет), г. Тарту (Heintz, 1930)

сторон плотно сидящими овальными бугорками — кожными зубами, задняя половина которых несет 4—7 продольных острых гребешков (рис. 60). Один вид.

?*Tollichthys* Bystrow, 1957. Тип рода — *T. polaris* Bystr., 1957; ср. девон Северной Земли. Кожные зубы конические, с периферии прикрыты костной тканью. Отверстия сосудов между ними и на их стенках. Один вид.

СЕМЕЙСТВО HETEROSTIIDAE JAEKEL, 1903

Крупные и гигантские рыбы с сильно уплощенным телом и широкой головой. Вентральный щит сильно редуцирован и пододвинут под переднюю часть головы. Постбраниальная пластинка anterior laterale («передник») превращена в мощный бивневидный отросток, сое-

диняющий дорзо-латеральную часть плечевого пояса с вентральной. Ср. девон.

Heterostius Asmuss, 1856. Тип рода — *Asterolepis asmusii* Agassiz, 1845; ср. девон (арюкюльский гор.) Тарту, Эстония. Рыбы до 6 м длиной. Орбиты малы и сдвинуты к переднему краю головы, их ограничивают праеорбитале, postorbitale и suborbitale. Кости головного щита граничат друг с другом по сложным, часто карманообразным швам. Medio-dorsale короткое,

внутренний киль хорошо развит, каринальный отросток выдается наклонно сзади, как у *Dinichthyidae*. Anterior laterale срослось с anterior dorso-laterale, его отросток достигает почти до переднего края головы. Вентральный щит редуцирован до одной непарной кости, соединенной с отростками обеих anterior lateralia (рис. 61; табл. III, фиг. 8). Несколько видов. Ср. девон (живет) Прибалтики, Рейнской обл., Шпицбергена, В. Гренландии.

НАДОТЯД PETAЛIСНТНУИДА

Наружный скелет из крупных пластинок, но редуцирующийся в преорбитальной области и на щеках. В крыше черепа длинная непарная кость — centro-puchale. Плечевой пояс короткий, не только на боках, но и на спине и на брюхе. Обычно есть длинное spinale, иногда (у поздних пиктодонтид) оно отсутствует. Груд-

ной плавник, несмотря на короткость плечевого пояса, стенобазальный. Носовые отверстия под передним концом рыла. Эндокраний короткий, широкий, иногда поверхностно окостеневший. Девон. Три отряда: Macropetalichthyida, Ptyctodontida, Phyllolepidida.

ОТЯД MACROPETAЛIСНТНУИДА (ANARTHRODIRA)

Туловищный панцирь очень укорочен, хотя почти полный, нет только posterior laterale, но есть пара дополнительных костей позади posterior ventro-lateralia (posteroventralia). Spinale очень длинное, зазубренное с обеих сторон, с более или менее длинной свободной частью. Грудные плавники, по-видимому, выходили свободно позади anterior lateralia. Medio-dorsale с невысоким внутренним килем. Расположение костей в крыше черепа отличается от типичного артродирного плана. Орбиты на дорзальной стороне. Средняя очень длинная кость, достигающая пинеальной пластинки — слитное centro-puchale, по бокам его — пара centralia lateralialia, ограничивающих орбиты сзади, пара anterior parapuchalia, с отверстием эндолимфатического протока и ответвлением задней ямочной линии от канала боковой линии, и пара posterior parapuchalia, образующих задне-боковой край крыши черепа. Задне-боковой край орбиты образует postorbitale, на котором так же, как на centralia, нет центрального канала. За ним лежит marginale, а латерально от последнего — большое postmarginale образует латеральный угол крыши черепа. Suborbitalia отсутствуют, так же как postnasalia; вместо них — мозаика мелких пластинок. Каналы боковой линии проходят между костями и эндокранием, открываясь порами на внешней поверхности костей. Эндокраний по-

верхностно окостеневший, платибазальный, с длинным затылочным отделом, задняя часть которого сужена. Мозг близок по строению к мозгу примитивных акул. Кости панциря туберкулированы. Девон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО MACROPETAЛIСНТНУИДАЕ EASTMAN, 1898

(*Acanthaspidae* Woodward, 1891;
Polyaspidae Heintz, 1929)

Средней и крупной величины рыбы с сильно дорзо-вентрально уплощенным телом. Хвост покрыт продольными рядами поперечно вытянутых ромбических чешуй (у более древних форм?). Девон.

Lunaspis Broili, 1929. Тип рода — *L. heroldi* Broili, 1929; н. девон (зиген) Рейнской обл. Кости покрыты очень мелкими бугорками, сливающимися в тонкие концентрические гребешки. Поры каналов боковой линии крупные, в один ряд. Надглазничные каналы не доходят до задней ямочной линии. Rostrale и pineale не слиты друг с другом, а разделены выступами праеорбиталиа. Пинеальное отверстие немного сзади уровня переднего края орбиты. Marginale не касается орбиты. Головно-туловищный шарнир неизвестен. Позади medio-dorsale три средних пластинки. Хвост покрыт чешуей

(рис. 62, табл. I, фиг. 6, 7). Три вида. Н. девон (зиген — эмс) Рейнской обл.

Wijdeaspis Obruchev, gen. nov. Тип рода — *Acanthaspis arctica* Heintz, 1929 (= *Lunaspis*, Heintz, 1937); ср. девон, эйфель (свита грей-хук) Шпицбергена. Бугорки больше сохраняют свою индивидуальность, чем у *Lunaspis*. Поры каналов боковой линии в один ряд, кроме задней

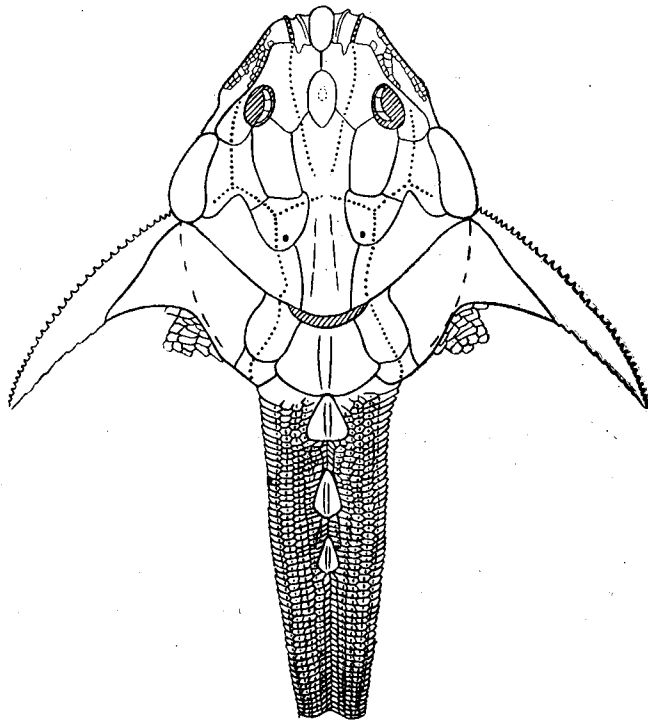


Рис. 62. *Lunaspis broilii* Gross, реконструкция сверху, $\times 0,5$; н. девон (зиген — эмс), Рейнская обл. (Gross, 1961)

ямочной линии, где их два ряда. Надглазничные каналы доходят до последней. Rostrale и pineale слиты в одну кость, разделяя праеорбиталия; пинеальное отверстие на уровне середины длины орбиты. Marginale не касается орбиты. На задних рапанучалиа есть processus obstans головно-туловищного шарнира (табл. I, фиг. 1, 2, 4, 5). Один вид? Ср. девон (эйфель) Северной Земли, Таймыра, Сибирской платформы, Шпицбергена.

Notopetalichthys Woodward, 1941. Тип рода — *N. hillsi* Woodw., 1941; ср. девон Нового Южного Уэльса. Отдельные бугорки заметны. Надглазничный канал не доходит до задней ямочной линии. Rostrale и pineale и соединение праеорбиталиа как у *Lunaspis*, пинеальное отверстие впереди уровня переднего края орбиты. Marginale не касается орбиты, но есть особая

маленькая кость между ним, centrale laterale и postorbitale. Один вид.

Ellopetalichthys Örvig, 1957. Тип рода — *Macropetalichthys scheii* Kiaer, 1915; ср. девон

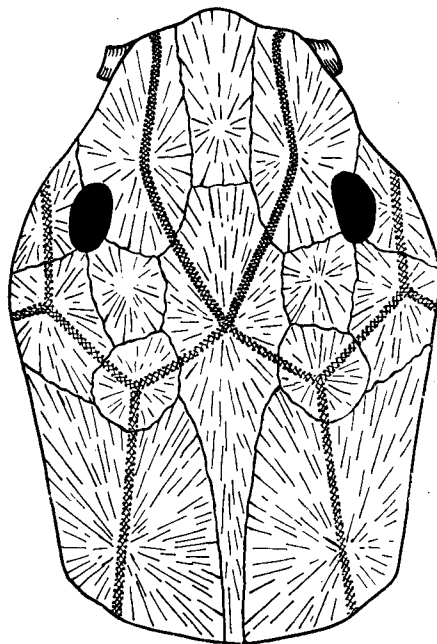


Рис. 63. *Macropetalichthys rapheidolabis* Norwood et Owen, крыша черепа, $\times 0,3$; ср. девон, США (Stensiö, 1925)

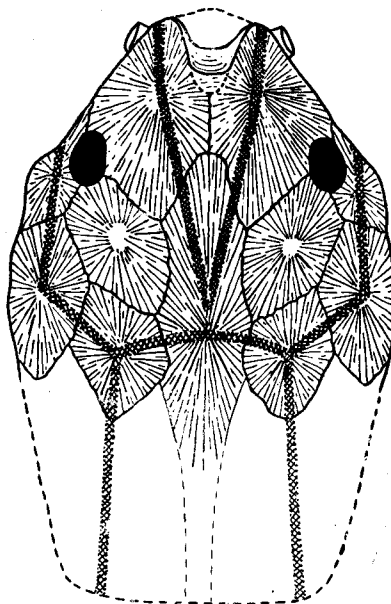


Рис. 64. *Epipetalichthys wildungensis* Stensiö, крыша черепа, $\times 0,45$; в. девон (в. фран), Вильдунген (Stensiö, 1925)

(живет?) Земли Элсмира. Мелкие формы. Крупные орбиты, как у *Notopetalichthys*. Надглазничные каналы соединяются с задней ямочной линией. Бугорки частью отдельные. Поры каналов в один ряд. Один вид.

Macropetalichthys Norwood et Owen, 1846 (*Physichthys* Meyer, 1855; *Agassizichthys* Newberry, 1857; *Acanthaspis* Newberry, 1875; *Heintzaspis* Strand, 1932; *Ohiodorulites* Whitley, 1933). Тип рода — *M. rhapsoidolabis* N. et Ow., 1846; ср. девон Индианы, США. Крупные формы. Расположенные рядами отдельные бугорки. Надглазничный канал сливается с задней ямочной линией. Rostrale и pineale слиты, разделяют праеорбиталия, пинеальное отверстие впе-

реди переднего края орбиты. Marginale граничит с орбитой. Орбиты небольшие (рис. 5, 6, 63). Три вида. Ср. девон (живет) США, Канады, 3. Германии.

Epipetalichthys Stensiö, 1925. Тип рода — *E. wildungensis* St., 1925; в. девон (в. фран) Вильдунгена, 3. Германия. Крупные формы. Бугорки образуют концентрические ряды. Надглазничный канал не доходит до задней ямочной линии. Rostrale и pineale, видимо, слиты, праеорбиталия соединяются позади pineale, пинеальное отверстие, вероятно, далеко впереди орбит. Marginale не граничит с орбитой. Орбиты небольшие (рис. 64). Два вида. Ср. — в. девон (живет — фран) Рейнской обл.

ОТРЯД РТУСТОДОНТИДА

Туловищный панцирь сильно укорочен, имеются только передние кости (medio-dorsale, anterior dorso-laterale, anterior laterale, spinale, interlaterale + anterior ventro-laterale, anterior medio-ventrale). Spinale хорошо развито, у некоторых крупный спинной шип. Орбиты впереди открыты, щечных костей, по-видимому, нет. В верхней челюсти только одна пара костей (posterior supragnathalia?), нижняя челюстная кость очень укорочена. На краях челюстных костей перетирающие пластинки — триторы, состоящие из трубчатого дентина. Строение челюстей конвергентно сходно со строением челюстей химер. В ископаемом состоянии встречаются, как правило, только челюстные кости или окатанные триторы, деление которых на роды и виды носит еще искусственный характер. Ср. и в. девон. Одно семейство.

chodus. Имеются окостенения невральных и гемальных дуг, радиалий второго спинного плавника и базальных пластинок первого спинного и брюшных (рис. 66, 67). Два вида. Ср. девон Шотландии.

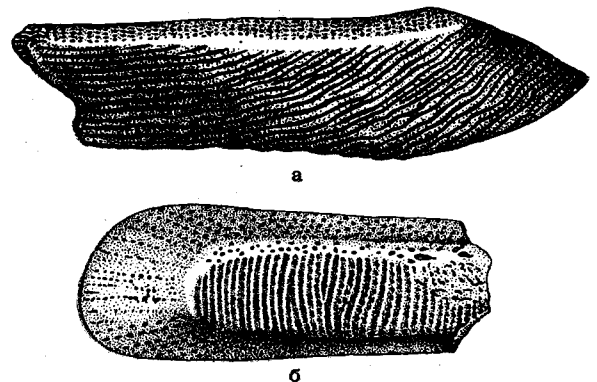


Рис. 65. *Ptyctodus obliquus* Pander, зубная пластинка а — сбоку; б — сверху, увел.; в. девон (Pander, 1858)

СЕМЕЙСТВО РТУСТОДОНТИДАЕ WOODWARD, 1891

Ср. — в. девон.

Ptyctodus Pander, 1858 (*Aulacosteus* Eichwald, 1846; *Rinodus* Newberry et Worthen, 1866). Тип рода — *P. obliquus* Pand., 1858; в. девон (фран) Прибалтики. Пульпарные каналы триторов расположены поперечными рядами под косым углом к трупной поверхности. Триторы удлиненные, плоские (рис. 65). Несколько видов. Морские отложения в. девона Русской платформы, Тимана, Алтая; ср. и в. девона Польши, Германии, Бельгии, Англии, США.

Rhynchodopsis Watson, 1934. Тип рода — *R. threiplandi* Wats., 1934; ср. девон Шотландии. Большой спинной шип. Кости с радиальной ямчатой скульптурой. Челюсти как у *Rhyn-*

Rhynchodus Newberry, 1873 (*Rhynchodus* Jaekel, 1903; *Rhynchodontus* Jaekel, 1906; *Rhynchodontus* Jaekel, 1919; *Rhynchognathus* Jaekel, 1929; *Ringinia* Whitley, 1950). Тип рода — *R. secans* Newb., 1873; ср. девон Огайо, США. Триторы скошенные, на верхней челюсти внутри, на нижней — наружу; они узкие, край челюсти режущий. Кости плечевого пояса, как у *Rhynchodopsis*, но medio-dorsale и спинной шип не найдены (табл. I, фиг. 8). Несколько видов. Ср. — в. девон Русской платформы, Польши, Германии, США.

Paraptyctolus Carter, 1942. Тип рода — *P. reimanni* Carter, 1942; ср. девон (онондага) Нью-Йорка, США.

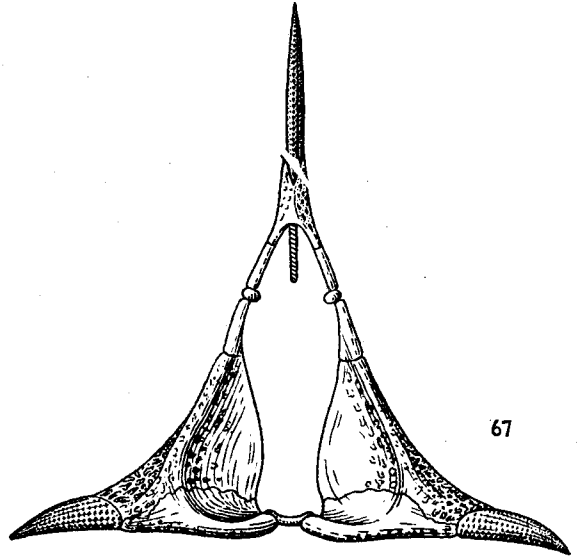
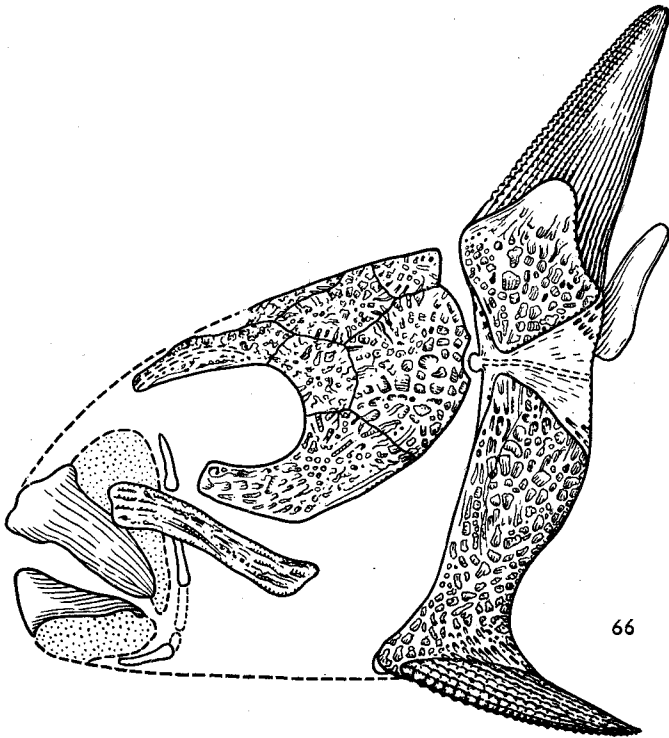


Рис. 66, 67. *Rhamphodopsis trispinatus* Watson
66 — реконструкция панциря сбоку, $\times 1,8$; 67 — туловищный панцирь спереди, $\times 2$; ср. девон, Шотландия (Watson, 1938)

Palaeomylus Woodward, 1891 (? *Acantholepis* Newberry, 1875, nom. praecoc.; *Eczematolepis* Miller, 1892; *Phlyctaenacanthus* Eastman, 1898). Тип рода — *Rhynchodus frangens* Newberry, 1873; ср. девон Огайо, США. Крупные полукруглые челюстные пластинки с тремя отдельными триторами. Четыре вида. Ср. девон США.

Ctenurella Ö-Örvg, 1960. Тип рода — *C. gladbachensis* Ö-Örvg, 1960; в девон (н. фран) Рейнской обл. Centro-praeorbitalia соединяются друг с другом только позади pineale. Nuchale удлиненное. На paragnuchale processus obstans. На marginale fovea glenoidalis. Нет ни дорзального шипа, ни spinale. Anterior dorso-laterale невысокое. Зубные пластинки режущего типа. Есть пара ростральных отростков. Второй спин-

ной плавник на хвосте, длинный, с рядом gaudialia и двумя колючками впереди. Хвост бичевидный (рис. 68). Один вид.

Chelyophorus Agassiz, 1845. Тип рода — *C. verneuli* Ag., 1845; в девон (в. фамен) окр. Орла. Небольшие рыбы, до 10 см длиной. Кости с радиально бороздчатой скульптурой. Medio-dorsale высокое, с небольшим килем, на заднем конце неглубоко расщепленное (спинной шип?). Anterior dorso-laterale очень короткое, высокое, на сочленовном отростке спереди углубление. Большое pineальное отверстие. Centro-praeorbitalia соединяются впереди и позади pineale. Хорошо развитые борозды чувствительных каналов. Затылочные мышелки под прямым углом друг к другу. Окостеневшие невральные дуги с длинными остистыми отростками, длинные ге-

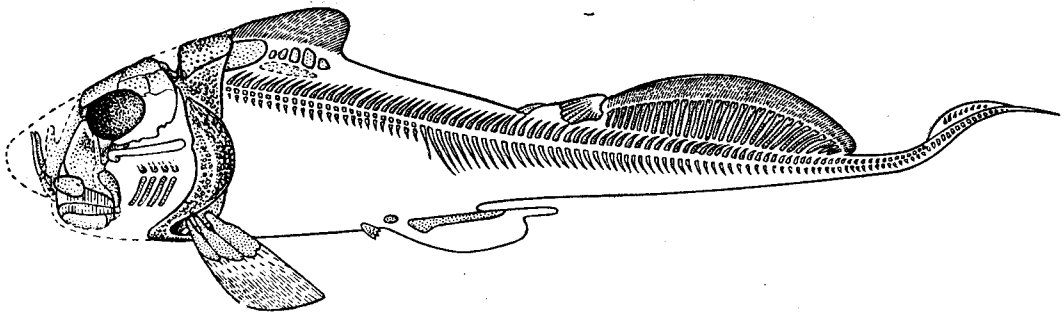


Рис. 68. *Ctenurella gladbachensis* Örvg, реконструкция, $\times 1$; н. фран, Рейнская обл. (Örvg, 1960, 1962)

мальные отростки (табл. III, фиг. 4, 5). Два вида. В. девон Русской платформы и Тимана.

?*Goniosteus* Gross, 1933. Тип рода — *G. gerolsteinensis* Gr., 1933; ср. девон (живет) Рейнской обл. Маленькое короткое medio-dorsale с расщепленным внутренним килем, немного выдающимся сзади (как у *Chelyophorus*). Орна-

мент из тесно посаженных бугорков. Один вид.

? *Gamphacanthus* Miller, 1892. Тип рода — *Heteracanthus politus* Newberry, 1889 (nom. gen. praeocc.); ср. девон (живет) Висконсина, США. Возможно, что эти «ихтиодорулиты» являются дорзальными шипами птиктодонтов. Два вида. Ср. девон (живет) США.

ОТРЯД PHYLLOLEPIDIDA

Туловищный панцирь умеренной длины, отсутствуют posterior dorso-laterale и posterior laterale. Anterior dorso-laterale почти полностью закрыто соседними костями, кроме борозды боковой линии, от которой отходит дорзальная ветвь на medio-dorsale, лишенное кияля. Spinale длинное, но с очень короткой свободной частью. Грудные плавники выходили, вероятно, свободно позади anterior laterale и anterior ventro-laterale. Расположение костей в крыше черепа очень своеобразно. Орбиты, по-видимому, на дорзальной стороне вне покрытой костями области. Последняя занята одной крупной костью, centro-nuchale, и пятью парами мелких вокруг нее, которые, по-видимому, могут быть, спереди назад, сопоставлены с praeorbitalia, suborbitalia, postorbitalia, marginalia и paranuchalia. Шарнир между paranuchale и anterior dorso-laterale неизвестен. Каналы боковой линии в бороздах на поверхности костей. Эндокраний не окостеневал. Орнамент костей из параллельных, частью концентрических, частью поперечных, гладких валиков; на наружном крае spinale поперечные валики образуют подобие зазубренности. В. девон (фамен). Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО PHYLLOLEPIDIDAE WOODWARD, 1891

Рыбы средних и крупных размеров с сильно дорзо-вентрально уплощенным телом. Передняя и боковые части головы лишены панциря. В. девон (фамен).

Phyllolepis Agassiz, 1844 (*Pentagonolepis* Lohest, 1888). Тип рода — *P. concentrica* Ag., 1844; в. девон (фамен) Шотландии. Остатки этого рода легко отличимы в виде обломков по характерной скульптуре (рис. 69, 70; табл. IV, фиг. 4). Несколько видов. В. девон (ср. фамен) Прибалтики, С. Тимана, Бельгии, Шотландии, В. Гренландии, США, Австралии.

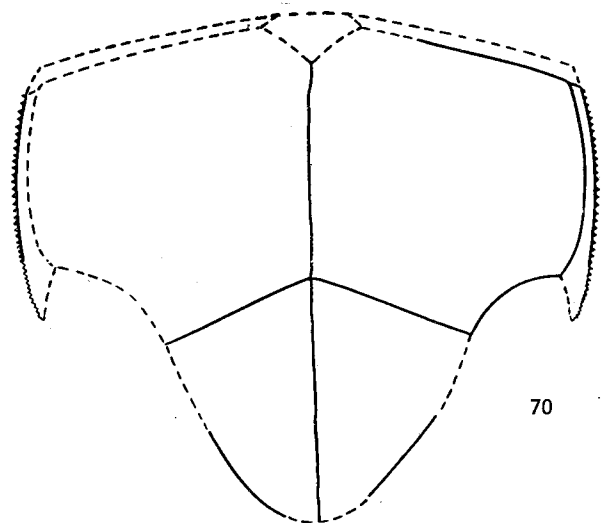
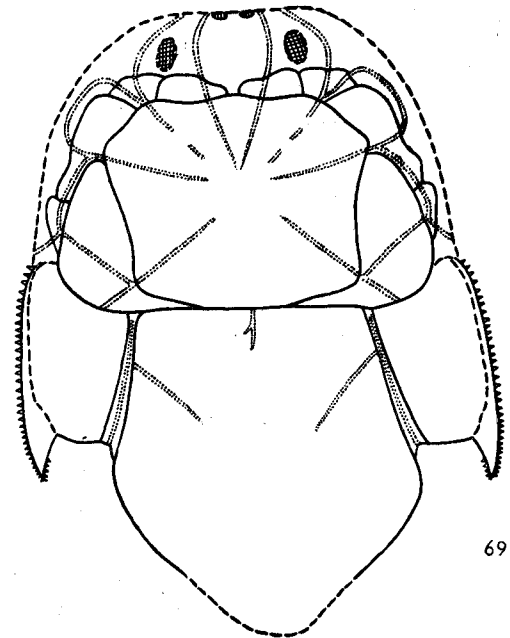


Рис. 69, 70. *Phyllolepis orvini* Heintz

69 — головной и спинной панцирь, $\times 0,3$; 70 — брюшной панцирь, $\times 0,25$; в. девон (фамен), В. Гренландия (Stensio, 1936)

ARTHRODIRA? INCERTAE SEDIS

Hybosteus Gross, 1933 (*Grossosteus* White et Moy-Thomas, 1940). Тип рода — *Coelosteus mirabilis* Gr., 1930, пом. геп. праеосс.; ср. девон (в. живет, абавские слои) Латвии. Костные спиалиа?, несущие сходящиеся к кончику ряды удлиненных дентиновых бугорков, иногда сливающихся в гребешки. Латеральный край вогнутый. Внутренняя полость почти на всем протяжении открыта, так что свободная часть короткая (табл. I, фиг. 9). Один вид.

Sentacanthus Kulczycki, 1957. Тип рода — *S. zelichowskiae* Kulcz., 1957; в. девон (н. фамен)

Свентокшиских гор, Польша. Парные костные шипы? более 12 см длиной, с узким продольным каналом, несущие несимметричный ряд редких крупных дентиновых зубцов. Один вид.

Alienacanthus Kulczycki, 1957. Тип рода — *A. malkowskii* Kulcz., 1957; в. девон (в. фамен) Свентокшиских гор, Польша. Парные (круглые в сечении) и непарные (уплощенные) костные шипы? более 32 см длиной, с узким продольным каналом, несущие крупные бугорки вдоль одного, слегка выпуклого края. Один вид.

ПОДКЛАСС ANTIARCHI (PTERICHTHYES)

В головно-туловищном сочленении панциря сочленовная головка находится на paranuchale, а ямка — на anterior dorso-laterale. Глаза сближены на спинной стороне в общей орбите; между ними pineale с пинеальным отверстием или с пинеальной ямкой внутри и rostrale, разделяющее наружные носовые отверстия. Кольцо склеротики из трех сегментов. План строения

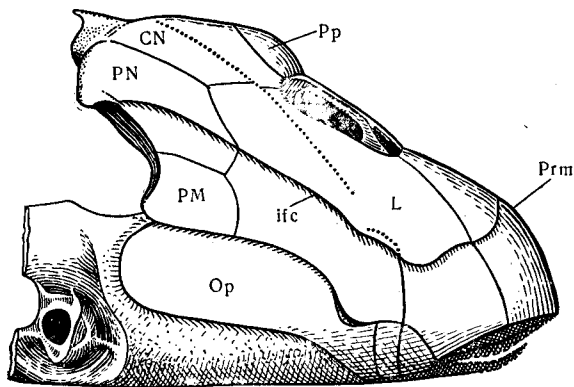


Рис. 71. *Bothriolepis canadensis* (Whiteaves), голова, $\times 1,7$
 CN — centronuchale; L — laterale; Op — operculare; PN — paranuchale; PM — postmarginale; Prm — praemediale; Pp — postpineale; ifc — подглазничный канал; в. девон (н. фран), Канада (Stensi3, 1948)

крыши черепа значительно отличается от артродирного: имеются непарные срединные праемедиальные, postpineale, centronuchale и парные боковые lateralia, paranuchalia (включающие эквиваленты marginalia) и postmarginalia. С крышей черепа подвижно соединены щечные кости, праелатерале и operculare, образующие жаберную крышку (рис. 71). Челюсти представлены двумя парами тонких пластинок (рис. 73).

Экзоскелетный плечевой пояс отличается от панциря артродир наличием двух medio-dorsalia, переднего и заднего, и отсутствием anterior

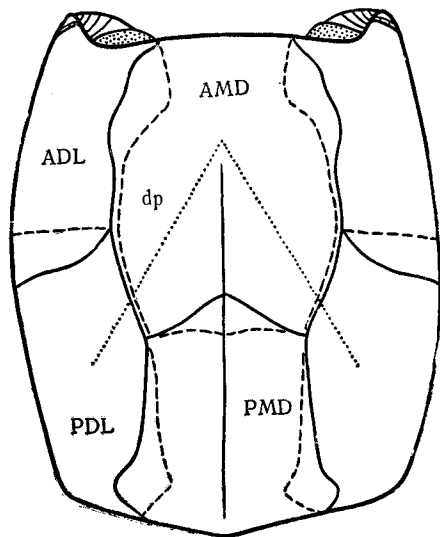


Рис. 72. *Grossilepis tuberculata* (Gross), спинной панцирь, $\times 1$

ADL — anterior dorso-laterale; AMD — anterior medio-dorsale; PDL — posterior dorso-laterale; PMD — posterior medio-dorsale; dp — дорзальная ямочная линия; в. девон (н. фран), Латвия (Gross, 1941)

laterale, interlaterale и spinale (рис. 72). На переднем крае вентрального щита находится парное или непарное semilunare, возможно, гомологичное anterior medio-ventrale и interlateralia артродир (рис. 74). Posterior dorso-laterale и posterior laterale обычно срастаются в одну кость — mixilaterale. Грудные плавники типа

arthropterygium — длинные веслообразные придатки, покрытые панцирем, состоящим из четырех продольных рядов костей — дорзального и вентрального средних и латерального и медиального краевых. Посредством сложного

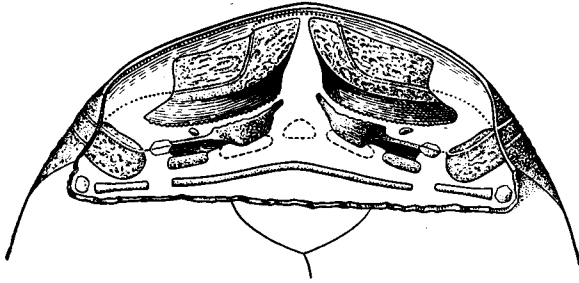


Рис. 73. *Bothriolepis canadensis* (Whiteaves), ротовые пластинки, в. девон (н. фран), Канада (Stensiö, 1948)

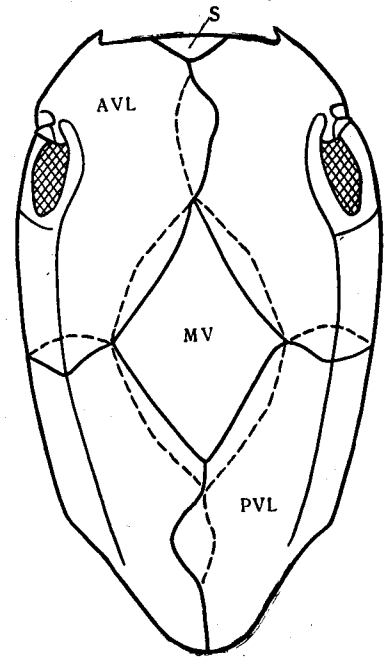


Рис. 74. *Grossilepis tuberculata* (Gross), вентральный панцирь, $\times 1$

AVL — anterior ventro-laterale; MV — medio-ventrale; PVL — posterior ventro-laterale; S — semilunare; в. девон (н. фран), Латвия (Gross, 1941)

сочленения они прикреплены к передней части anterior ventro-laterale; внутри плавников эндоскелетная хрящевая ось. Один или два спинных плавника. Хвост гетероцеркный. Ср. девон.

ОТРЯД ASTEROLEPIDIDA

Грудные плавники разделены на проксимальный и дистальный отделы, подвижно сочлененные друг с другом, пластинки на них удлиненные. Posterior dorso-laterale и posterior laterale сливаются в одну кость — mixilaterale. Ср. — в. девон. Пять семейств: Pterichthyidae, Asterolepididae, Bothriolepididae, Lepadolepididae, Sinolepididae.

СЕМЕЙСТВО PTERICHTHYIDAE COPE, 1885

(*Pterichthyodidae* Stensiö, 1948)

Мелкие рыбы со сравнительно коротким и высоким туловищем и коротким сильно гетеро-

церкным хвостом. Спинной плавник один, задняя часть тела может быть покрыта чешуями, а спина, передний край спинного плавника и верхняя лопасть хвоста — коньковыми чешуями (жучками). Грудные плавники короткие, не достигают заднего края панциря, проксимальный и дистальный сегменты их одинаковой длины и почти одинаковой ширины. Mixilategale налегает на задне-латеральный край anterior medio-dorsale полностью (как у *Bothriolepis*) или только в задней половине (как у *Remigolepis*). На anterior medio-dorsale может быть передняя ямочная линия. На голове нет борозды косо́й ямочной линии. Ср. девон.

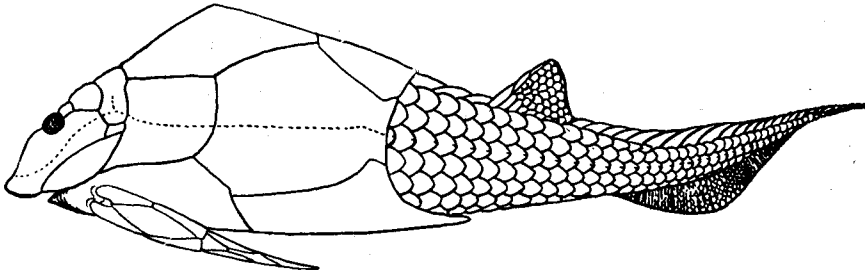


Рис. 75. *Pterichthys milleri* Agassiz, реконструкция, $\times 1$; ср. девон, Шотландия (Watson, 1935)

Pterichthys Agassiz, 1840 (*Pterichthyodes* Bleeker, 1859; *Millerichthys* Miller, 1892). Тип рода — *P. milleri* Ag., 1841; ср. девон (оркадиан)

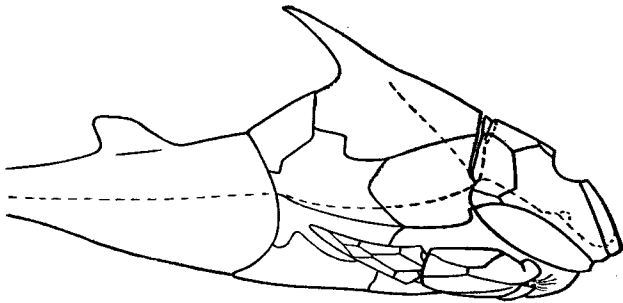


Рис. 76. *Byssacanthus dilatatus* (Eichwald), реконструкция, $\times 1,7$; ср. девон, Прибалтика (Каратаютте-Талимаа, 1960)

подразделено на две кости. Орбиты и жаберные крышки сравнительно небольшие. Хвост покрыт чешуей (рис. 75). Два вида. Ср. девон Шотландии.

Byssacanthus Agassiz, 1845. Тип рода — *Onchus dilatatus* Eichwald, 1844 (= *B. crenulatus* Ag., 1845); ср. девон (наровские слои) окр. Ленинграда. Туловище более высокое, чем у *Pterichthys*. Брюхо плоское. На anterior medio-dorsale длинный шип. Mixilaterale налегает на задне-латеральный край anterior medio-dorsale только в задней половине, может быть подразделено на две почти самостоятельные кости. Орбиты и жаберные крышки крупные. Semilunare и чешуя неизвестны (рис. 76; табл. VI, фиг. 3, 7). Один или несколько видов. Ср. девон Прибалтики, Подмосковной синеклизы, Донбасса.

Gerdalepis Hoffman, 1916. Тип рода — *Pterichthys rhenanus* Beyrich, 1877; ср. девон (стрингоцефаловые слои) Рейнской обл. Очень высокое туловище, верхняя часть которого отделена внутренней перегородкой в особую камеру. Брюхо выпуклое. Непарное semilunare. Mixilaterale налегает на задне-латеральный край anterior medio-dorsale полностью, на его внутренней стороне всегда виден шов между posterior dorso-laterale и posterior laterale. Орбиты большие, жаберные крышки короткие (рис. 77). Один вид.

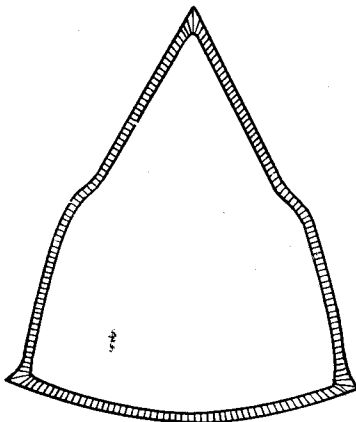
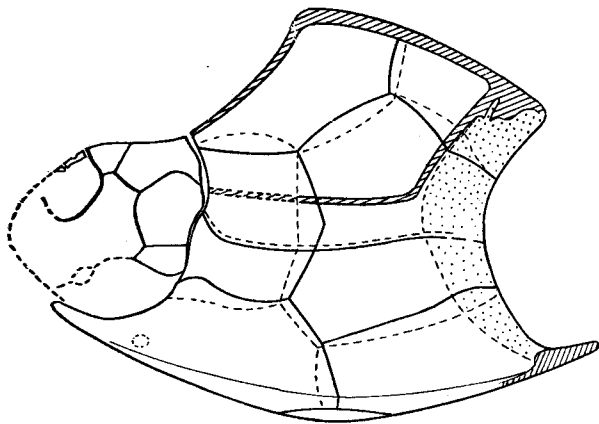


Рис. 77. *Gerdalepis rhenana* (Beyrich), панцирь слева и в разрезе; ср. девон (живет), Рейнская обл. (Gross, 1941)

Шотландии. Туловище умеренно высокое, брюхо плоское. Парное semilunare в брюшном панцире. Mixilaterale налегает на задне-латеральный край anterior medio-dorsale полностью, не

СЕМЕЙСТВО ASTEROLEPIDIDAE TRAQUAIR, 1888

Средней величины рыбы со сравнительно плоским и длинным туловищем. Хвост неизвестен. Грудные плавники не достигают заднего конца панциря, но длиннее, чем у *Pterichthyidae*, проксимальный сегмент длиннее и шире дистального. Anterior medio-dorsale налегает на задне-латеральный край на mixilaterale. Нет борозд боковой линии на спине и косой ямочной линии на голове. Ср. девон — низы верхнего.

Asterolepis Eichwald, 1840 (*Chelonichthys* Agassiz, 1844; ? *Odontacanthus* Agassiz, 1845; *Asteroplax* Woodward, 1891; ? *Cypholepis* Gross, 1931). Тип рода — *A. ornata* Eichw. 1840; в девон (гауйские слои) Латвии. Передний конец anterior medio-dorsale сильно сужен. Semilunare парное (гомолог interlaterale). *Cypholepis*, у которого anterior dorso-laterale частью перекрывает anterior medio-dorsale, и имеется спинная косая борозда боковой линии, вероятно, представляет aberrantные особи *Asterolepis* (рис. 78; табл. VI, фиг. 1, 5, 8). Много видов. Ср. (живет) — в. (н. фран) девон Прибалтики, Тимана, Шотландии, Шпицбергена, В. Гренландии.

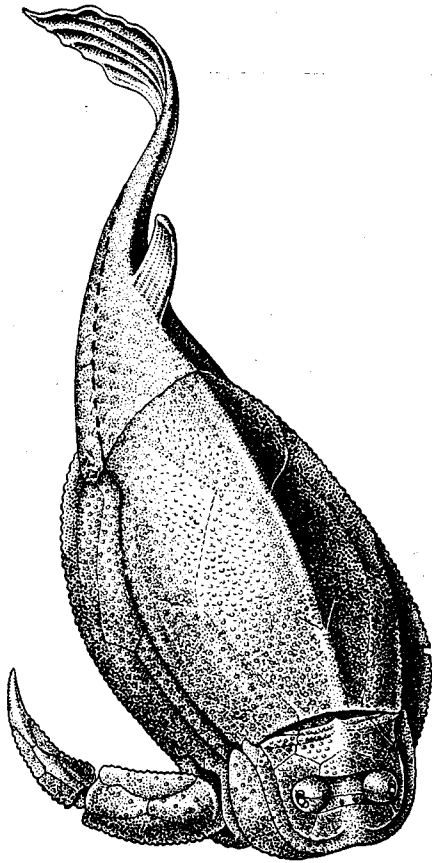


Рис. 78. *Asterolepis ornata* (Eichwald), реконструкция, $\times 0,75$; в. девон (гауйские слои), Латвия (рис. В. Каратаюте-Талима)

СЕМЕЙСТВО BOTHRIOLEPIDIDAE COPE, 1886

От мелких до крупных размеров рыбы с не очень длинным уплощенным туловищным панцирем и длинным слабо гетероцеркным хвостом. Спинных плавников два. Чешуйный покров сильно редуцирован, коньковых чешуй нет. Грудные плавники длинные, заходят дальше заднего края панциря, дистальный сегмент много уже и короче проксимального. На голове одна или две косых ямочных линии, переходящих с *centropuchale* на *laterale*. На спине косая туловищная боковая линия (рис. 79, 80). В. девон.

Bothriolepis Eichwald, 1840 (*Pamphractus*, *Glyptosteus* Agassiz, 1844; *Placothorax*, *Homothorax* Agassiz, 1845; *Stenacanthus* Leidy, 1856; *Macrobrachium* Hoffmann, 1916; *Phoebammon* Whitley, 1951). Тип рода — *B. ornata* Eichw., 1840; в. девон (фамен) Ленинградской обл. Рыбы самых различных размеров. *Anterior medio-dorsale* сужается от боковых углов к переднему

и заднему концу. На его задне-боковой край налегает *mixilaterale*. *Posterior medio-dorsale* сильно сужается к переднему концу. Спинная пластинка у *mixilaterale* шире, чем у *anterior dorso-laterale*. Орнамент более или менее грубый, у молодых мелко-ячеистый, у взрослых ячеистый или разбитый на валики и бугорки, часто расположенные концентрически или радиально (рис. 71, 73, 79, 80; табл. VI, фиг. 2, 6). Около 30 видов. В. девон Евразии, Британии, В. Гренландии, С. Америки, Австралии, Антарктики.

Grossilepis Stensiö, 1948. Тип рода — *Bothriolepis tuberculata* Gross, 1941; в. девон (н. фран) Прибалтики. Небольшие рыбы. *Anterior medio-dorsale* почти одинаковой ширины по всей длине и налегает на *mixilaterale*. Бокового угла или совсем нет, или он слабо развит. *Posterior medio-dorsale* почти не сужается к переднему концу. Спинная пластинка у *mixilaterale* такой же ширины, как у *anterior dorso-laterale*. Орнамент мелко бугорчатый (рис. 72, 74; табл. VI, фиг. 4). Один вид? В. девон (фран) Прибалтики и Ю.-Минусинской котловины.

? *Microbrachius* Traquair, 1888. Тип рода — *M. dickii* Traquair, 1888; ср. девон (оркадский ярус) Шотландии. Грудные плавники короткие, дистальный и проксимальный сегменты их одинаковой длины и ширины. Один вид.

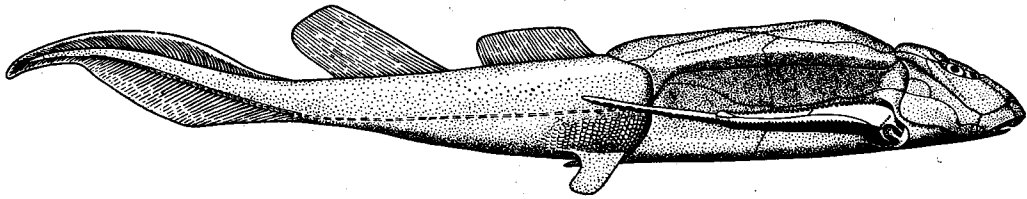
СЕМЕЙСТВО LEPADOLEPIDIDAE BERG, 1955

(*nom transl. ex Lepadolepinae* Berg, 1955)
(*Ceraspidae* Woodward, 1891;
Grossaspidae Stensiö, 1959)

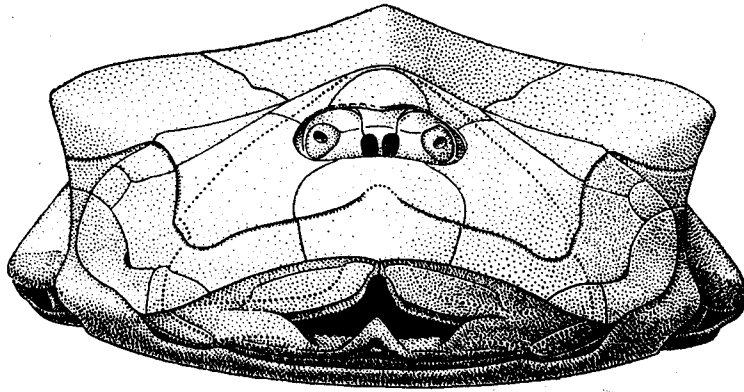
На *anterior medio-dorsale* гребень. Туловище высокое, короткое. На внутренней стороне *anterior medio-dorsale* и *anterior dorso-laterale* конической формы полости, ограниченные спереди вертикальной перегородкой. Губчатая ткань местами очень толстая. Ср. — в. девон.

Grossaspis White et Moy-Thomas, 1940. Тип рода — *Ceraspis carinata* Schlüter, 1888 (ном. ген. праеосс.); в. девон (живет) Рейнской обл. На *anterior medio-dorsale* высокий уплощенный с боков гребень, продолжающийся на *posterior dorso-laterale*. Голова расположена почти вертикально. Орнамент из тонких извилистых валиков, образующих иногда неправильную сеть. Нет ямочной линии на спине (рис. 81). Один вид.

Lepadolepis White et Moy-Thomas, 1940. Тип рода — *Ceratolepis stensioi* Gross, 1933 (ном. ген. праеосс.); в. девон (в. фран) Вильдунгена, З. Германия. На *anterior medio-dorsale* низкий гребень. Орнамент тонкосетчатый, с маленькими плоскими ямками. Есть ямочная линия на спине. Один вид.



79



80

Рис. 79, 80. *Bothriolepis canadensis* (Whiteaves)

79 — реконструкция, $\times 0,1$; 80 — реконструкция спереди $\times 1,7$; в. девон (н. фран), Канада (Stensiö, 1948)

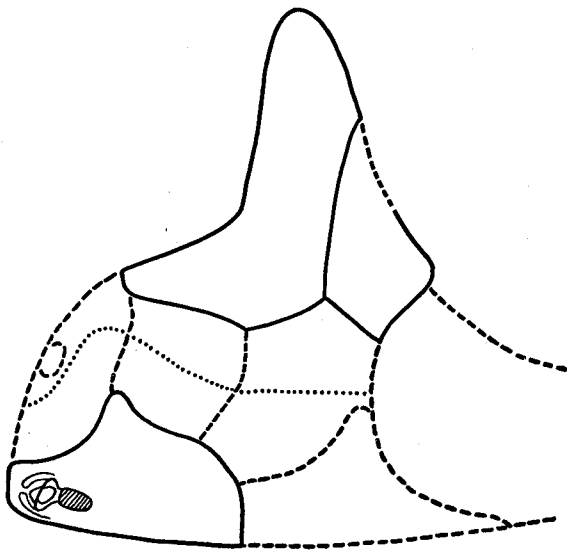


Рис. 81. *Grossaspis carinata* (Schlüter), панцирь слева ср. девон (живет), Рейнская обл. (Gross, 1937)

СЕМЕЙСТВО SINOLEPIDIDAE
LIU ET P'AN, 1958

Некрупные рыбы с уплощенным туловищем. Грудные плавники длинные, заходят за задний край панциря, их дистальный сегмент уже и

короче проксимального. Anterior medio-dorsale налегает на posterior dorso-laterale очень коротким швом. Борозды боковой линии на centropuchale не выражены. Голова почти равна по длине туловищному панцирю. Преорбитальная длина вдвое меньше посторбитальной. В. девон.

Sinolepis Liu et P'an, 1958. Тип рода — *S. macrocephala* Liu et P'an, 1958; в. девон (свита удун) Китая. Anterior и posterior medio-dorsale одинаковой ширины по всей их длине. Anterior medio-dorsale одинаковой длины с anterior dorso-lateralia и соприкасается с posterior dorso-laterale очень коротким швом. Postpineale и centropuchale необыкновенно длинные, боковые пластинки налегают на них чешуйчатыми швами. На praemediale перед орбитой треугольное углубление. Бугорки на голове сливаются в радиальные гребешки. Один вид.

INCERTAE FAMILIAE

Taeniolepis Gross, 1933. Тип рода — *T. speciosa* Gross, 1933 (nom. gen. praecoc.); в. девон (в. фран) Латвии. Описан по одному образцу, состоящему из centropuchale такой же формы, как у *Asterolepis*, и сужающегося вперед postpineale. Орнамент из гладких прямых радиальных валиков, борозды боковой линии незаметны (табл. VI, фиг. 9).

ОТРЯД REMIGOLEPIDIDA

Грудные плавники не разделены на проксимальный и дистальный отделы, пластинки на них ромбовидные. Posterior dorso-laterale и posterior laterale — отдельные кости. В. девон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО REMIGOLEPIDIDAE STENSIÖ, 1931

Posterior dorso-laterale перекрывает anterior medio-dorsale только в задней половине задне-латерального края последнего. Грудные плавники не достигают заднего края панциря, дистальная часть такая же широкая, как проксимальная. В. девон (фамен).

Remigolepis Stensiö, 1931. Тип рода — *Asterolepis incisa* Woodward, 1900; в. девон (в. фамен) Гренландии. Туловищный панцирь и anterior medio-dorsale длинные, как у *Asterolepis*. Anterior medio-dorsale очень сужается к переднему концу. Голова короткая, орбита широкая. Есть косая туловищная боковая линия на спине. На голове нет косой ямочной линии (рис. 82). Пять видов. В. девон (в. фамен) Гренландии.

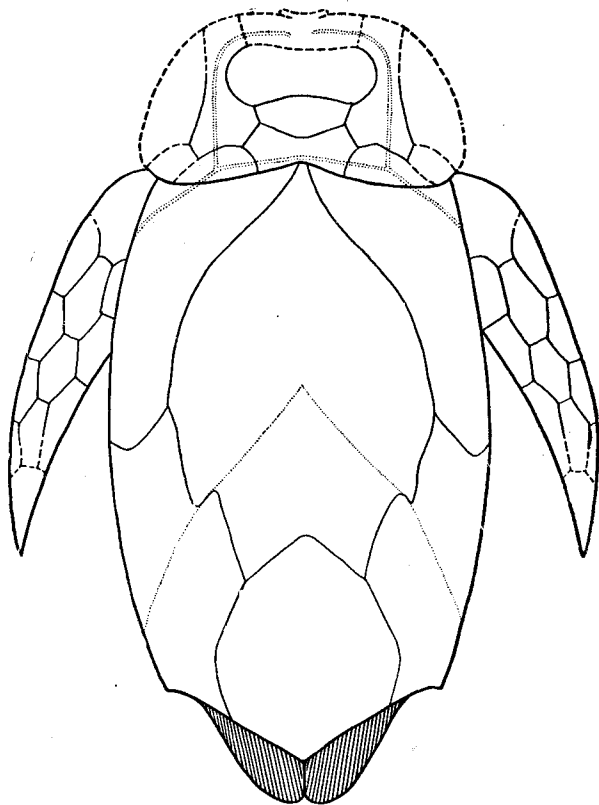


Рис. 82. *Remigolepis acuta* Stensiö, панцирь сверху, $\times 0,5$;
в. девон (в. фамен), В. Гренландия (Stensiö, 1931)

ЛИТЕРАТУРА

1. Rhenanida

Берг Л. С. 1935. Скатообразная рыба из нижнего девона. Природа, № 3, стр. 82. Быстров А. П. 1956а. *Kolymaspis sibirica* g. n., s. n.—новый представитель нижнедевонских бесчелюстных позвоночных. Вестн. Ленингр. ун-та, № 18, стр. 5—13.—1956б. *Kolymaspis sibirica* gen. nov. sp. nov. Докл. АН СССР, т. 110, № 2, стр. 277—279.

Broili F. 1930. Über *Gemündina sütrzi* Traquair. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Abt. (N. F.), Bd. 6, S. 1—24.—1933a. Weitere Fischreste aus den Hunsrückschiefern. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Abt., S. 269—313.—1933b. Ein Macropetalichthyide aus den Hunsrückschiefern. Ibid., S. 417—437.

Brotzen F. 1934. Die silurischen und devonischen Fischvorkommen in Westpodolien. II. Palaeobiologica, Bd. 6, N 1, S. 111—130.

Gross W. 1958. Über die älteste Arthrodiren-Gattung. Notizbl. Hessisch. Landesamt. Bodenforsch., Bd. 86, S. 7—30.—1959. Arthrodiren aus dem Obersilur der Prager Mulde. Palaeontographica, Bd. 113, N 1—3, S. 1—35.—1962. Neuuntersuchung der Stensiöellida (Arthrodira, Unterdevon). Notizbl. Hessisch. Landesamt. Bodenforsch., Bd. 90, S. 48—86.

Heintz A. 1932. Über einige Fischreste aus dem Hunsrück-Schiefer. Zbl. Mineral. Geol. Paläontol., B. N 11, S. 572—580.

Jaekel O. 1921. Palaeontologische Berichte. II. Schädelprobleme. Paläontol. Z., Bd. 3, S. 217—221.

Koenen A. 1895. Ueber einige Fischreste des norddeutschen und böhmischen Devons. Abhandl. Ges. Wiss. Göttingen, Bd. 40, S. 1—37.

Newberry J. S. 1875. The structure and relations of *Dinichthys* with descriptions of some other new fossil fishes. Rep. Geol. Surv. Ohio, v. 2, pt. 2, p. 1—64.

Stensiö E. A. 1944. Contributions to the knowledge of the vertebrate fauna of the Silurian and Devonian of Western Podolia. II. Notes on two arthrodira from the Downtonian of Podolia. Arkiv. zool., v. 35, A, N 9, p. 2, 1—83.

Traquair R. H. 1903. The Lower Devonian fishes of Gemünden. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 40, p. 723—739.

Wells J. W. 1944. Fish remains from the Middle Devonian bone beds of the Cincinnati Arch region. Palaeontogr. Amer., v. 3, N 16, p. 1—62.

Woodward A. S. 1934. Notes on some recently discovered Palaeozoic fishes. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 13, p. 526—528.

См. также в списке общих работ по позвоночным: Broili F. u. Schlosser M., 1923; Romer A. 1933, 1945; Woodward

A. S. 1932; в списке по рыбам и бесчелюстным: Берг Л. С. 1940, 1955; Gross, 1950; Jaekel O. 1929; Moy-Thomas J. A. 1939; Newberry J. S. 1889; Stensiö E. A. 1947, Woodward A. S. 1889—1901; в списке по Holocephali: McCoy F. 1848; в списке по Petalichthyida: Stensiö E. A. 1925; в списке по Euarthrodira: Stensiö E. A. 1942, 1959; в списке по Antiarchi: Stensiö E. A. 1948; в списке по Acanthodei: Watson D. M. S. 1937.

2. Euarthrodira

Боголюбов Н. Н. 1916. О некоторых костях панциря *Heterosteus*. Геол. Вестн., т. 2, № 5—6, стр. 265—269. Быстров А. П. 1959. Микроструктура панцирных элементов артродир. Сб. «Вопросы биострат. континент. толщ», М., стр. 113—135.

Марк Э. Ю. 1953а. Новые данные о роде *Holonema* (Arthrodira). Докл. АН СССР, т. 92, № 4, стр. 823—826.—1953б. Виды *Holonema* из среднего девона Эстонской ССР. Юбил. сборн. об-ва естествоисп. АН ЭССР, Таллин, стр. 382—396.

Обручев Д. В. 1927. *Angarichthys*, новый род Arthrodira из девона р. Бахты. Изв. Геол. ком-та, т. 45, 1926, № 6, стр. 679—691.—1938. Верхнесилурийские и девонские позвоночные Урала. Материалы ЦНИГРИ, общ. сер., № 2, 1937, стр. 36—43.—1940. Девонские рыбы Сибири и Средней Азии. Докл. АН СССР, т. 27, № 8, стр. 889—892.—1952. Гигантские панцирные рыбы. Природа, № 4, стр. 122.—1961. Подкласс Arthrodira. В кн.: «Биостратигр. палеозоя Саяно-Алтайской горн. обл.», т. 2. Труды СНИИГГИМС, т. 20, стр. 561—562. Обручев О. П. 1956. Остатки *Dinichthys* (Arthrodira) из верхнего девона СССР. Докл. АН СССР, т. 108, стр. 333—336.—1959а. Два вида *Plourdosteus* (Arthrodira) из верхнедевонских отложений СССР. Палеонтол. ж., № 3, стр. 78—94.—1959б. Стратиграфическое распространение коккостейд и динихтид в девоне СССР. Изв. Выш. Уч. Завед., Геол. разв., № 8, стр. 43—47.—1962. Панцирные рыбы девона СССР (коккостейды и динихтиды). М., стр. 1—189.—1963. Новые данные по коккостейдам (панцирные рыбы) Прибалтики. Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, отд. геол., т. 38, стр. 150.

Abel O. 1927. Ein Beitrag zur Kenntniss von *Heterostius convexus* Asmuss aus dem Alten Roten Sandstein von Arukulla bei Dorpat: die Gelenkverbindung zwischen dem Schädeldach und dem Rumpfschutz. Paläontol. Z., Bd. 9, N 1—3, S. 314—319. Asmuss H. 1839. Ueber die Knochen- und Schilder-Reste im Boden Livlands. Bull. Sci. Acad. Sci. St.-Petersb., v. 6, N 134, p. 220; Neues Jahrb. Mineral., Geol., Paläontol., 1840, S. 738.—1856. Das vollkommenste Hautskelett der bisher bekannten Thierreihe.

An fossilen Fischen des Alten Roten Sandsteins aufgefunden und aus ihren Resten erläutert. Abhandl. Erlangung Magisterwürde, Dorpat, S. 1—39.

Branson E. B. 1908. Notes on *Dinichthys terrelli* Newberry, with a restoration. Ohio Naturalist, v. 8, N 8, p. 363—369.—1911. Notes on the Ohio shales and their faunas. Bull. Univ. Missouri, v. 12 (sci. ser. v. 2), p. 23—32. Bryant W. L. 1929a. Fossil fishes from the Hamilton shales of New York. Bull. N. Y. State Mus., N 281, p. 3—40.—1929b. A new *Coccoosteus* from the Portage shales of western New York. Ibid., p. 41—46.—1931. Supplementary note on *Coccoosteus angustus*. Ibid., N 286, p. 153.—1932. Lower Devonian fishes of Bear Tooth Butte, Wyoming. Proc. Amer. Philos. Soc., v. 71, N 5, p. 225—254.—1934. The fish fauna of the Beartooth Butte, Wyoming. Parts II and III. Ibid., v. 73, N 3, p. 127—162.—1935. *Cryptaspis* and other Lower Devonian fossil fishes from Beartooth Butte, Wyoming. Ibid., v. 75, N 2, p. 111—128. Byström A. P. 1957. The microstructure of dermal bones in Arthrodira. Acta zool., v. 38, p. 239—275.

Case E. C. 1931. Arthrodiran remains from the Devonian of Michigan. Contribs. Mus. Paleontol. Univ. Michigan, v. 3, N 9, p. 163—182. Chapman F. 1916. On the generic position of «*Asterolepis ornata* var. *australis*» McCoy with description of a new variety. Proc. Roy. Soc. Victoria (n. s.), v. 28, pt. 2, p. 211—215. Clark W. 1898. Some new points on fin attachment of *Dinichthys* and *Cladodus*. Proc. Ohio Acad. Sci., v. 6, p. 46—48. Clarke J. M. 1885. On the higher Devonian faunas of Ontario county, New York. Bull. U. S. Geol. Surv., v. 3, N 16, p. 1—80.—1894. New or rare species of fossils from the horizons of the Livonia salt shaft. 47 Rep. N. Y. State Mus., p. 355—383. Claypole E. W. 1883. Note on a large fish plate from the Upper Chemung? of northern Pennsylvania. Proc. Amer. Philos. Soc. v. 20, p. 664—667.—Palaeontological notes from Indianapolis (A. A. S.) *Pterichthys* — *Castoroides* — *Eurysoma* g. n. Amer. Geologist., v. 6, p. 255—260.—1892. The head of *Dinichthys*. Ibid., v. 10, N 4, p. 199—207.—1893a. The fossil fishes of Ohio. Rep. Geol. Surv. Ohio, v. 7, pt. 2, p. 602—619.—1893b. A new coccosteian: *Coccoosteus cuyahogae*. Amer. Geologist., v. 11, p. 167—171.—1893c. The three great fossil placoderms of Ohio. Ibid., v. 12, p. 89—99.—1893d. On three new species of *Dinichthys*. Ibid., p. 275—279.—1893e. Structure of the bone of *Dinichthys*. Proc. Amer. Micr. Soc., v. 15, p. 189—191. Cope E. D. 1891. On the characters of some Palaeozoic fishes. Proc. U. S. Nat. Mus., v. 14, p. 447—463.—1892. On some new and little known Palaeozoic vertebrates. Proc. Amer. Philos. Soc., v. 30, N 138, p. 221—229.

Dean B. 1891. Pineal fontanelle of placoderm and catfish. 19 Rep. N. Y. State Comm. Fisheries, p. 307—363.—1896. On the vertebral column, fins and ventral armoring of *Dinichthys*. Trans. N. Y. Acad. Sci., v. 15, p. 157—165.—1897. Note on the ventral armoring of *Dinichthys*. Ibid., v. 16, p. 57—61.—1901. Paleontological notes. Mem. N. Y. Acad. Sci., v. 2, pt. 3, p. 86—135. Denison R. H. 1950. A new arthrodira from the New York State Devonian. Amer. J. Sci., v. 248, p. 565—580.—1958. Early Devonian fishes from Utah. Part III. Arthrodira. Fieldiana: Geology, v. 11, N 9, p. 459—560.—1960. Fishes of the Devonian Holland quarry shale of Ohio. Ibid. N 1, p. 554—613.—1962. A reconstruction of the shield of the arthrodira, *Bryantolepis brachycephalus* (Bryant). Ibid., v. 14, N 6, p. 99—104. Dunkle D. H. 1947. A new genus and species of arthrodiran fish from the Upper Devonian Cleveland shale. Sci. Publ. Cleveland Mus. Natur. Hist., v. 8, p. 103—117. Dunkle D. H. a. Bungart P. A. 1939. A new arthrodira from the Cleveland Shale formation. Ibid., v. 8, N 2, p. 13—28.—1940. On one of the least known of the Cleveland Shale Arthrodira. Ibid. N 3, p. 29—37.—1942. The in-

fero-gnathal plates of *Titanichthys*. Ibid., N 4, p. 49—59.—1942b. A new genus and species of Arthrodira from the Cleveland Shale. Ibid., N 6, p. 65—71.—1943. Comments of *Diplognathus mirabilis* Newberry. Ibid., N 7, p. 73—84.—1945a. A new arthrodiran fish from the Upper Devonian Ohio Shale. Ibid., N 8, p. 85—95.—1945b. Preliminary notice of a remarkable arthrodiran gnathal plate. Ibid., N 9, p. 97—102. 1946. The antero-supragnathal of *Gorgonichthys*. Amer. Mus. Novit., N 1316, p. 1—10. Dunkle D. H. and Wilson J. A. 1952. Remains of Devonian fishes from Texas. J. Washington Acad. Sci., v. 42, N 7, p. 213—215. Dutertre A. P. 1930. Les Poissons dévoniens du Boulonnais.—Bull. Soc. Géol. France (4), v. 30, p. 571—587.

Eastman C. R. 1896. Preliminary note on the relations of certain body-plates in the dinichthyids. Amer. J. Sci. (4), v. 2, p. 46—50.—1897. On the relations of certain plates in the dinichthyids with description of new species. Bull. Mus. Compar. Zool., v. 31, N 2, p. 19—43.—1898. Some new points in dinichthyid osteology. Amer. Naturalist., v. 32, p. 747—768.—1906a. Dipnoan affinities of arthrodira. Amer. J. Sci. (4), v. 21, p. 131—143.—1906b. Structure and relations of *Mylostoma*. Bull. Mus. Compar. Zool., v. 50, N 1, p. 1—30.—1907. Mylostomid dentition. Ibid., p. 209—228.—1909. Mylostomid palatal dental plates. Ibid., v. 52, p. 261—269. Edinger T. 1956. Paired pineal organs. Progr. in Neurobiol., p. 121—129. Eichwald E. 1871. Analecten aus der Palaeontologie und Zoologie Russlands. M., IV + 23 p.—1873. Spicilèges de paléontologie et de zoologie de la Russie. Archiv. zool. Exper., v. 2, p. XIII—XVI.

Geueich E. 1939. Paläobiologische Studien an Arthrodira. Palaeobiologica, Bd. 7, N 1, S. 10—29. Gross W. 1932a. Die Arthrodira Wildungens. Geol. Paläontol. Abhandl. (N. F.), Bd. 19 (23), N 1, S. 1—60.—1932b. Ein Wildunger Arthrodira in Nord-Amerika. Paläontol. Z., Bd. 14, N 1—2, S. 46—48.—1934. Über *Allolepis longicornis* und *Brachydirus scaber*. Zbl. Mineral. Geol. Paläontol. B, N 5, S. 232—233.—1938. *Rhachioosteus pterygiatus* n. gen. n. sp. (Euarthrodira, Brachythoraci). Decheniana, Bd. 97A, S. 183—208.—1940. Acanthodier und Placodermen aus Heterostius-Schichten Estlands und Lettlands. Publ. Geol. Univ. Tartu, N 60, p. 1—88.—1957. Mundzähne und Hautzähne der Acanthodier und Arthrodira. Palaeontographica, Bd. 109A, N 1—2, S. 1—40.—1958. Über den von R. Hoernes 1891 entdeckten Arthrodira-Rest aus dem Grazer Paläozoikum. Jahrb. geol. Bundesanst. Wien, Bd. 101, N 1, S. 139—146.—1960. *Tityosteus* n. gen., ein Riesenarthrodira aus dem rheinischen Unterdevon. Paläontol. Z., Bd. 34, N 3/4, S. 263—274.—1962a. Neuuntersuchungen der Dolichothoraci aus dem Unterdevon von Overath bei Köln. Ibid., H. Schmidt-Festband, S. 45—63.—1963b. Peut-on homologuer les os des Arthrodira et des Téléostomes? Coll. Intern. Centre Nat. Rech. Sci., N 104, p. 69—74. Gürich G. 1891. Ueber Placodermen und andere devonische Fischreste im Breslauer mineralogischen Museum. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 43, N 4, S. 902—913.

Heintz A. 1928. Einige Bemerkungen über den Panzerbau bei *Homosteus* und *Heterosteus*. Skrift. Norske Videnskapskad. I. Math. natur. Kl., N 1, p. 1—12.—1929a. Die downtonischen und devonischen Vertebraten von Spitsbergen. II. Acanthaspida. Skrift. Svalbard Ishav., N 22, p. 1—81.—1929b Id. III. Acanthaspida. Nachtrag. Ibid., N 23, p. 1—20.—1930. Eine neue Rekonstruktion von *Heterostius* Asm. Sitzungsber. naturforsch. Ges. Univ. Tartu, Bd. 36, N 3—4, S. 1—7.—1931. A new reconstruction of *Dinichthys*. Amer. Mus. Novit., N 457, p. 1—5.—1931b. Untersuchungen über den Bau der Arthrodira. Acta Zool., v. 12, p. 225—239.—1931c. The anterior-lateral plate in *Titanichthys*. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 8, p. 208—212.—1931d. A reconstruction of *Stenognathus gouldi* (Newberry). I. id., p. 242—245.—1931c.

- Revision of the structure of *Coccosteus decipiens* Ag. Norsk Geol. Tidsskr., v. 12, p. 291—313.—1932a. The structure of *Dinichthys*, a contribution to our knowledge of the Arthrodira. Bashford Dean Memor. Vol., art. 4, p. 115—224. 1932b. Beitrag zur Kenntnis der Devonischen Fischfauna Ost-Grönlands. Skrift. Svalbard Ishav., N 42, p. 1—27.—1933. Some remarks about the structure of *Phylactaenaspis acadica* Whiteaves. Norsk. Geol. Tidsskr., v. 14, p. 127—144.—1934. Revision of the Estonian Arthrodira. Part I. Family Homostiidae Jaekel. Publ. Geol. Inst. Univ. Tartu, N 38, p. 1—115.—1935. *Holonema*-Reste aus dem Devon Spitzbergens. Norsk Geol. Tidsskr., v. 15, p. 115—121.—1938. Notes on Arthrodira. Ibid., v. 18, p. 1—27. 1962. New investigation on the structure of *Arctolepis* from the Devonian of Spitzbergen. Norsk Polarinst. Årbok 1961, p. 23—40. Heritsch F. 1934. Ein Panzerfisch aus dem Paläozoikum von Graz. Jahrb. geol. Bundesanst., Bd. 84, N 1—4, S. 55—58. Hills E. S. 1936. On certain endocranial structures in *Coccosteus*. Geol. Mag., v. 73, N 863, p. 213—226. Hussakof L. 1905a. Notes on the Devonian «Placoderm» *Dinichthys intermedius* Newb. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., v. 21, art. 4, p. 27—36.—1905b. On the structure of two imperfectly known dinichthyids. Ibid., art. 25, p. 409—414.—1906. Studies on the Arthrodira. Mem. Amer. Mus. Natur. Hist., v. 9, pt. 3, p. 105—154.—1909. The systematic relationships of certain American arthrodirae. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., v. 26, p. 263—272.—1912. Notes on Devonian fishes from Scamcaen Bay, Quebec. Bull. N. Y. State Mus., N 158, p. 127—139.—1913. Descriptions of four new Palaeozoic fishes from North America. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., v. 32, art. 11, p. 245—250.—1942. Fishes from the Devonian of Arizona. Amer. Mus. Notiv., N 1186, p. 1—9.
- Jaekel O. 1902. Ueber *Coccosteus* und die Beurteilung der Placodermen. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, S. 103—115.—1904. Neue Wirbeltierfunde im Oberdevon von Wildungen. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 56, S. 159—167.—1906. Neue Wirbeltierfunde aus dem Devon von Wildungen. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, N 3, S. 73—85.—1907. Ueber *Pholidosteus* nov. gen., die Mundbildung und Körperform der Placodermen. Ibid., N 6, S. 170—186.—1919. Die Mundbildung der Placodermen. Ibid., N 3—4, S. 73—110.—1928. Untersuchungen über die Fischfauna von Wildungen. Paläontol. Z., Bd. 9, N 1/3, S. 329—342.
- Kayser F. H. E. 1880. Ueber *Dinichthys*? *eifelensis* von Gerolstein. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 32, S. 817—818. Koenen A. 1876. Ueber *Coccosteus* (*Brachydirus*) *bickensis*. Ibid., Bd. 28, S. 667—668.—1880. Ueber *Coccosteus*-Arten aus dem Devon von Bicken. Ibid., Bd. 32, S. 637—675.—1883. Beitrag zur Kenntnis der Placodermen des norddeutschen Oberdevon's. Abhandl. Ges. Wiss. Göttingen, Bd. 30, S. 1—31.—1886. *Coccosteus obtusus* von Koenen aus dem Oberdevon bei Gerolstein. Verhandl. Naturhist. Ver. Bonn, Bd. 43, S. 55—57.—1890a. *Coccosteus decipiens*. Geol. Mag. (3), v. 7, p. 191.—1890b. Hat *Coccosteus* vordere Ruderorgane? Neues Jahrb. Mineral. Geol. Paläontol., Bd. 2, N 2, S. 198. Kulczycki J. 1956. On the parasphenoid of the Brachythoraci. Acta palaeontol. Polonica, v. 1, N 2, p. 103—111.—1957. Upper Devonian fishes from the Holy Cross Mountains (Poland). Ibid., v. 2, N 4, p. 285—382.
- Laverdière J. W. 1930. Description d'une plaque osseuse d'*Heterosteus* (groupe des Arthrodira) du Frasnien de Trelon (Nord de la France). Ann. Soc. géol. Nord, v. 55, p. 61—70. Lehman J.-P. 1951. Sur la présence d'Arthrodirae Brachythoraci (*Dinichthyidae*) dans le Dévonien supérieur du Tafilalet (Maroc méridional). Compt. rend. Acad. Sci. Paris, v. 232, p. 2237—2239.—1952. Les Arthrodirae du Maroc méridional. Ibid., v. 234, p. 2631—2633.—1956. Les Arthrodirae du Dévonien supérieur du Tafilalet (Sud marocain). Notes Mem. Serv. géol. Maroc, N 129, p. 1—70.—1962. A propos de la double articulation de la cuirasse des Arthrodirae. Coll. Intern. Centre Nat. Rech. Sci., N 104, p. 63—68. Liu H. T. 1955. *Kiangyousteus*, a new arthrodiran fish from Szechuan, China. Acta paleontol. sinica, v. 3, N 4, p. 261—274. Lohest M. 1890. De la découverte d'espèces américaines de Poissons fossiles dans le Dévonien supérieur de Belgique. Ann. Soc. géol. Belgique, v. 16, p. LVII—LIX. Luha A. 1930. Rūūkalade suurkivistisi Eestis. Loodusevaatleja, N 5, p. 129—133.
- Marlière R. 1930. Sur la présence d'un poisson arthrodira du genre *Dinichthys* (Newberry) dans le Frasnien moyen de la Belgique. Ann. Soc. géol. Belgique, v. 53, N 8, Bull., p. 154—164.—1931. Observations complémentaires sur *Dinichthys* sp. ind. du Frasnien de Mazy (Belgique), Ibid., v. 54, N 8, Bull., p. 251—262.—1938. Encore une plaque osseuse dans le Marbre noir de Golzinne (Frasnien). Bull. Mus. roy. hist. natur. Belgique, v. 14, N 50, p. 1—4. Meyer C. E. H. 1854. *Coccosteus hercynius*. Palaeontographica, Bd. 3, S. 82—84. Miles R. S. 1962. *Gemuendenspis* n. gen., an arthrodiran fish from the Lower Devonian Hunsrückschiefer of Germany. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 65, N 3, p. 59—77. Miles R. S. & Westoll T. S. 1963. Two new genera of coccosteid Arthrodira from the Middle Old Red Sandstone of Scotland, and their stratigraphical distribution. Ibid., N 9, p. 179—210. Miller H. 1849. Footprints of the Creator; or, the *Asterolepis* of Stromness. London and Edinburgh, XVI + 313 p.
- Newberry J. S. 1874. Account of a second species of *Dinichthys* (*D. terreli*) recently discovered in Ohio. Proc. Lyceum Natur. Hist. N. Y. (2), N 4, p. 149—151.—1887. Description of a new species of *Titanichthys*. Trans. N. Y. Acad. Sci., v. 6, p. 164—165.—1888. On the fossil fishes of the Erie shale of Ohio. Ibid., v. 7, p. 178—180.
- Obruchev D. 1931. Über *Coccosteus trautscholdi* (Eastman).—Trav. Mus. géol. Acad. Sci. URSS, v. 8, p. 285—310.—1933. *Holonemidae* des russischen Devons. Trav. Inst. paléoz. Acad. Sci. URSS, v. 2, p. 97—116.—1934. Über zwei *Coccosteus*-Funde in der Sowjet-Arktis und den Umfang der Gattung *Coccosteus*. Trans. Arctic Inst., v. 13, p. 185—190. Okulitch V. J. 1944. A new *Dinichthys* from the Devonian of Manitoba. Trans. Roy. Soc. Canada, sect. 4 (3), v. 38, p. 65—69. Ørving T. 1960. New finds of acanthodians, arthrodirae, crossopterygians, ganoids and dipnoans in the Upper Middle Devonian Calcareous flags (Oberer Plattenkalk) of the Bergisch Gladbach-Paffrath trough (Part I). Paläontol. Z., Bd. 34, N 3/4, S. 295—335.
- Pander C. H. 1857. Ueber die Placodermen des devonischen Systems. St.-Petersb., S. 1—106.
- Rohon J. V. 1900. Die devonischen Fische von Timan in Russland. Sitzungsber. Kgl. Böhmisches Ges. Wiss., Math.-naturw. Kl., 1899, S. 1—77.
- Schmidt H. 1933. Fischreste aus dem Taunusquarzit. Paläontol. Z., Bd. 15, N 4, S. 228—245. Siegfried P. 1960. Ein Arthrodira aus dem Mitteldevon von Balve/Westf. Decheniana, Bd. 113, N 2, S. 319—322. Sinclair G. W. and Walker D. R. 1956. Redescription of *Aspidichthys*: Arthrodira, Devonian. Ohio J. Sci., v. 56, N 3, p. 135—137. Skelms M. 1962. Two new fishes from the Middle Devonian Silica formation, Lucas county, Ohio. J. Paleontol., v. 36, N 5, p. 1039—1046. Stensjö E. A. 1934. On the heads of certain arthrodirae. I. *Pholidosteus*, *Leiosteus* and acanthaspids. Kgl. Svenska Vetenskapskad. Handl. (3), v. 13, N 5, p. 1—79.—1939. On the Placodermi of the Upper Devonian of East Greenland. Second supplement to Part I. Medd. Groenland, v. 97, N 3, p. 1—33.—1942. On the snout of Arthrodirae. Kgl. Svenska Vetenskapskad. Handl. (3), v. 20, N 3, p. 1—32.—1945. On the heads of certain arthrodirae. II. On the cranium and cervical joint in the Dolichothoraci (Acanthaspida). Ibid., v. 22, N 1, p. 1—70.—1959. On the pectoral fin and shoulder girdle of the

arthrodires. *Ibid.*, (4), v. 8, N 1, p. 1—229. Stetson H. C. 1930. Notes on the structure of *Dinichthys* and *Macropetalichthys*. *Bull. Mus. Compar. Zool.*, v. 71, N 2, p. 19—39.—Stoyanov A. A. 1936. Correlation of Arizona Paleozoic formations. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, v. 30, p. 459—540. Strand E. 1933—1934. Zoologische und paläontologische Ergebnisse von den Svalbard-und Eismeer-Untersuchungen Norwegens. *Folia Zool. Hydrol.*, Riga, v. 5, N 1, p. 118—122; N 2, p. 326—330.

Traquair R. H. 1889. *Homosteus* Asmuss compared with *Coccosteus* Agassiz. *Geol. Mag.* (3), v. 6, p. 1—8; *Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh*, v. 11, p. 47—57.—1890a. Notes on the Devonian fishes of Scaumenac Bay and Campbelltown in Canada. *Geol. Mag.* (3), v. 7, N 307, p. 15—22.—1890b. On *Phlyctaenias*, a new genus of Coccosteidae. *Ibid.*, p. 55—60.—1890c. On the structure of *Coccosteus decipiens*. *Ann. Mag. Natur. Hist.* (6), v. 5, p. 125—136; *Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh*, v. 10, p. 211—224.—1897. Additional notes on the fossil fishes of the Upper Old Red Sandstone of the Moray Firth area. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, v. 13, p. 376—385.—1908. On fossil fish remains collected by J. S. Flett from the Old Red Sandstone of Shetland. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, v. 46, pt. 2, p. 321—329. Trautschold H. 1880. Ueber *Dendrodus* und *Coccosteus*. *Verhandl. Russ. mineral. Ges.* (2), Bd. 15, S. 139—155.—1889. Ueber *Coccosteus megalopteryx* Trd., *Coccosteus obtusus* und *Cheliophorus verneuili* Ag. *Z. Dtsch. geol. Ges.*, Bd. 41, S. 35—48.—1890. An Herrn W. Dames über *Megalopteryx* und *Pelecyporus*. *Ibid.*, Bd. 42, S. 575—576.

Watson D. M. S. 1932. On three new species of fish from the Old Red Sandstone of Orkney and Shetland. *Summ. Progr. Geol. Surv. Great Britain*, 1931, pt. 2, p. 157—166.—1934. The interpretation of arthrodires. *Proc. Zool. Soc. London*, pt. 3, art. 31, p. 437—464. Wells J. W. 1942. Arthrodiran fish plates from the Enfield formation (Upper Devonian) of New York. *J. Paleontol.*, v. 16, N 5, p. 651—656.—1943. A median dorsal plate of *Holonema* from the Upper Devonian of New York. *Bull. Amer. Paleontol.*, v. 27, N 107, p. 1—8. Westoll T. S. 1945. The paired fins of placoderms. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, v. 6, pt. 2, p. 381—398. Westoll T. S. and Miles R. S. 1963. On an arctolepid fish from Gemünden. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, v. 65, N 7, p. 139—153. White E. 1952. Australian arthrodires. *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.)*, Geol., v. 1, N 9, p. 249—304. Whiteaves J. F. 1881. On some fossil fishes, Crustacea and Mollusca from the Devonian rocks at Campbellton, N. B., with descriptions of five new species. *Canad. Naturalist* (2), v. 10, p. 93—101. Williams H. S. 1893. On the ventral plates of the carapace of the genus *Holonema* of Newberry. *Amer. J. Sci.* (3), v. 46, p. 285—288. Woodward A. S. 1891. Note on some dermal plates of *Homosteus* from the Old Red Sandstone of Caithness. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 198—201.—1892a. On the Lower Devonian fish-fauna of Campbellton, New Brunswick. *Geol. Mag.* (3), v. 9, N 1, p. 1—6.—1892b. Further contributions to the knowledge of the Devonian fish-fauna of Canada. *Ibid.*, N 11, p. 481—485.—1916. On a fossil arthrodiran fish, *Homostius milleri*, from the Caithness flagstones, found in a Torquay pavement. *J. Torquay Natur. Hist. Soc.*, v. 2, p. 65—69.—1922. Observations on crossopterygian and arthrodiran fishes. Presidential address, 1922. *Proc. Linn. Soc. London*, Sess. 134, p. 27—36. Wright A. A. 1893. On the ventral armor of *Dinichthys*. *7 Rep. Geol. Surv. Ohio*, pt. 2, p. 620—626.

См. также в общем списке по позвоночным: Jarvik E. 1960; Lehman J.-P., 1959; Moody R. L. 1926; в списке общем для рыб и бесчелюстных: Dean B. 1909; Eastman C. R. 1947; Gross W. 1930; 1933a, b, c; Holmgren N. 1942; Hussakof L. 1908; Hussakof L. and Bryant W. L. 1918; Jaekel O. 1911; Jarvik E. 1959; McCoy F. 1855; Moy-Tho-

mas J. A. 1939; Newberry J. S. 1889; Örvig T. 1951, 1957; Traquair R. H. 1896; White E. I. and Moy-Thomas J. A. 1940—1941; Whitley G. R. 1933, 1940, 1950; Woodward A. S. 1889—1901, Pt. 2; в списке по Heterostraci: Обручев Д. В. 1933, 1947; Schmidt F. 1873; в списке по Osteostraci: Rohon J. V. 1892; в списке по Placodermi (Rhenanida): Brotenzen F. 1934; Koenen A. 1895; Newberry J. S. 1875; Stensiö E. A. 1942, 1959; Wells J. W. 1944; в списке по Palaeospondyliida: Traquair R. H. 1890; в списке по Acanthodei: Woodward, 1935.

3. Petalichthyida

Василяускас В. М. 1963. *Phyllolepis tolli* спов. и некоторые вопросы стратиграфии фаменских отложений Прибалтики. В сб. «Вопросы геологии Литвы», Вильнюс, стр. 407—429.

Обручев Д. В. 1939. Открытие нижнедевонской ихтиофауны в СССР.—Докл. АН СССР, т. 22, № 5, стр. 291—292.

Broili F. 1929. Acanthaspiden aus dem rheinischen Unterdevon. *Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., Math. naturw. Abt.*, N 2, S. 143—163.—1930. Neue Beobachtungen an *Lunaspis*. *Ibid.*, N 1, S. 47—51. Bryant W. L. 1935. New Upper Devonian fishes from western New York. *Bull. Buffalo Soc. Natur. Sci.*, v. 17, N 1, p. 18—21.

Carter A. L. 1942. A new ptyctodont tritor from the Onondaga of western New York. *Bull. Buffalo Soc. Natur. Sci.*, v. 17, N 3, p. 11—12. Cope E. D. 1891. On the characters of some Palaeozoic fishes. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, v. 14, p. 447—463.

Dollo L. 1907. Les Ptyctodontes sont des Arthrodères. *Bull. Soc. belge Géol., Paléontol., Hydrol.*, v. 21, p. 97—108. Dutertre A. P. 1929. Découverte d'ossements de Poissons dans le Dévonien du Boulonnais. *Compt. rend. Acad. Sci. Paris*, v. 188, N 17, p. 1116—1118.

Eastman C. R. 1897. On the characters of *Macropetalichthys*. *Amer. Naturalist*, v. 31, p. 439—449.—1898. Dentition of Devonian Ptyctodontidae. *Ibid.*, v. 32, N 379, p. 473—488; N 380, p. 545—560.—1901. Dean's «Palaeontological notes». *Ibid.*, v. 35, N 413, p. 418—420.—1904. On the dentition of *Rhynchodus* and other fossil fishes. *Ibid.*, v. 38, p. 295—299. Eichwald E. 1846. *Geognosie Russlands*. St.-Petersb., p. 1—457.

Fahlbusch K. 1961. *Lunaspis* sp. vom Wetteldorfer Richtschnitt. *Senckenb. Lethaea*, Bd. 42, N 3/4, S. 245—253. Freulon J.-M., Lefranc J.-P. et Lehman J.-P. 1953. Sur la présence de *Ptyctodontes* dans le dévon supérieur d'Aouinet Ouenine (Fezzan). *Bull. Soc. géol. France* (6), v. 3, p. 457—458.

Gorizdro-Kulczycka Z. 1934. Sur les Ptyctodontidae du Dévonien supérieur du Massif de S-te Croix. *Trav. Serv. Géol. Pologne*, v. 3, N 1, p. 19—39. Gross W. 1934. Der histologische Aufbau des Phyllolepiden-Panzers. *Zbl. Mineral., Geol., Paläontol.* (B) N 12, S. 528—533.—1936. Neue Crossopterygien aus dem baltischen Oberdevon. *Ibid.*, N 2, S. 69—78.—1957. Mundzähne und Hautzähne der Acanthodier und Arthrodiren. *Palaeontographica* (A), Bd. 109, N 1—2, S. 1—40.—1961. *Lunaspis broili* et *Lunaspis heroldi* aus dem Hunsrückschiefer (Unterdevon, Rheinland). *Notizbl. Hessisch. Landesamt. Bodenforsch.*, Bd. 89, S. 17—43.

Heintz A. 1930. Oderdevonische Fischreste aus Ostgrönland. *Skrift. Svalbard Ishavet*, N 30, p. 35—46.—1932. Beitrag zur Kenntnis der Devonischen Fischfauna Ostgrönlands. *Ibid.*, N 42, p. 1—27.—1937. Die downtonischen und devonischen Vertebraten von Spitzbergen. VI. *Lunaspis*-Arten aus dem Devon Spitzbergens. *Ibid.*, N 72, p. 1—23. Hennig E. 1907. *Macropetalichthys pelmensis* n. sp. *Zbl. Mineral., Geol., Paläontol.*, N 19, S. 589—591. Hills E. S. 1931. The Upper Devonian fishes of Victo-

ria, Australia, and their bearing on the stratigraphy of the State. Geol. Mag., v. 68, N 803, p. 206—231.— 1958. Record of *Bothriolepis* and *Phyllolepis* (Upper Devonian) from the Northern Territory of Australia. J. Proc. Roy. Soc. N. S. Wales, v. 92, N 4, p. 174—175. Huene F. 1900a. Devonische Fischreste aus der Eifel. Neues Jahrb. Mineral. etc., S. 64—66.— 1900b. *Rhynchodus emigratus* von Huene. Ibid., S. 178.

Jaekel O. 1903. Ueber *Ramphodus*, nov. gen., einen neuen devonischen Holocephalen von Wüldungen. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, N 7, S. 383—393.— 1906. Einige Beiträge zur Morphologie der ältesten Wirbeltiere. Ibid., N 7, S. 180—189. 1919. Die Mundbildung der Placodermen. Ibid., N 3—4, S. 73—110.— 1926. Neue Forschungen über das Primordial-Cranium und Gehirn altpaläozoischer Fische. Paläontol. Z., Bd. 8, N 3, S. 161—183.

Kayser F. H. E. 1880. Ueber *Macropetalichthys prümensis*. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 32, S. 677—678. Kiaer J. 1915. Upper Devonian fish remains from Ellesmereland, with remarks on *Drepanaspis*. Rep. 2d Norw. Arct. Exped. «Fram», N 33, p. 1—58.

Lehmann W. M. 1951. Neue Beobachtungen an *Lunaspis*. Neues Jahrb. Geol., Paläontol., Abhandl. Bd. 94, N 1, S. 93—100. Lohest M. 1888. Recherches sur les Poissons des terrains paléozoïques de Belgique. Poissons des psammites du Condroz, Famennien supérieur. Ann. Soc. Géol. Belgique, v. 15, p. 112—203.

Meyer C. E. H. 1851. *Placothorax agassizi* und *Typodus glaber*, zwei Fische im Uebergangskalke der Eifel. Paläontographica, Bd. 1, N 6, S. 280—282.— 1855. *Physichthys hoeninghausi* aus dem Uebergangskalke der Eifel. Ibid. Bd. 4, N 3, S. 80—83.

Newberry J. S. 1857. Fossil fishes from the Devonian rocks of Ohio. Bull. Nat. Inst. Washington (n. s.), v. 1, p. 119—126.— 1873. The classification and geological distribution of our fossil fishes. Rep. Geol. Surv. Ohio, v. 1, pt. 2, p. 245—355. Newberry J. S. and Worthen A. H. 1866. Descriptions of new species of vertebrates, mainly from the Subcarboniferous Limestone and Coal Measures of Illinois. Geol. Surv. Illinois, v. 2, p. 9—134. Norwood J. G. and Owen D. D. 1846. Description of a new fossil fish from the Palaeozoic rocks of Indiana. Amer. J. Sci. (2), v. 1, p. 365—371.

Ørvig T. 1962. Y-a-t-il une relation directe entre les Arthrodiras ptyctodontides et les Holocephales? Coll. Intern. Centre Nat. Rech. Sci., N 104, p. 49—61.

P'an Kiang 1962. Note on the occurrence of fish remains from Upper Devonian Huangchiateng formation of Changyang district, S. W. Hupei. Acta paleontol. sinica, v. 10, N 4, p. 537—542.

Rohon J. V. 1895. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Ptyctodus*. Verhandl. Russ. Mineral. Ges. (2), Bd. 33, S. 1—16.

Stensiö E. A. 1925. On the head of the macropetalichthyids with certain remarks on the head of the other arthrodiras. Field Mus. Natur. Hist. Publ. 232, Geol. ser., v. 4, N 4, p. 87—197.— 1934. On the Placodermi of the Upper Devonian of East Greenland. I. Phyllolepidia and Arthrodira. Medd. Grönland., v. 97, N 1, p. 1—58.— 1936. Id. Supplement to part I. Ibid., N 2, p. 1—52.— 1939. Id. Supplement II to part I. Ibid., N 3, p. 1—33. Strand E. 1932. Miscellanea zoologica et palaeontologica. Folia Zool. Hydrobiol., Riga, v. 4, N 2, p. 193—196.

Valen L. 1963. The head shield of *Macropetalichthys* (Arthrodira). J. Paleontol., v. 37, N 1, p. 257—263.

Watson D. M. S. 1938. On *Ramphodopsis*, a ptyctodont from the Middle Old Red Sandstone of Scotland. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 59, pt. 2, N 15, p. 397—410. Westoll T. S. 1962. Ptyctodontid fishes and the ancestry of Holocephali. Nature, v. 194, N 4832, p. 949—952. Woodward A. S. 1915. Preliminary report on the

fossil fishes from Dura Den. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci., 84 meet., p. 122—123.— 1921. Presidential address, 1920. Proc. Linn. Soc. London, 132 sess., p. 25—34.— 1939. The Devonian fish *Chelyophorus* Agassiz. Ann. Mag. Natur. Hist. (11), v. 3, p. 318—320.— 1941. The head shield of a new macropetalichthyid fish (*Notopetalichthys hillsi*, gen. et sp. nov.) from the Middle Devonian of Australia. Ibid., v. 8, pp. 91—96.

См. также в общем списке по позвоночным: Woodward A. S. 1891; в списке по бесчелюстным и рыбам: Берг Л. С. 1940, 1955, Agassiz L. 1844, 1845; Eichwald E. 1853—1861; Gross W. 1933a, b, c, 1937; Hussakoff L. and Bryant W. L. 1918; Jaekel O. 1929; Ørvig T. 1957; White E. I. and Moy-Thomas J. A. 1940—1941; Whitley G. P. 1933, 1940, 1950; в списке по Heterostraci: Обручев Д. В. 1947; в списке по Anaspida: Дерюгин К. М. 1927; в списке по Rhenanida: Newberry J. S. 1875; в списке по Euarthrodira: Dutertre A. P. 1930; Heintz A. 1929 a, b; Hussakoff L. 1942; Ørvig T. 1960; Stetson H. C. 1930; Watson D. M. S. 1934; в списке по Dipnoi: Pander C. H. 1858.

4. Antiarchi

Weber V. H. 1924. Материалы к геологии юго-восточной части 40-го листа.— Изв. Геол. ком-та, т. 40 (1921), № 2—6, стр. 103—139.

Каратайте В. Н. 1957. Реконструкция брюшной стороны туловищного панциря *Asterolepis ornata* Eichwald. Труды АН Лит. ССР (Б), т. 3, стр. 89—95.— 1958a. Стратиграфическое распределение астеролепид Советского Союза. Там же, т. 4 (16), стр. 143—150.— 1958b. Об образе жизни представителей сем. Asterolepididae (подкл. Pterichthyes). Moksl. Praneš. Geol. Geogr., Lietuvos TSR Mokslu Akad., t. 8, p. 258—270. Каратайте-Талима В. Н. 1960. *Byssacanthus dilatatus* (Eichw.) из среднего девона СССР. В сб. «XXI сесс. междунар. геол. конгр.», изд. АН Лит. ССР, Вильнюс, стр. 293—305.— 1963. Род *Asterolepis* из девонских отложений Русской платформы. В сб. «Вопросы геологии Литвы», Вильнюс, стр. 65—224.

Обручев Д. В. 1928. Орбитальные окостенения *Bothriolepis panderi*. Ежегодн. Русск. палеонт. об-ва, т. 7 (1927), стр. 142—144.— 1939. *Bothriolepis turanica* n. sp. из Западного Тянь-Шаня. Докл. АН СССР, т. 23, № 1, стр. 115—116.— 1941. Девонские рыбы Минусинского края. Труды Палеонт. ин-та, т. 8, № 4, стр. 23—48. Обручева О. П. 1962. Рыбы Центрального девонского поля. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. геол., т. 37, № 3, стр. 129.

Сергиенко А. А. 1961a. О находке *Grossilepis* aff. *tuberculata* (Gross) в верхнедевонских отложениях Минусинской котловины. Труды СНИИГГИМС, т. 15, стр. 135—137.— 1961b. Новый вид *Bothriolepis extensa* sp. n. из отложений тубинской свиты Минусинских котловин. Там же, стр. 139—140.— 1961в. Подкласс Antiarchi. В кн. «Биостратигр. палеозоя Саяно-Алтайской горн. обл.», т. 2. Там же, т. 20, стр. 563—564.

Эйхвальд Э. 1841. Об ископаемых остатках животных и растений, заключенных в древнем красном песчанике и горном известняке, весьма развитых в Новгородской губернии (перевод Д. Планера). Горн. ж., ч. I, кн. 1, стр. 27—53.

Abel O. 1907. Die Lebensweise der altpalaeozoischen Fische. Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 57, S. 158—168.

Beurich E. 1877. Ueber einen *Pterichthys* von Gerolstein. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 29, S. 751—756. Bryant W. L. 1924. A new species of *Bothriolepis* from the Upper Devonian of Canada. Bull. Buffalo Soc. natur. Sci. v. 13, N 3, p. 54—55.

Ch i Y. S. 1940. On the discovery of *Bothriolepis* in the Devonian of Central Hunan. Bull. Geol. Soc. China, v. 20, N 1, p. 57—72.— 1942. Upper Devonian *Bothriolepis*-beds of Yunnan. Sci. Rec. Acad. sinica, v. 1, N 1—2, p. 171—175. C o p e E. D. 1885. The position of *Pterichthys* in the system. Amer. Naturalist, v. 19, p. 289—291.

D e n i s o n R. H. 1941. The soft anatomy of *Bothriolepis*. J. Paleontol., v. 15, N 5, p. 553—561.— 1951. Late Devonian freshwater fishes from the western United States. Fieldiana: Geology, v. 11, N 5, p. 219—261. D i n e l e y D. L. 1955. Some Devonian fish remains from North Central Vestspitsbergen. Geol. Mag., v. 92, N 3, p. 255—260.

E g e r t o n P. M. G. 1862. On a new species of *Pterichthys* (*P. macrocephalus* Egerton) from the yellow sandstone of Farlow county, Salop. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 18, p. 103—106. E i c h w a l d E. 1840 a. Geognostische Uebersicht von Esthland und den Nachbargegenden. Neues Jahrb. Min., Geol., Paläontol., S. 421—430.— 1840b. Die Thier- und Pflanzenreste des alten rothen Sandsteins und Bergkalks im Nowogrod'schen Gouvernement. Bull. Sci. Acad. Imper. Sci. St.-Petersb., v. 7, N 6, 7, p. 78—91; Neues Jahrb. Min., Geol., Paläontol., S. 620—629.— 1844. Ueber silurisch-devonische Schichten im St.-Petersburgischen Gouvernement. Neues Jahrb. Min. Geol., Paläont., N 1, S. 41—48.— 1857. Beitrag zur geographischen Verbreitung der fossilen Thiere Russlands. Alte Periode. Bull. Soc. Natur. Moscou, v. 30, N 4, p. 305—354.

F l e t c h e r H. O. 1956. Ancient armoured fishes discovered at Canowindra, N. S. W. Austral. Mus. Mag., v. 12, N 2, p. 37—40. F o r s t e r - C o o p e r C. 1934. A note on the body scaling of *Pterichthyodes*. Palaeobiologica, Bd. 6, N 1, S. 25—30.

G r o s s W. 1931. *Asterolepis ornata* Eichw. und das Antiarchi-Problem. Palaeontogr., Bd. 75, S. 1—62.— 1932. Fossilium Catalogus. Pars 57. Antiarchi. Berlin, S. 1—40.— 1941a. Die *Bothriolepis*-Arten der *cellulosa*-Mergel Lettlands. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. (3), v. 19, N 5, p. 1—79.— 1941b. Neue Beobachtungen an *Gerdalepis rhenana* (Beyrich). Palaeontographica (A), Bd. 93, S. 193—214.— 1942. Über Knochen-Missbildungen bei *Asterolepiden*. Paläontol. Z., Bd. 23, N 1—2, S. 206—218.— 1948. *Bothriolepis maxima* Gross. In: Stensiö, 1948.

H e i n t z A. 1930. Oberdevonische Fischreste aus Ost-Grönland. Skrift. Svalbard Ishav., N 30, p. 35—46. H i l l s E. S. 1932. Upper Devonian fishes from New South Wales. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 88, p. 850—858.— 1936. Records and descriptions of some Australian Devonian fishes. Proc. Roy. Soc. Victoria (n. s.), v. 48, pt. 2, p. 161—171. H o f f m a n n G. 1909. *Asterolepis rhenanus* (*Pterichthys rhenanus* Beyrich). Zbl. Mineral. Geol. Paläontol., S. 491—495.— 1911. Über das Ruderorgan der *Asterolepiden*. Palaeontogr., Bd. 57, N 6, S. 285—312.— 1916a. *Gerdalepis rhenanus* nov. gen. Centralbl. Miner. Geol. Paläont., S. 420—426.— 1916b. *Gerdalepis rhenanus* (Beyrich em. Hoffmann) auch bei Lüdenscheidt. Ibid., S. 444—445.— 1916c. Heilungsvorgängen an devonischen Panzerfischen. Ibid., N 20, S. 491—495.

J a e k e l O. 1893. Ueber die Ruderorgane der Placodermen. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, N 6, S. 178—181.— 1903. Ueber die Organisation und systematische Stellung der *Asterolepiden*. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 55, S. 41—60.— 1925. Ueber die Organisation und Lebensweise der *Asterolepiden*. Paläontol. Z., Bd. 7, N 3, S. 166—169.

K i a e r J. 1926. A *Bothriolepis* fauna from Arkhangel Bay, Novaja Zemlya. Rep. Norweg. Exped. Nov. Zemlya, 1921, N 32, p. 1—11.

L a h u s e n J. 1880. Zur Kenntnis der Gattung *Bothriolepis* Eichw. Verhandl. Russ. mineral. Ges. St.-Petersb. (2), Bd. 15, S. 125—138. L e i d y J. 1857. Description of two ichthyodorulites. Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, v. 8 (1856), p. 11—12.— 1858. Descriptions of some remains of fishes from the Carboniferous and Devonian formations of the United States. J. Acad. Natur. Sci. Philadelphia (2), v. 3, p. 159—165. L i u T.-S. and P'a n K i

a n g. 1958. Devonian fishes from Wutung series near Nanking, China. Palaentol. Sinica, N 141 (n. s., C, N 15), p. 1—141. L i u Y. H. 1962. A new species of *Bothriolepis* from Yunnan. Vertebr. palasiat., v. 6, N 1, p. 80—87.— 1963. On the Antiarchi from Chutsing, Yunnan. Ibid., v. 7, p. 39—47.

M y e r s G. S. 1942. The «lungs of *Bothriolepis*». Stanford Ichthyol. Bull., v. 2, N 4, p. 134—136.

N i l s s o n T. 1941. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. VII. Order Antiarchi. Skrift. Norges Svalbard Ishav. Undersok., N 82, p. 1—54.

P a n d e r C. H. 1846. In: A. Keyserling und P. Krusenstern. Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Reise in das Petschora-Land, im Jahre 1843. Petersb., III+465 S. (S. 292). P a t t e n W. 1904. New facts concerning *Bothriolepis*. Biol. Bull. Marine Biol. Labor., v. 7, N 2, p. 113—124.— 1932. Foundations of the face. Sci. Monthly, v. 35, p. 511—521. P o w r i e J. 1861—1862. On the Old Red Sandstone rocks of Forfarshire. Quart. J. Geol. Soc., London, v. 17, p. 534—542; v. 18, p. 427—437.

R o h o n J. V. 1891. Ueber *Pterichthys*. Verhandl. Russ. Mineral. Ges. St.-Petersb. (2), Bd. 28, S. 292—316.

S c h l ü t e r C. A. J. 1888. Ueber Panzerfische aus dem rheinisch-westfälischen Devon. Verhandl. naturhist. Vereins preuss. Rheinl. Bd. 44 (1887), S. 120—128. S o h n J. G. *Bothriolepis stensiöi*, a new Devonian placoderm from Gaspé, Canada. J. Paleontol., v. 12, N 1, p. 111—113. S t e n s i ö E. A. 1931. Upper Devonian vertebrates from East Greenland, collected by the Danish Greenland expeditions in 1929 and 1930. Medd. Grønland., v. 86, N 1, p. 1—213.— 1948. On the Placodermi of the Upper Devonian of East Greenland. II. Antiarchi: subfamily Bothriolepinae. Palaeozoic. Groenland., v. 2, p. 5—622.

T r a q u a i r R. H. 1888a. Notes on the nomenclature of the fishes of the Old Red Sandstone of Great Britain. Geol. Mag. (3), v. 5, N 11, p. 507—517.— 1888b. On the structure and classification of the *Asterolepidae*. Ann. Mag. Natur. Hist. (6), v. 2, p. 485—504; Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, v. 10, p. 23—46.— 1894—1913. The fishes of the Old Red Sandstone of Britain, Part II. The *Asterolepidae*. Monogr. Palaeontogr. Soc., v. 48, 58, 60, p. 63—130. T r a u t s c h o l d H. 1881. Ueber *Bothriolepis panderi* Lahusen. Bull. Soc. Imper. Natur. Moscou, v. 55 (1880), pt. 2, p. 169—179.

W a t s o n D. M. S. 1961. Some additions to our knowledge of antiarchs. Palaeontology, v. 4, N 2, p. 210—220.

W h i t e a v e s J. F. 1880. On a new species of *Pterichthys*, allied to *Bothriolepis ornata*, from the Devonian rocks of the north side of the Baie des Chaleurs. Amer. J. Sci. (3), v. 20, p. 132—136. W o o d w a r d A. 1891. The Devonian fish-fauna of Spitzbergen. Ann. Mag. Natur. Hist. (6), v. 8, p. 1—15.— 1895. On the Devonian ichthyodorulite, *Byssacanthus*. Ibid., v. 15, p. 142—144.— 1900. Notes on some Upper Devonian fish-remains discovered by Prof. A. G. Nathorst in East Greenland. Handl. Svenska Vetenskapsakad., Bihang, v. 26, N 10, p. 1—10.— 1921. Fish-remains from the Upper Old Red Sandstone of Granite Harbour, Antarctica. British. Antarct. Exped. 1910, Geology, v. 1, N 2, p. 51—62.

См. также в общем списке по позвоночным: W o o d w a r d A. S. 1891; в списке по бесчелюстным и рыбам: Б е р г Л. С. 1940, 1955; E a s t m a n C. R. 1907, 1917; G r o s s W. 1930, 1933a, c, 1937; M c C o y F. 1855; T r a q u a i r R. H. 1896; W h i t e E. I. 1961; W h i t e E. I. and M o y - T h o m a s J. A. 1940—1941; W h i t l e y G. P. 1951; в списке по Agnatha: W o o d w a r d A. S. 1921; в списке по Heterostraci: О б р у ч е в Д. В. 1947; в списке по Placodermi, 2. Euarthrodira: О б р у ч е в Д. В., 1933; C o p e E. D. 1891; G r o s s W. 1940; G ü r i c h G. 1891; H e i n t z A. 1932b; P a n d e r C. H. 1857; R o h o n J. V. 1891; S t e n s i ö E. A. 1959; W o o d w a r d A. S. 1892 b; 3) Petalichthyida: H i l l s E. S. 1931, 1958; K i a e r J. 1915; в списке Sarcopterygii, 1. Crossopterygii: О б р у ч е в а О. П. 1955.

ТАБЛИЦЫ I—VI
К КЛАССУ PLACODERMI

ТАБЛИЦА I

- Фиг. 1. *Wijdeaspis* sp., крыша черепа, $\times 1$; ср. девон (эйфель), Северная Земля (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 2. *Wijdeaspis* sp., spinale, $\times 1$; ср. девон (эйфель), р. Таря, Таймыр (Обручев, 1947)
- Фиг. 3. *Kujdanowiaspis* sp., вентральный панцирь, $\times 1$; н. девон (в. жедин), Подолия (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 4. *Wijdeaspis* sp., anterior-laterale, $\times 1$; ср. девон (эйфель), р. Таря, Таймыр (Обручев, 1947)
- Фиг. 5. Ориентировка шипов *Archaeacanthus* sp. и spinalia *Wijdeaspis* sp., $\times 1$; ср. девон (эйфель), Северная Земля (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 6. *Lunaspis* sp., centro-puchale, $\times 1$; н. девон, Прибалхашье (Обручев, 1947)
- Фиг. 7. *Lunaspis* sp., anterior ventro-laterale, $\times 1$; н. девон, Прибалхашье (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 8. *Rhynchodus* sp., зубная пластинка, $\times 1$; в. девон (воронежские слои), р. Дон (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 9. *Hybosteus mirabilis* (Gross), spinale?, $\times 1,5$; в. девон (гауйские слои), р. Вайве, Латвия (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 10. *Actinolepis tuberculata* Agassiz, spinale, $\times 1$; ср. девон (наровские слои), окр. Ленинграда (колл. Палеонтол. ин-та)

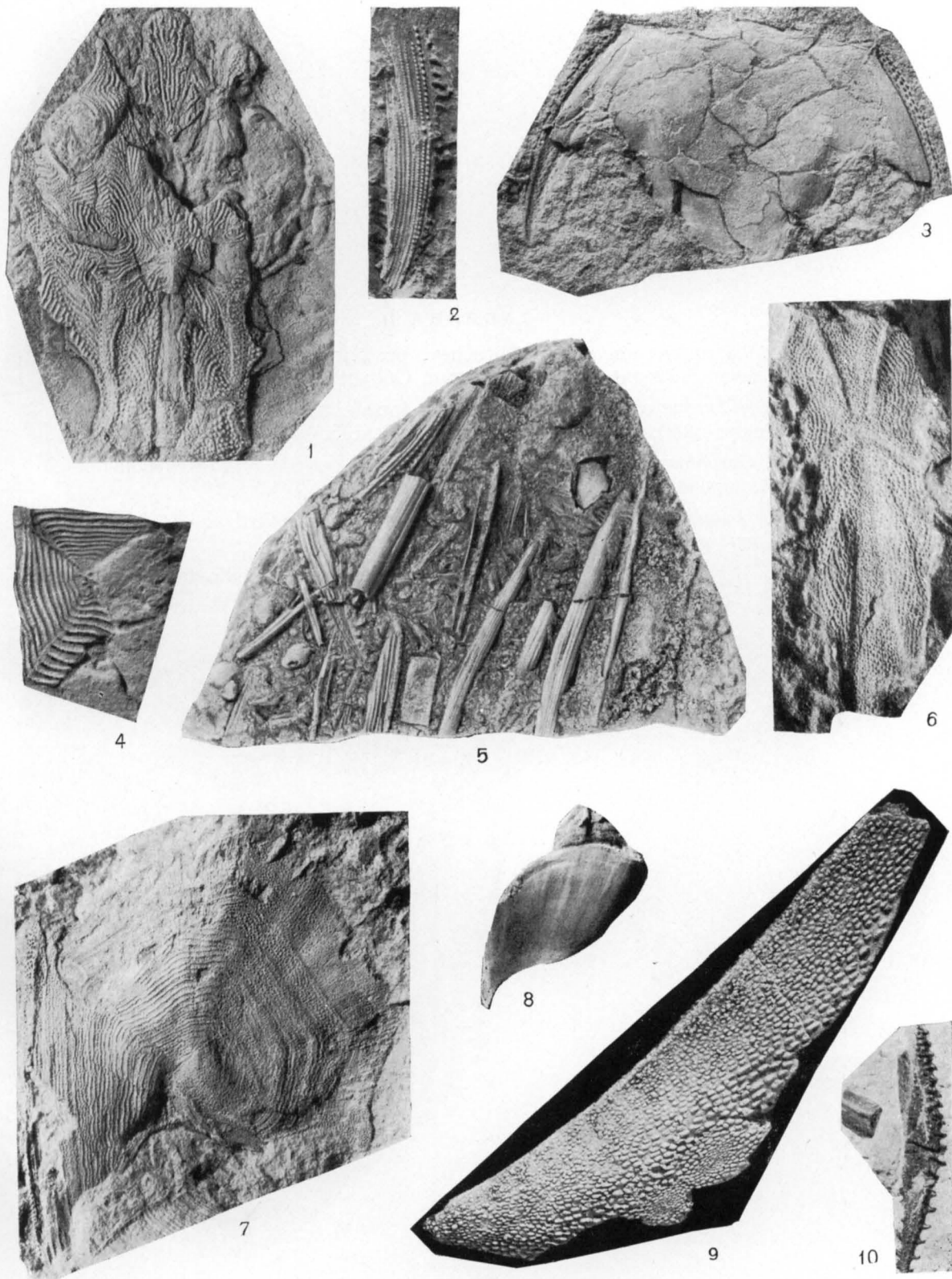
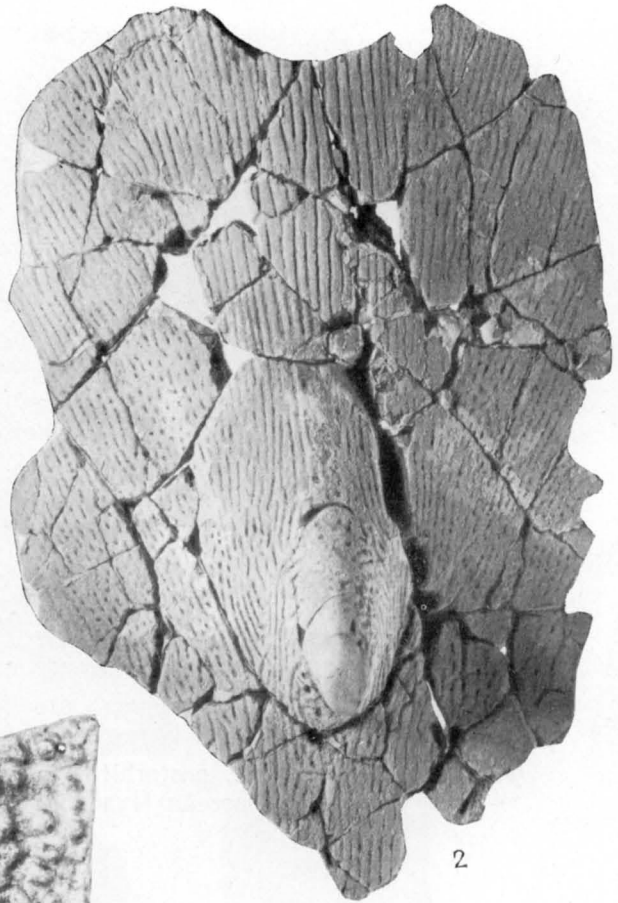


ТАБЛИЦА II

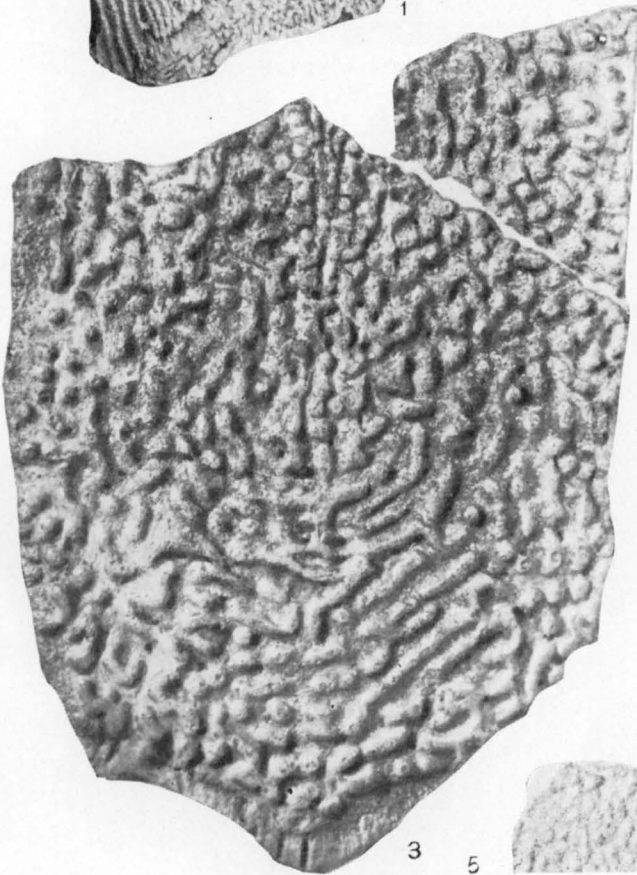
- Фиг. 1. *Deirosteus angustatus* Obruchev, posterior dorso-laterale, $\times 1$; ср. девон (эйфель), Салаир (голотип, Обручев, 1961)
- Фиг. 2. *Holonema obrutshevi* Mark, medio-dorsale, $\times 1$; ср. девон (арукюльские слои), г. Тарту (голотип, Марк, 1953)
- Фиг. 3. *Gyroplacosteus panderi* Obruchev, medio-dorsale, $\times 1$; в. девон (шелонские слои), р. Сянь (голотип, Обручев, 1933)
- Фиг. 4. *Holonema radiatum* Obruchev, posterior medio-ventrale $\times 1$; в. девон (шелонские слои), р. Сянь (Обручев, 1933)
- Фиг. 5. *Megaloplax marginalis* (Eichwald), орнамент на medio-dorsale, $\times 2$; в. девон (фран), р. Аша, Урал (Обручев, 1938)



1



2



3



4



5

ТАБЛИЦА III

- Фиг. 1. *Plourdosteus trautscholdi* (Eastman), puchale, $\times 1$; в. девон (шелонские слои), р. Сясь (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 2. *Plourdosteus mironovi* (Obrychev), suborbitale, $\times 1$; в. девон (псковские слои), Андомская гора, Онежское оз. (Обручева, 1962)
- Фиг. 3. *Plourdosteus mironovi* (Obrychev), centralia, $\times 1$; в. девон (псковские слои), р. Сясь (Обручева, 1962)
- Фиг. 4, 5. *Chelyophorus verneuli* Agassiz: 4 — anterior dorso-laterale; 5 — medio-dorsale изнутри, $\times 2$; в. девон (данково-лебедевские слои), Орел (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 6. *Homostius* sp., interlaterale, $\times 1$; ср. девон (буртнекские слои), рч. Ёглина, бассейн Чудского оз. (Обручев, 1947)
- Фиг. 7. *Angarichthys hyperboreus* Obrychev, marginale, $\times 1$; ср. девон (тынепская свита), р. Бахта, приток Енисея (Обручев, 1927)
- Фиг. 8. *Heterostius* sp., postorbitale, $\times 0,5$; ср. девон (буртнекские слои), рч. Ёглина, бассейн Чудского оз. (Обручев, 1947)

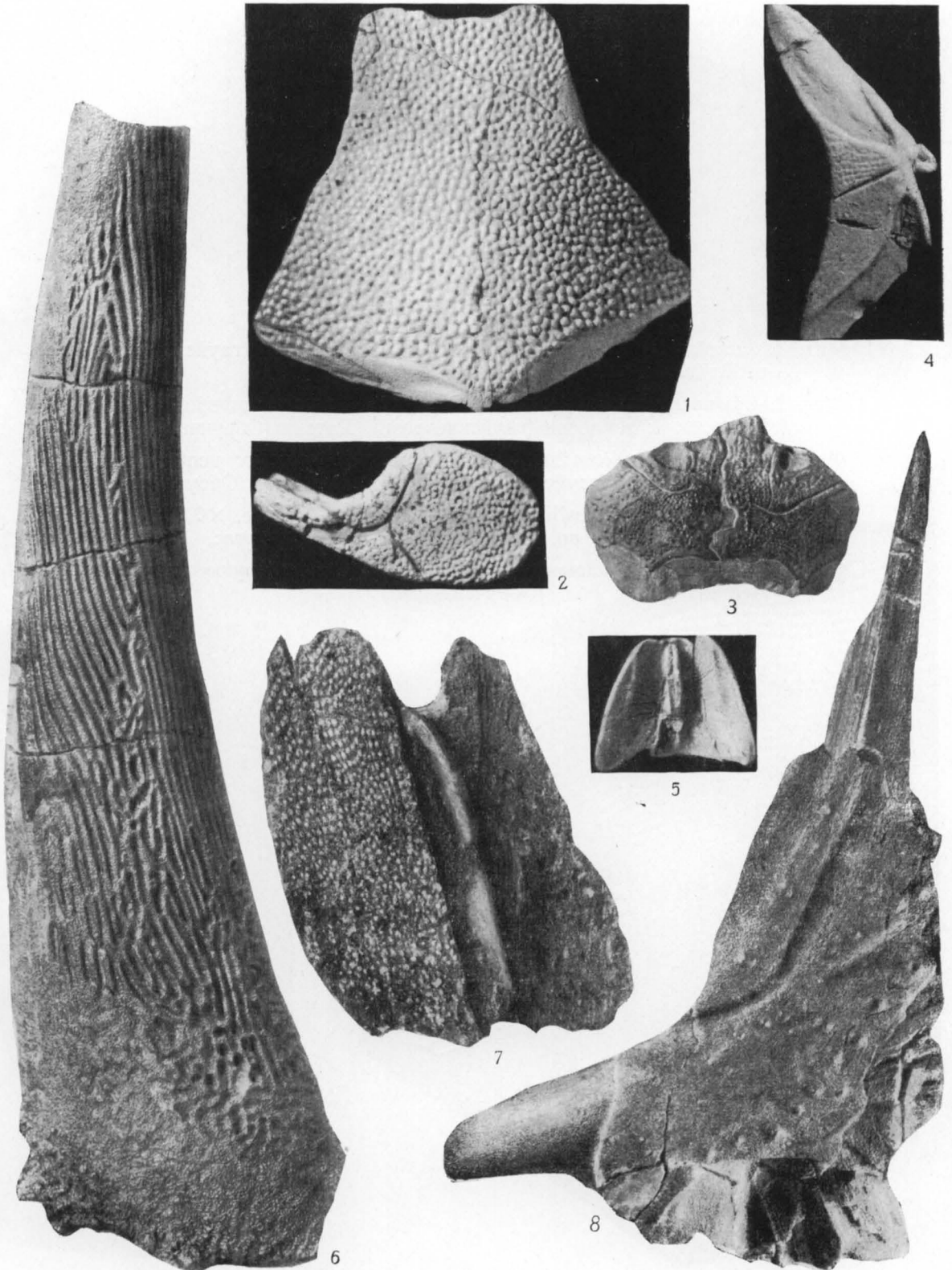


ТАБЛИЦА IV

- Фиг. 1. *Livosteus grandis* (Gross), spinale, $\times 1$; в. девон (гауйские слои), р. Вайве, Латвия (Обручева, 1962)
- Фиг. 2. *Livosteus grandis* (Gross), задний конец правого posterior ventro-laterale, $\times 1$; в. девон (гауйские слои), Латвия (Обручева, 1964)
- Фиг. 3. *Plourdosteus livonicus* (Eastman), правое posterior ventro-laterale, $\times 1$; в. девон (гауйские слои), р. Гауя, Латвия (Обручева, 1964)
- Фиг. 4. *Phyllolepis tolli* Vasiliauskas, anterior ventro-laterale, $\times 0,75$; в. девон (фамен), рч. Скуене, Латвия (голотип, Василяускас, 1963)
- Фиг. 5. *Homostius* sp., орнамент панциря. $\times 3$; ср. девон (арукюльские слои), Ленинградская обл. (Обручев, 1947)

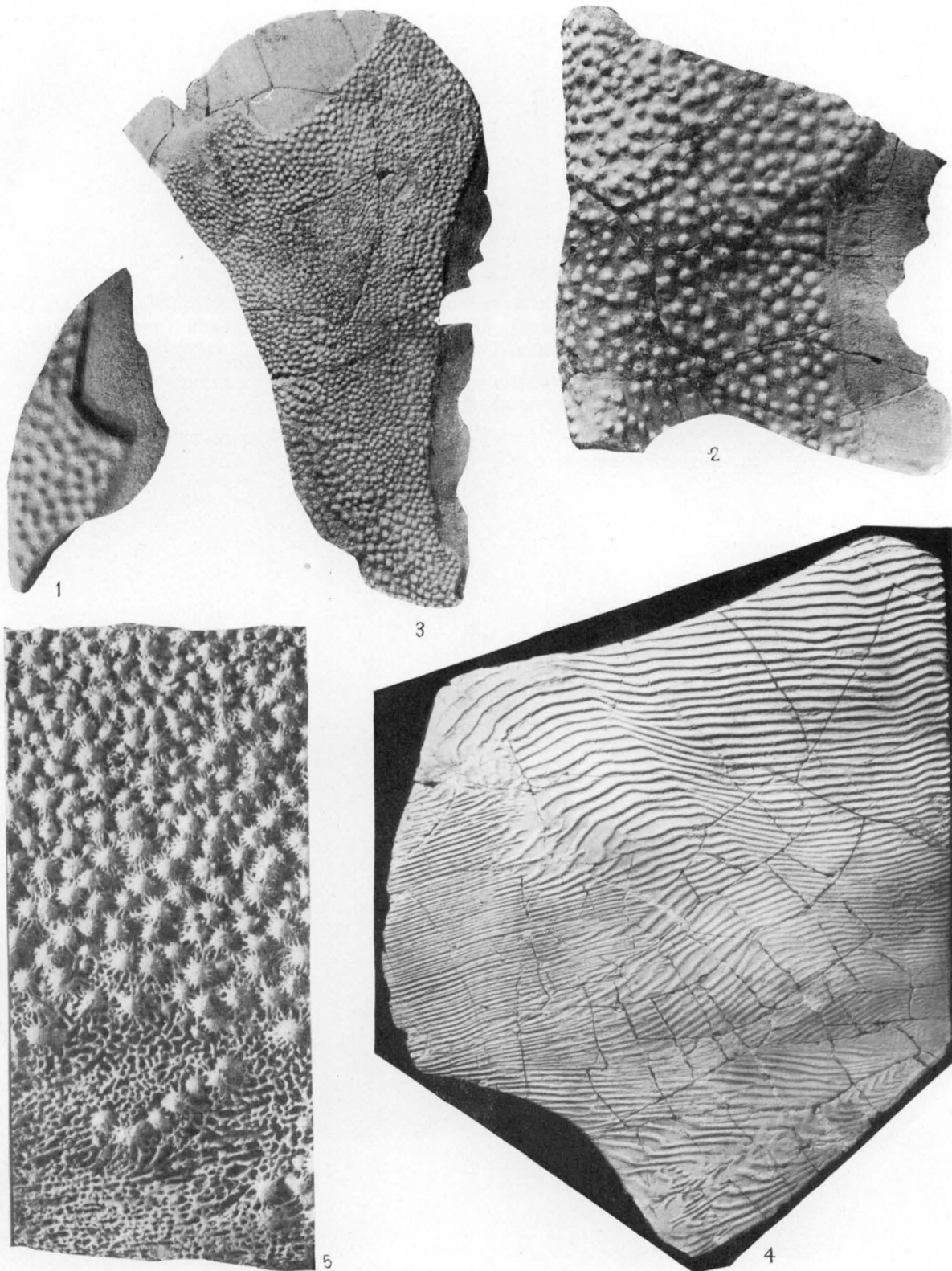
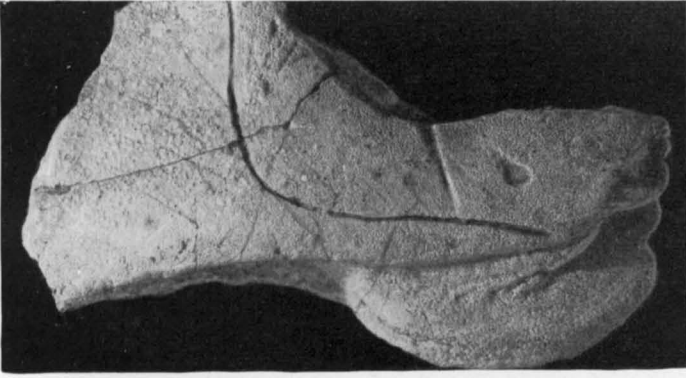
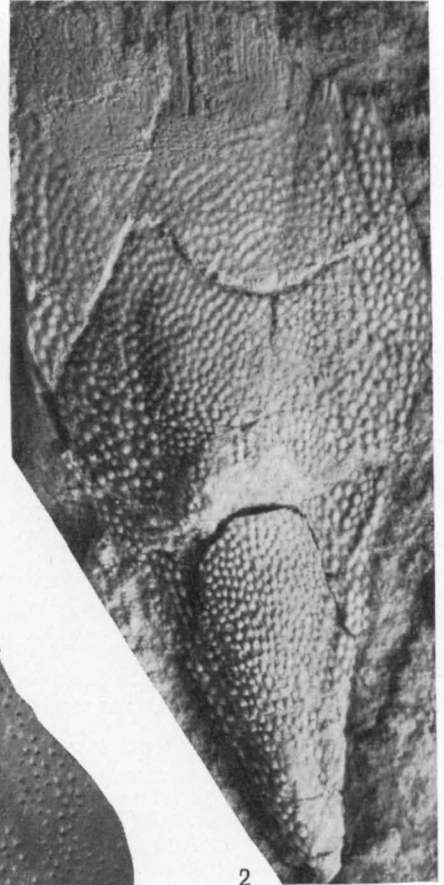


ТАБЛИЦА V

- Фиг. 1. *Eastmanosteus? egloni* (O. Obrucheva), suborbitale, $\times 1$; в. девон (шелонские слои), р. Сясь (голотип, Обручева, 1962)
- Фиг. 2. *Cocosteus orvikui* Gross, medio-dorsale, $\times 8$; ср. девон (наровские слои), окр. Ленинграда (Обручева, 1962)
- Фиг. 3. *Timanosteus tchernychevi* (Rohon), кости вентрального панциря, $\times 0,6$; в. девон (доманик), Ю. Тиман (Обручева, 1962)
- Фиг. 4. *Livosteus grandis* (Gross), centralia (передний край внизу), $\times 1$; ср. девон (абавские слои), Латвия (Обручева, 1964)



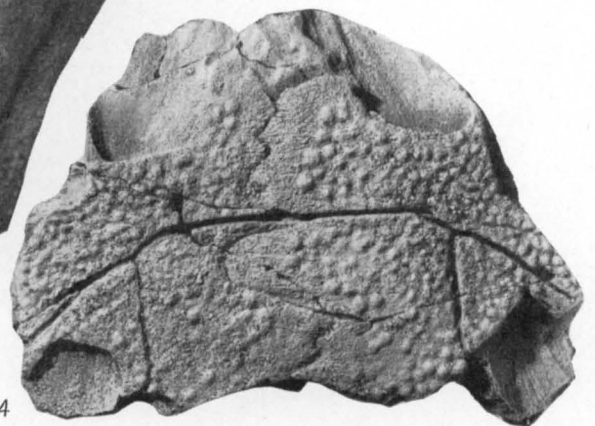
1



2



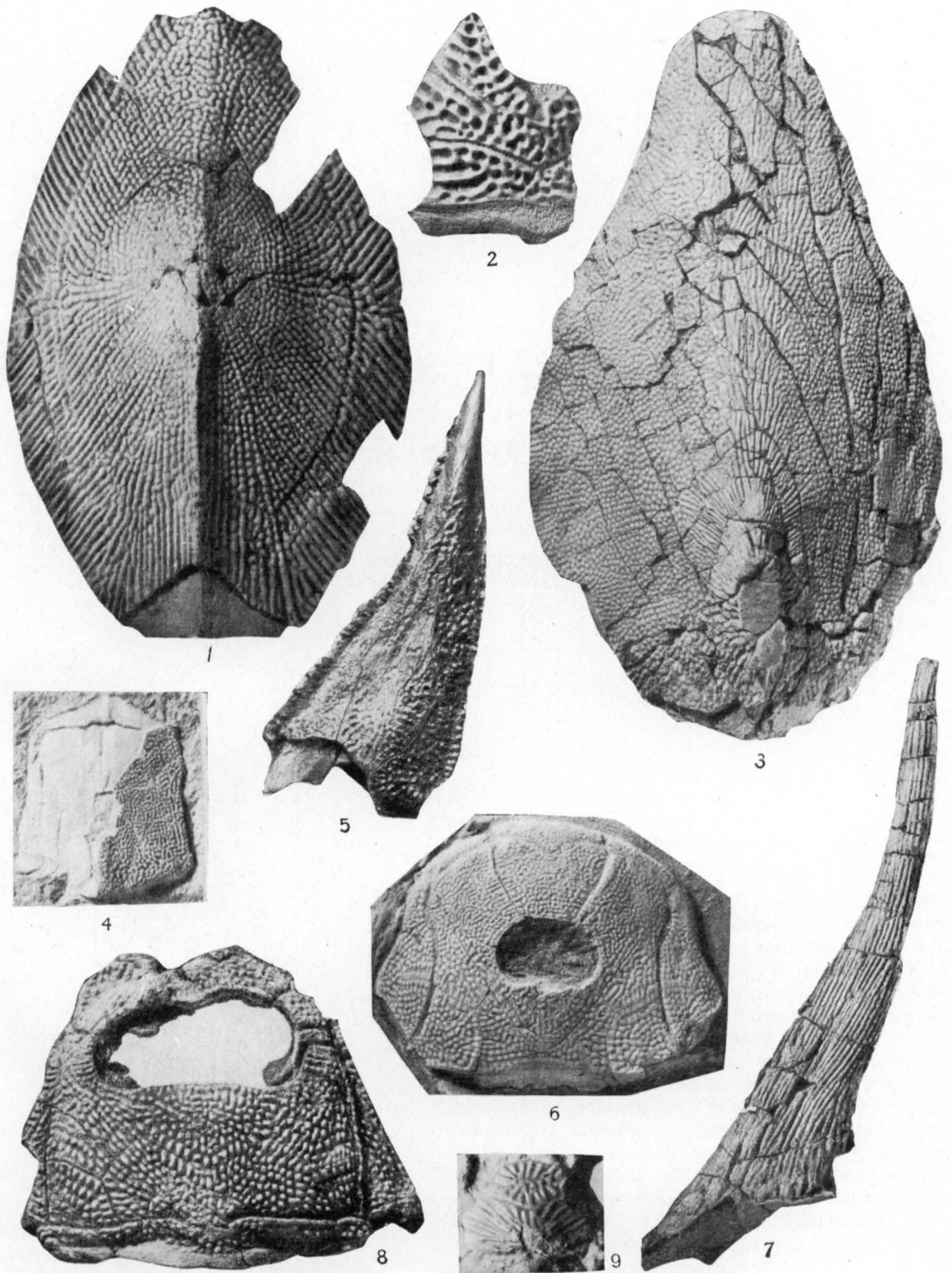
3



4

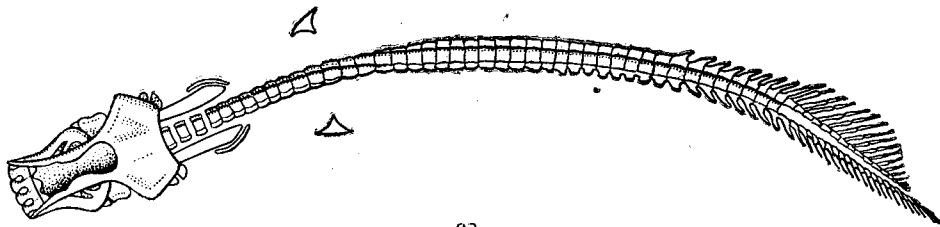
ТАБЛИЦА VI

- Фиг. 1. *Asterolepis radiata* Rohon, anterior medio-dorsale, × 1; в. девон (аматские слои), Эстония (Каратаюте-Талимаа, 1963)
- Фиг. 2. *Bothriolepis ornata* Eichwald, puchale, × 1; в. девон (фамен), Ленинградская обл. (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 3. *Byssacanthus dilatatus* (Eichwald), anterior medio-dorsale, × 1; ср. девон (наровские слои), Городенка, Эстония (Каратаюте-Талимаа, 1960)
- Фиг. 4. *Grossilepis tuberculata* (Gross), posterior medio-dorsale, × 1; в. девон (снетогорские слои), р. Великая, ниже Пскова (Обручев, 1947)
- Фиг. 5. *Asterolepis radiata* Rohon, дистальный сегмент грудного плавника, × 1; в. девон (аматские слои), р. Оредеж, Ленинградская обл. (колл. Палеонтол. ин-та).
- Фиг. 6. *Bothriolepis panderi* Lahusen, крыша черепа, × 1; в. девон (шелонские слои), р. Сясь (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 7. *Byssacanthus dilatatus* (Eichwald), шип anterior medio-dorsale, × 1; ср. девон (пярусские слои), Тори, Эстония (Каратаюте-Талимаа, 1960)
- Фиг. 8. *Asterolepis radiata* Rohon, крыша черепа, × 1; в. девон (аматские слои), Литва (Каратаюте-Талимаа, 1963)
- Фиг. 9. *Taeniolepis speciosa* Gross, puchale и postmediale, × 1; в. девон (огрская свита), р. Даугава, Латвия (Gross, 1933)

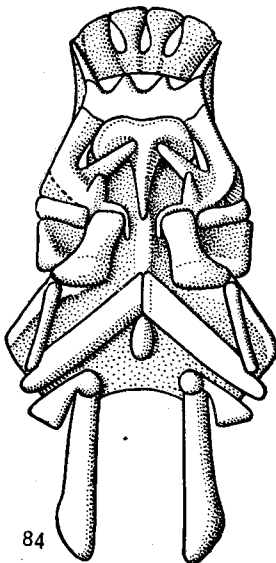


INCERTAE CLASSIS

ОТРЯД PALAEOSPONDYLIDA



83



84

Рис. 83, 84. *Palaeospondylus gunni* Traquair

83 — реконструкция, $\times 4$; 84 — реконструкция головы снизу, $\times 10$; ср. девон, Шотландия (Мой-Томас, 1940)

СЕМЕЙСТВО PALAEOSPONDYLIDAE GILL, 1896

Palaeospondylus Traquair, 1890. Тип рода — *P. gunni* Трак., 1890; ср. девон Шотландии. Мелкие (не более 5 см длиной) рыбообразные животные с голым телом и окостеневшими (или обызвествленными?) черепом и позвонками в виде колец. Туловищные позвонки с невральными дугами и отростками, хвостовые, кроме того, с гемальными. Хвостовой плавник гетероцеркный. В висцеральном черепе различают palatoquadratum, нижние челюсти, hyomandibulare и ceratohyale. Череп открыт в передней части сверху и спереди. Есть брюшные плавники и, вероятно, грудные. Родственные отношения неясны, большинством авторов относился к Cyclostomi, по Дж. Мой-Томасу (Мой-Thomas, 1940) — особый отряд Placodermi (лишенный наружного скелета!) (рис. 83, 84). Один вид из одного местонахождения.

ЛИТЕРАТУРА

Bulman O. M. B. 1931. Note on *Palaeospondylus gunni*, Traquair. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 8, N 44, p. 179—190.

Dean B. Is *Palaeospondylus* a cyclostome? Trans. New York Acad. Sci., v. 15, p. 101—104.— 1898. Remarks on the affinities of *Palaeospondylus gunni*. Proc. Zool. Soc. London, p. 343—347.— 1900. The Devonian «lamprey» *Palaeospondylus gunni* Traquair, with notes on the systematic arrangement of the fish-like vertebrates. Mem. N. Y. Acad. Sci., v. 2, pt. 1, p. 1—32.

Kerr J. G. 1900. The zoological position of *Palaeospondylus* Traquair. Proc. Cambridge Philos. Soc., v. 10, p. 298—299.

Miller A. E. 1930. Note on the tail skeleton of *Lepidosiren paradoxa*, with remarks on the affinities of *Palaeospondylus*. Proc. Zool. Soc. London, p. 783—789. М о у-

Thomas J. A. 1940. The Devonian fish, *Palaeospondylus gunni* Traquair. Philos. Trans. Roy. Soc. London (B), v. 230, N 573, p. 391—413.

Sollas W. J. a. Sollas I. B. J. 1904. On account of the Devonian fish, *Palaeospondylus gunni* Traquair. Ibid., v. 196, N 9, p. 267—294.

Traquair R. H. 1890. On the fossil fishes found at Achanarras quarry, Caithness. Ann. Mag. Natur. Hist. (6), v. 6, N 36, p. 479—486.— 1893. A further description of *Palaeospondylus gunni* Traquair. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, v. 12, p. 87—94.— 1894. *Palaeospondylus gunni* Traq. from the Caithness flagstones. Ann. Scottish Natur. Hist., v. 3, p. 94—99.

См. также в списке по Agnatha: Дерюгин К. М. 1921; в списке по Osteostraci: Stepsio E. A. 1927.

КЛАСС ACANTHODEI. АКАНТОДЫ

Л. И. Новицкая и Д. В. Обручев

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Обычно небольшие веретенообразные рыбы. Череп тропибазальный. Затылочная область длинная, рыло закругленное, короткое. На черепе и у некоторых на плечевом поясе кожные кости. Глаза большие, у переднего края головы, окружены 4—6 и более окологлазничными костями. Ноздри высоко, тесно сближены. Эндокраний хрящевой или целиком покрыт тонким слоем перихондральной кости, или окостеневают несколькими перихондральными костями, разделенными хрящом. Челюсти окостеневают одной или несколькими костями каждая, не имеют покровных костей. Мандибулярная дуга с жаберными лучами, отделена от гиоидной полной жаберной щелью. 3—5 бранхиальных дуг. У некоторых силурийских и девонских форм нижняя часть жаберной полости покрыта одной мандибулярной жаберной крышкой, верхняя — серией крышек, отходящих назад от каждой из жаберных дуг. У остальных одна мандибулярная крышка покрывает всю жаберную полость. Есть крупные отолиты. В хорде у некоторых есть окостенения. Один-два спинных и один анальный плавник. Хвост гетероцеркный. Между грудными и брюшными плавниками у древних форм серия дополнительных колючек. Все плавники, кроме хвостового, с сильным шипом из остеодинтина. Плавниковая перепонка поддерживается цератотрихиями. Тело покрыто плотными косыми рядами мелких четырехугольных чешуй ганоидного типа, обычно переходящих на плавники. Птеригоподии отсутствуют. В. силур — н. пермь. Четыре отряда: Diplacanthida, Ischnacanthida, Gyrocacanthida, Acanthodida.

История изучения

Название Acanthodiens (от Acanthodes — колючий) было дано Л. Агассисом (Agassiz, 1844) группе рыб из девона Шотландии и перми Саара, отнесенных им к ганоидам и выделенных в семейство. На ранних стадиях их изучения появился ряд описательных работ (Roemer, 1857; Кнер, 1868; Newton, 1892; Davis, 1894), среди которых выделяются работы Дж. Паури (Powrie, 1861, 1864, 1870) и Ф. Эгертона (Egerton, 1861—1866), посвященные акантодам из нижнего девона Шотландии. В России в этот период опубликованы труды Х. Пандера (Pander, 1856), первым обратившего внимание на чешую акантодов (отнесенных им к Coelolepidae) из верхнего силура о-ва Сааремаа и выделенного рода *Gomphodus* и *Nostolepis*, Э. Эйхвальда (Eichwald, 1860) и И. Рогона (Rohon, 1889, 1893).

Большинство названных авторов включало акантодов в группу ганоидных рыб. Однако Т. Гексли (Huxley, 1861) и А. Фрич (Fritsch, 1893) отметили сходство внутреннего строения акантодов с акуловыми, к которым их, начиная с конца XIX в. вплоть до 30-х годов XX в. и относили многие палеонтологи: О. Рейс (Reis, 1890—1896), Р. Траквэр (Traquair, 1890—1894), А. С. Вудвард (Woodward, 1891—1932), Э. Стеншё (Stensiö, 1936), Д. С. Джордэн (Jordan, 1923), Г. Севе-Сёдерберг (Säve-Soderbergh, 1934). Среди работ этого периода необходимо отметить монографию Рейса (Reis, 1896) об *Acanthodes bronni* Ag.

В 1911 г. О. Иекель (Jaekel) сблизил акантодов с костистыми рыбами.

Впервые в качестве самостоятельной группы акантоды описаны Б. Дином (Dean, 1907). Э. Гудрич (Goodrich, 1909) выделил их в подкласс, Л. С. Берг (1922) в класс.

В. Брайент (Bryant, 1929—1934), К. Хоппе (Hoppe, 1931), Э. Нильсен (Nielsen, 1932), Ф. Бротцен (Brotzen, 1934), В. Гросс (Gross, 1935, 1937) и Ж. Леман (Lehman, 1937) опубликовали в 30-х годах нашего столетия несколько крупных работ, посвященных детальному исследованию морфологии и гистологии акантодов. В эти же годы Д. М. С. Уотсон (Watson, 1937) дал тщательное морфологическое описание основных родов акантодов и сравнение их с Placodermi, Elasmobranchii и Osteichthyes, побудившее его объединить акантодов в ранге отряда с Placodermi в ступень и класс Aphetohyoidea. Эта классификация была принята некоторыми авторами: Дж. Мой-Томасом (Moy-Thomas, 1939), А. Ш. Ромером (Romér, 1945), Т. Вестоллом (Westoll, 1945), выделявшим акантодов в класс внутри Aphetohyoidea.

Среди работ последнего времени, касающихся строения акантодов, а также связанной с ними проблемы афетогноидии, особого внимания заслуживают работы В. Гросса (Gross, 1940, 1947, 1957), Н. Холмгрена (Holmgren, 1942), Э. Стенше (Stensiö, 1947), Т. Орвига (Ørvig, 1951, 1957), Л. Рассела (Russell, 1951), К. Арамбура (Arambourg, 1958), Д. М. С. Уотсона (Watson, 1959), Д. Эйлера (Eyley, 1958, 1962).

В СССР акантоды описаны Л. С. Бергом (1958) и Д. В. Обручевым (1955, 1963) из нижнего карбона Минусинских и Тувинской впадин.

Морфология

Эндокраний (полностью известен только у *Acanthodes*) очень сходен с эндокранием Selachii, особенно с эмбриональными стадиями развития последнего (Holmgren, 1942), а также с эндокранием Palaeoniscidae и Placodermi. Он тропибазальный, с межглазничной перегородкой. Мозговая полость в затылочной части. Окостеневают серией непарных и парных перихондральных костей (рис. 1) Непарные (на вентральной стороне): Т-образная передняя базальная — *basale anterior* (*bas.ant*) трабекулярного происхождения с пятью маленькими косточками у переднего конца, несет гипофизное отверстие и сочленовные площадки для палатобазальных отростков — *processus palatobasales* (*pr.pbas*); средняя базальная пластинка — *medio-basale* (*m.bas*), возможно, являющаяся обособленной передней частью *parachordalia*, и задняя базальная — *basale posterior* (*bas.post*) или *basioscipitale* паракордального происхождения с каналом для спинной аорты. Парные:

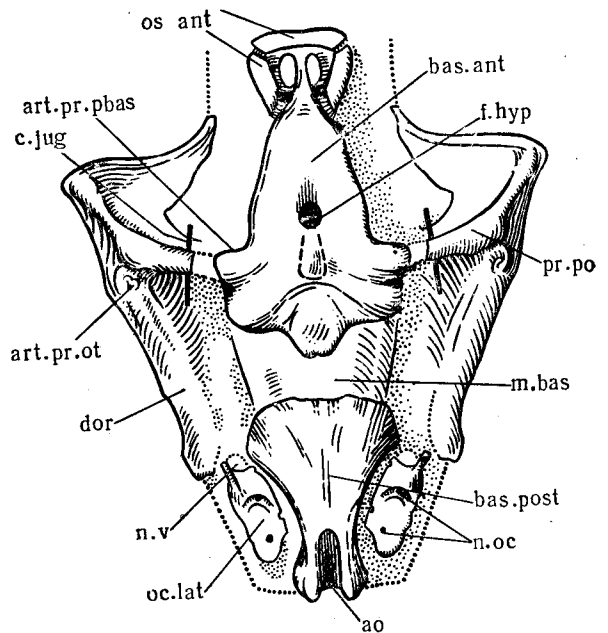


Рис. 1. Эндокраний *Acanthodes* sp. снизу, $\times 1,5$ (Watson, 1937)

bas. ant — переднее базальное окостенение; *os ant* — окостенения у переднего конца черепа; *m. bas* — среднее базальное окостенение; *bas. post* — заднее базальное окостенение; *f. hyp* — гипофизное отверстие; *art. pr. pbas* — сочленовная поверхность для палатобазального отростка; *pr. po* — посторбитальный отросток; *c. jug* — югулярный канал; *art. pr. ot* — сочленовная поверхность для слухового отростка; *dor* — дорзальное окостенение; *n. v* — выемка для блуждающего нерва; *oc. lat* — боковое затылочное окостенение; *n. oc* — отверстие для затылочных нервов; *ao* — желобок для спинной аорты

боковые затылочные — *occipitalia lateralia* (*oc. lat*) или *exoccipitalia* с отверстиями для блуждающего и затылочных нервов и дорзальные — *dorsalia* (*dor*) с сочленовной поверхностью для слухового отростка — *processus oticus* (*pr.ot*). Верхние края глазниц окостеневают и кончаются пост-орбитальными отростками — *processus postorbitales* (*pr.po*), связанными с задней частью *basale anterior* хрящом, прободенным отверстием для горизонтального югулярного канала — *canalis jugularis* (*c.jug*). В этмоидной области окостенений нет, ольфакторных капсул нет.

Висцеральный скелет представлен мандибулярной, гиоидной и тремя-четырьмя, редко пятью, бранхиальными дугами. Мандибулярная дуга (рис. 2a) состоит из небноквадратного и меккелева хрящей, образующих верхнюю и нижнюю челюсти. Небноквадратный хрящ расширен в передней части; окостеневают одной костью (*Climacanthus*, *Cheiracanthus*) или двумя — в переднем и заднем отделах (*Mesacanthus*, *Ischnacanthus*), или тремя — в переднем, заднем и слуховом отделах (*Acanthodes*). У примитивных

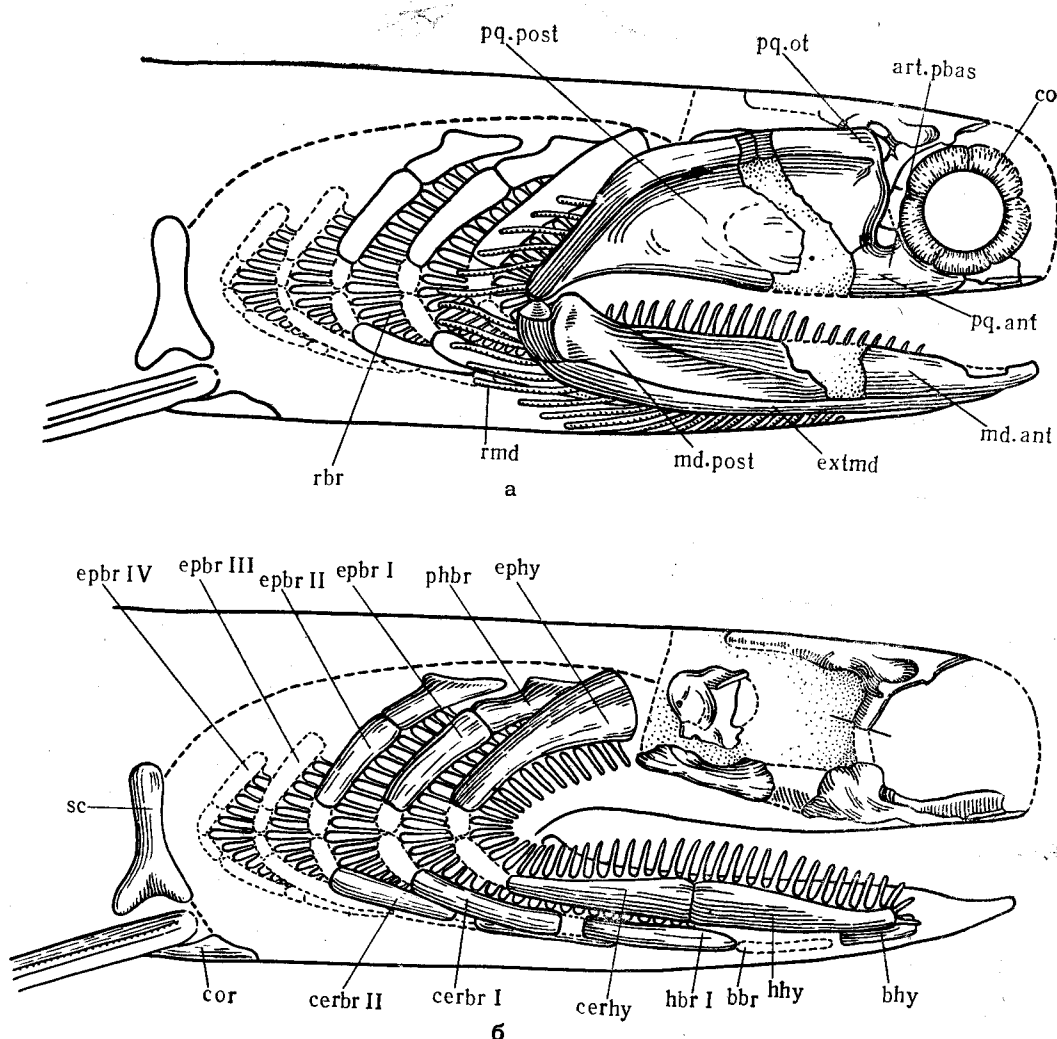


Рис. 2. Висцеральный скелет *Acanthodes* sp.

a — с мандибулярной дугой, $\times 1$; *b* — без мандибулярной дуги, (Watson, 1937); *pq. ant* — переднее окостенение небноквадратного хряща; *pq. post* — заднее окостенение; *pq. ot* — окостенение в ушной области; *art. pbas* — палатобазальное сочленение; *md. ant* — переднее окостенение меккелева хряща; *md. post* — заднее окостенение; *extmd* — *extramandibulare*; *rmd* — манди-

булярные лучи; *rbr* — жаберные лучи; *ephy* — *epihyale*; *cerhy* — *ceratohyale*; *hhy* — *hypohyale*; *bhy* — *basihyale*; *phbr* — *pharyngobranchiale*; *epbr I-IV* — *epibranchialia*; *bbr* — *basibranchiale*; *cerbr I, II* — *ceratobranchialia*; *sc* — лопатка; *cor* — кораконд; *co* — окологлазное кольцо; *hbr I* — *hypo-*
branchiale

форм, как *Climatius*, он не сочленяется с эндокранием, у более поздних (*Mesacanthus*, *Cheiracanthus*, *Acanthodes*) два сочленения — ушное, позади посторбитального отростка, и базальное в небном отделе.

Меккелев хрящ с передним симфизом, всегда длиннее небноквадратного, окостеневаает одной костью (*Climatius*, *Cheiracanthus*) или двумя — передней и задней (*Mesacanthus*, *Ischnacanthus*, *Acanthodes*). Иногда на нижней челюсти есть придаточная косточка, *extramandibulare*, поддерживающая жаберные лучи. Зубы прирастают к челюстям, состоят из остеодентина, без эмали, конические, иногда сливающиеся в спираль, имеются не у всех. Наиболее полно озуб-

ление представлено у *Ischnacanthus* симфизной спиралью на нижней челюсти и зубами (большими и малыми) на *palatoquadratum*, меккелевом хряще и небе. От заднего края мандибулярной дуги отходят кожные костные лучи, иногда очень сильные и длинные (*Euthacanthus*, *Mesacanthus*), поддерживающие большую перепончатую жаберную крышку. Мандибулярная крышка у акантодов главная, в отличие от остальных рыб, где таковой является гиоидная.

Гиоидная дуга (рис. 2 б) состоит из *epi-*, *cerato-*, *hypohyale* и непарного *basihyale*; редко окостеневаает, но почти всегда покрыта кожными костями. У примитивных форм ее вентральная часть сливается в одну кость, сочленяющуюся

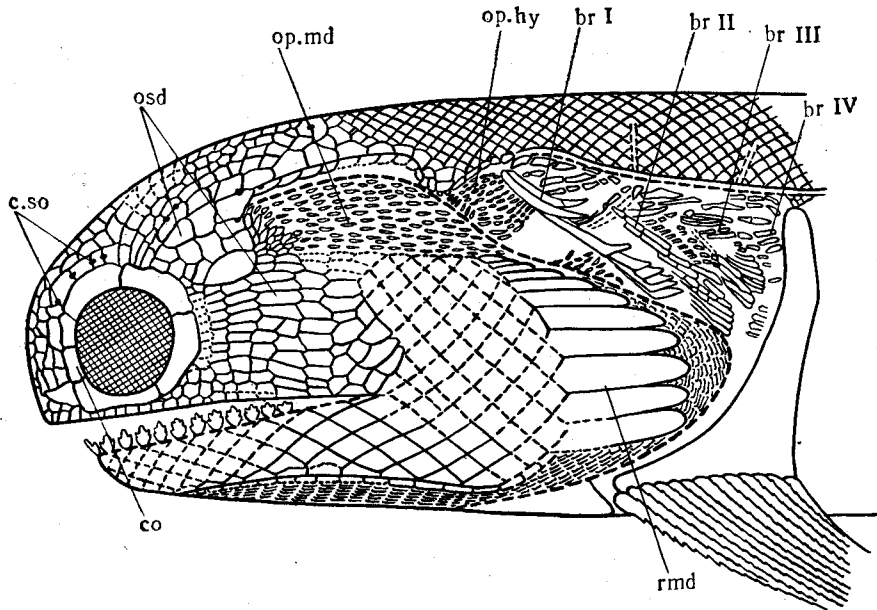


Рис. 3. Реконструкция головы *Climatius reticulatus* Agassiz, $\times 1,5$ (Watson, 1937)

osd — кожные кости; c. so — поры надглазничного канала; op. md — мандибулярная крышка; op. hy — гиоидная крышка;

br I—IV — кожные кости жаберных дуг и их крышек; rmd — мандибулярные лучи; co — окологлазничное кольцо

с basihyale. Передний край на всем своем протяжении может нести жаберные шипы (*Acanthodes*) такие же, как на бранхиальных дугах.

До последнего времени оставался спорным вопрос о функции гиоидной дуги и ее связи с мандибулярной. По Уотсону (Watson, 1937), эти дуги полностью разделены жаберной щелью, и гиоидная не участвует в подвешивании челюстей, выполняя только дыхательную функцию. Действительно, наличие жаберных шипов на гиоидной дуге и жаберных лучей на мандибулярной является тому подтверждением. Однако Н. Холмгрен (Holmgren, 1942) и Э. Стеншё (Stensiö, 1947) считают, что при наличии у акантодов хорошо развитой преоперкулярной линии перед гиоидной жаберной щелью эта щель могла существовать только как брызгальце, так как, оставаясь полной, она должна была бы пересекаться нервами VII пары, снабжающими преоперкулярный канал (Stensiö, 1947). По мнению Стеншё, верхняя часть гиоидной дуги в виде *hyomandibulare* участвовала в амфистилическом прикреплении челюстей к черепу.

Дальнейшие исследования нервной системы рыб показали (Millot et Anthony, 1958), что преоперкулярная линия может иннервироваться не только VII, но и V парой нервов, проходящей впереди гиоидной щели, не пересекая ее. В связи с этим возражение Стеншё не может считаться полностью обоснованным. По-видимому, акантоды действительно обладали полной

гиоидной щелью и их гиоидная дуга выполняла только дыхательную функцию.

Жаберные дуги U-образной формы, как у *Palaeoniscidae*, состоят из тех же элементов, что и гиоидная, но в дорзальной части имеют еще *pharyngobranchialia*. У примитивных форм на них есть покровные кости и небольшие жаберные крышки, поддерживаемые кожными костными лучами. В ходе эволюции жаберные крышки и покровные кости исчезают, а хрящ дуг окостеневаает.

Покровные кости на дорзальной стороне и боках головы в виде небольших полигональных пластинок, напоминающих чешуи (рис. 3). Они относительно крупны в окологлазничном кольце, на *operculum* и бранхиальных дугах. Внутренняя поверхность плоская или слегка вогнутая, внешняя покрыта бугорками, скульптурированными гребнями и желобками, радиально расходящимися от вершины. У *Acanthodes* число покровных костей сокращается до серии косточек, окружающих сенсорные каналы головы.

Сенсорная система в виде ямочной линии (*pit lines*) или желобка, образованного множеством костных полуцилиндров, тесно примыкающих один к другому концами, или в передней части головы настоящий канал, связанный с поверхностью порами (рис. 3). Сенсорные линии с большим количеством невроматов. На теле у многих форм есть парная вентральная

сенсорная линия. Главная боковая проходит от выемки хвостового плавника или из его верхней лопасти вдоль тела между двумя рядами чешуй, иногда сливающихся вместе, и над жаберной полостью переходит на голову. От ее передней части отходит вверх несколько комиссур. Каналы головы (рис. 4): инфраорбитальный — *s. infraorbitalis (ioc)* — отходит от главного,

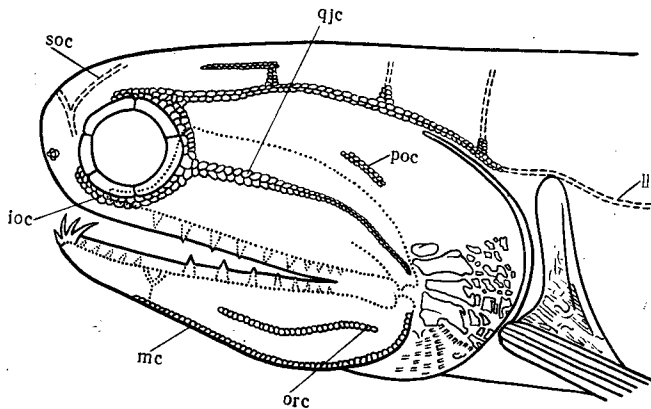


Рис. 4. Чувствительные каналы головы *Ischanacanthus gracilis* Egerton, $\times 3,5$ (Watson, 1937)

soc — надглазничный; *ioc* — подглазничный; *qjc* — квадрато-югальный; *roc* — преоперкулярный; *orc* — оральный; *mc* — мандибулярный; *ll* — боковая линия

огibaет орбиту сзади и снизу; супраорбитальный — *s. supraorbitalis (soc)* — всегда отделен от главного, проходит вниз перед глазом, может сливаться с инфраорбитальным. У *Diplacanthus* развита постеро-медиальная ветвь супраорбитального канала, соответствующая таковой у *Arthrodira*. У *Acanthodes* оперкулярный канал — *s. opercularis (oc)* соединяет мандибулярный с каналом главной боковой линии перед плечевым поясом и не имеет гомологов в других группах рыб.

Каналы щеки: преоперкулярный — *s. praepreopercularis (roc)*, квадрато-югальный — *s. quadrato-jugalis (qjc)*, оральный — *s. oralis (orc)* и мандибулярный — *s. mandibularis (mc)*. Форма и расположение первых двух значительно варьируют, обнаруживая сходство с различными группами рыб. Так, квадрато-югальный и преоперкулярный каналы у *Euthacanthus* и *Acanthodes* соответствуют югальному и преоперкулярному каналам *Crossopterygii* и *Elasmobranchii* (Stensiö, 1947; Arambourg, 1958). Преоперкулярная линия *Acanthodes* напоминает также соответствующую линию *Arthrodira* и высших *Actinopterygii*. Супрамаксиллярная и постмаксиллярная линия у *Diplacanthus* как у *Holocerhalii* и *Arthrodira* (югальная линия).

Сенсорные линии головы связаны с особыми рядами покровных костей. Промежутки между

ними заполнены маленькими пластинками, исчезающими у *Acanthodes*.

Плечевой пояс разнообразен, обычно состоит из лопатки (*Mesacanthus*, *Ischnacanthus*) или из лопатки и коракоида (*Cheiracanthus*) в виде костных или частью хрящевых стержней. У некоторых нижнедевонских форм (*Climatius*, *Euthacanthus*) на его вентральной стороне есть серия покровных костей, варьирующих в количестве и размерах. Наиболее полно она представлена у *Climatius* — непарной медианной и парными цилиндрическими передними латеральными, крупными передними адмедиальными, задними адмедиальными, треугольными ребристыми костями и серией очень мелких кожных костей между шипом грудного

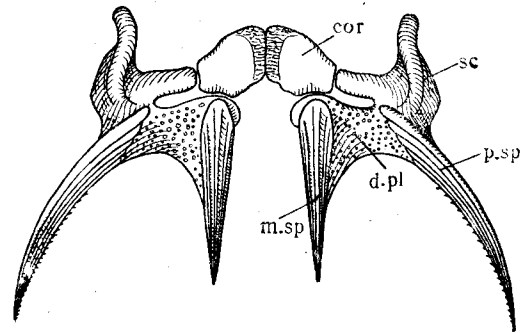


Рис. 5. Плечевой пояс *Diplacanthus striatus* Agassiz, снизу, $\times 2,5$ (Watson, 1937)

cor — коракоид; *sc* — лопатка; *p. sp* — шип грудного плавника; *m. sp.* — добавочный шип; *d. pl* — кожная пластинка

плавника, треугольными и задними адмедиальными. Однако обычно число покровных костей не превышает одну-две пары.

Известны различные усложнения плечевого пояса. Так, у *Diplacanthus* в него включается пара дополнительных шипов, соединяющихся с наружными шипами двумя кожными пластинками (рис. 5). У *Gyracanthides* между основаниями грудных плавниковых шипов располагаются две пары больших полых треугольных шипов, возможно, соответствующих передним латеральным и треугольным ребристым костям *Climatius*.

Плавники с сильным шипом из остеодинта, внутри полым. Полость открывается назад, в сторону плавниковой перепонки. У поздних форм (*Acanthodes*) шипы уплощены и полость открывается внутрь тела. На перепонке обычно чешуи. Шипы грудных плавников от коротких с очень широким основанием (*Brachyacanthus*) до очень длинных (*Gyracanthides*). Скульптура из параллельных туберкулированных или гладких гребней. Между грудными и брюшными плавниками у примитивных форм серия допол-

нительных плавниковых шипов, до пяти пар, подтверждающих теорию образования парных плавников из боковой складки тела.

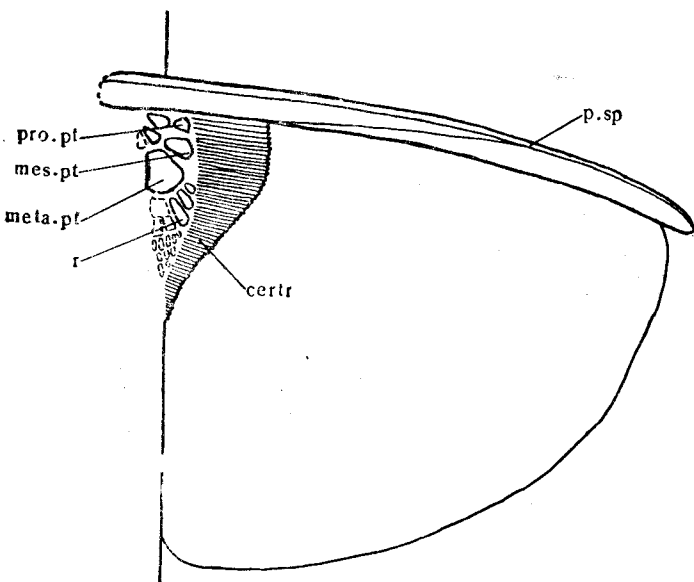


Рис. 6. Скелет грудного плавника *Acanthodes* sp., $\times 1,6$ (Watson, 1937)

p. sp. — шип грудного плавника; *pro. pt.* — проптеригий; *mes. pt.* — мезоптеригий; *meta. pt.* — метаптеригий; *r.* — радиалии; *certr.* — цератотрихии

Спинные и анальный шипы у части силурийских и девонских форм неглубоко погружены в кожу и не имеют внутренней поддержки. В ходе эволюции происходит погружение основания шипа в мускулатуру. Д. Уотсоном

(Watson, 1937) описан внутренний скелет первого спинного плавника у *Diplacanthus*, состоящий из трех больших *basalia* и ряда цилиндрических *radialia* над ними.

Внутренний скелет грудного плавника известен у *Acanthodes* (Watson, 1937). Он трибазальный, разделяется на про-, мезо- и метаптеригии. Два первых поддерживают по одной небольшой радиалии, к третьему прикрепляется большая кость с тремя-четырьмя радиалиями у ее переднего конца, за ними — двойная серия окостеневших цератотрихий (рис. 6). Внутреннее строение брюшных плавников неизвестно.

Осевой скелет обычно хрящевой, но у некоторых (*Acanthodes*, *Diplacanthus*) отмечены (Watson, 1937) слабые окостенения невральных дуг и позвонков, практически неразличимых.

Чешуи мелкие, плотно прилегают друг к другу, состоят из массивного выпуклого основания, шейки и коронки, гладкой или со скульптурой. Форма коронки чаще прямоугольная, но может варьировать от ромбической до округлой. Чешуйный покров сплошной, у *Acanthodes* он частично редуцируется. По микроструктуре чешуи делятся на два типа (Gross, 1947): *Acanthodes* и *Nostolepis* (соответствует типу *Diplacanthus*, Brotzen, 1934). Основание чешуи конусовидное, с закругленной вершиной, на которой сидит коронка, пронизано массой шарпеевых волокон, радиально расходящихся от его вершины. В коронке выделяется внутренняя зона напоминающая плакоидный кожный

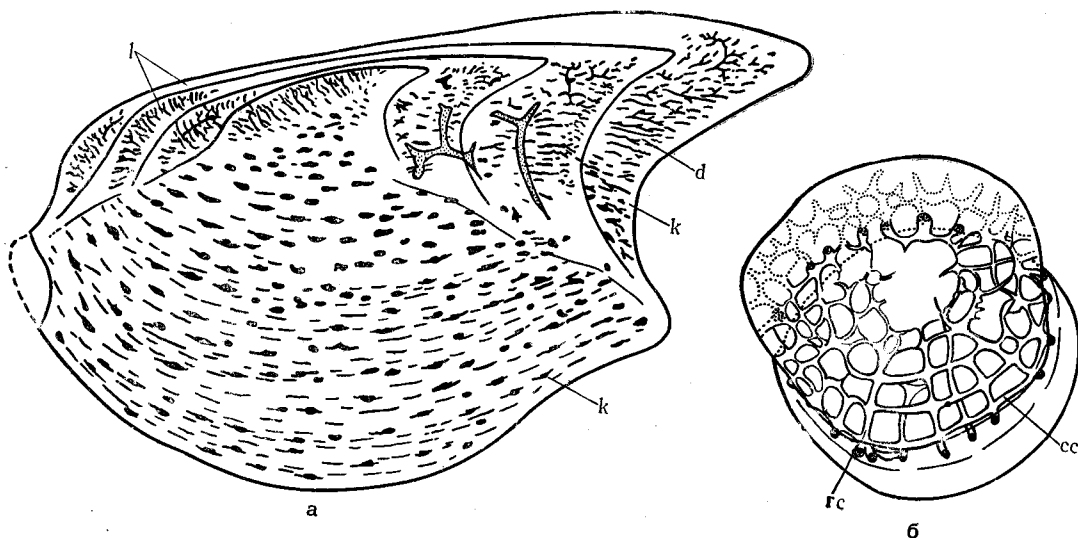


Рис. 7. Чешуя *Nostolepis striata* Pander

a. — вертикальный разрез, $\times 190$; *b.* — горизонтальный разрез через коронку, $\times 60$ (Gross, 1947); *k.* — костные клетки; *d.* — дентинные каналы; *l.* — пластины коронки; *cc.* — циркулярные кровеносные каналы; *rc.* — радиальные кровеносные каналы

зуб (эмбриональная чешуя, по Бротцену), вокруг которой чешуя нарастает концентрическими слоями. Основание также имеет пластинчатое строение, но его пластинки не совпадают с пластинками коронки. У типа *Nostolepis* (рис. 7)

переходные между короткими разветвленными дентинными трубочками и костными клетками (*Acanthodes*, *Haplacanthus*). В коронке нет костных клеток. Над основанием эмбриональной чешуи лежит широкий канал полукруглой или неправильной формы, из которого поднимаются вверх дентинные каналы. На горизонтальном шлифе через коронку они располагаются центростремительно. Нет циркулярных каналов. Поверхность пластин коронки в обоих типах покрыта прозрачным дуродентином, постепенно переходящим в обычный дентин пластинок. В типе *Nostolepis* дуродентин очень тонок, в типе *Acanthodes* образует почти всю толщину центра коронки.

Положение в системе и принципы систематики

Положение акантодов в системе неоднократно менялось. Первоначально они были выделены по внешней морфологии и чешуйному покрову в семейство (Agassiz, 1833—1843), а затем отряд (Owen, 1846) ганоидных рыб. Позднее, на основе внутреннего строения, включены в *Elasmobranchii*, но обнаружение кости в скелете акантодов сделало последнее невозможным. В 1937 г. Д. Уотсон предложил объединить их вместе с *Placodermi*, основываясь на некотором сходстве в строении хрящевого черепа, в ступени и класс *Aphetohyoidea* (свободногоидные), равнозначный ступени *Pisces*. Однако отсутствие доказательств существования полной гиоидной щели у *Placodermi* и накопившиеся данные по морфологии и гистологии акантодов (Brotzen, 1934; Holmgren, 1942; Stensiö, 1947; Gross, 1957; Watson, 1959) привели ряд исследователей (Берг, 1922; Agambourg, 1958; Watson, 1959) к необходимости выделения их в особый класс, что и было сделано Бергом в 1922 г.

Класс *Acanthodii* помещен Бергом в систему между классами *Placodermi* и *Elasmobranchii*, им же (1955) выделено семь отрядов и девять семейств акантодов. Однако чрезмерная детализация привела к искусственному разделению форм, несомненно тесно связанных. Так, *Mesacanthus* (отр. *Mesacanthiformes*), *Cheiracanthus* (отр. *Cheiracanthiformes*) и *Acanthodes* (отр. *Acanthodiformes*), помещенные им в разные отряды, представляют, как показывает сравнение, один эволюционный ряд, на котором хорошо прослеживаются изменения, претерпеваемые акантодами за время их существования, а именно: исчезновение промежуточных шипов на брюхе, появление перихондральной кости на хрящевом черепе, постепенное увеличение жаберной крышки, погружение основания шипов в мускулатуру, образование внутреннего скелета плавников. Естественнее объединить их в один отряд

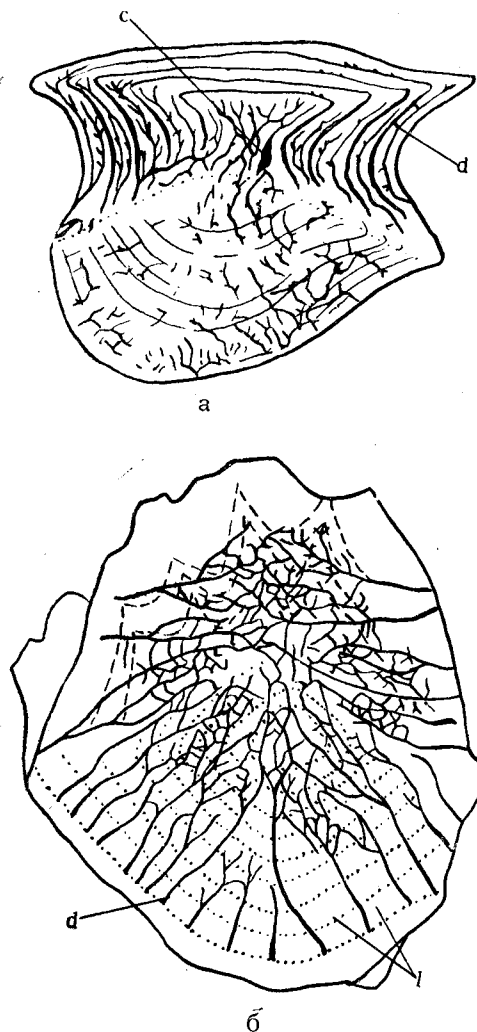


Рис. 8. Чешуя *Haplacanthus perseensis* Gross

a — вертикальный разрез, $\times 175$; *b* — горизонтальный разрез через коронку, $\times 175$ (Gross, 1947); *d* — дентинные каналы; *c* — канал над основанием эмбриональной чешуи; *l* — пластины коронки

основание из пластинчатой кости с концентрически расположенными костными клетками. Коронка образована главным образом дентином, но содержит также крупные костные клетки. В ней четко различаются циркулярные и радиальные кровеносные каналы, образующие на горизонтальных шлифах характерную для этого типа сеть. У типа *Acanthodes* (рис. 8) основание и коронка состоят из дентина. Дентинные трубочки основания очень напоминают костные клетки, иногда наблюдаются образования,

Acanthodida и рассматривать как представитель трех семейств этого отряда, в основном соответствующего семейству Acanthodidae К. Арамбура (Arambourg, 1958). То же самое относится и к отрядам Clamatiiformes и Diplacanthiformes, которые должны быть, по-видимому, объединены в один отряд Diplacanthida (соответствует семейству Diplacanthidae Арамбура) с семействами Clamatiidae и Diplacanthidae, эквивалентными одноименным отрядам Берга. Отряды Ischnacanthida (соответствует отряду Ischnacanthiformes Берга или семейству Ischnacanthidae Арамбура) и Gyracanthida (соответствует отряду Gyracanthiformes Берга или семейству Gyracanthidae Арамбура), вероятно, следует оставить самостоятельными, хотя со временем второй, возможно, будет присоединен к отряду Diplacanthida.

История развития

Остатки акантодов в виде разрозненных чешуй и плавниковых шипов известны начиная с нижнего силура (верхний лландовери США, венлок (?) Чехии). Их довольно много в верхнем силуре (н.лудлоу о-ва Сааремаа, эрратические валуны Северной Германии, в. лудлоу Англии). Особенно широко распространены акантоды в нижнем и среднем девоне Шотландии, Северной Америки, Прибалтики и Антарктики. В карбоне число их сокращается (Британские о-ва, Франция, Германия, Минусинские впадины и Тува, Австралия, Северная Америка), в нижней перми они вымирают (найжены в Рейнской обл., Чехии и Польше).

Относительно происхождения акантодов нет единого мнения. Л. С. Берг (Суворов, 1948) считал их наряду с Elasmobranchii и Teleostomi ветвью Saccostei (Placodermi), Н. Холмгрен (Holmgren, 1942) — ветвью очень примитивного акулородного ствола, выводимого, в свою очередь, из группы древних коккостеоподобных артродир. В последнее время выдвинута гипотеза (Heyler, 1962) о происхождении акантодов из Proselachii — очень примитивной группы акул (вероятно, имевших полную гиоидную жаберную щель), из которой выводятся также Placodermi и Elasmobranchii.

За время существования акантоды претерпевают сравнительно небольшие изменения, выражающиеся в удлинении тела, увеличении жаберной крышки, редукции окостенений в черепе, редукции чешуйного покрова, исчезновении первого спинного и дополнительных плавников и в уменьшении размеров оставшихся.

Акантоды — преимущественно пресноводные рыбы, иногда встречающиеся в морских, хотя и опресненных отложениях лагунного типа, как нижний карбон Минусинских котловин, где единичны представители морской фауны, но многочисленны остатки наземной флоры. Большинство акантодов — мелкие формы со слабым или отсутствующим озублением, защищенные шипами, преимущественно с брюшной стороны, вероятно, были главным образом планктоноядными, но некоторые, с хорошо развитыми зубами, как *Ischnacanthus*, по-видимому, — хищники.

Захоронения акантодов можно разделить на два типа: 1) в виде разрозненных чешуек и шипов в речных и морских отложениях или 2) в виде более или менее цельных и многочисленных экземпляров в озерных и лагунных отложениях. К первому типу относятся находки акантодов в верхнем силуре о-ва Сааремаа и в девоне Прибалтики, ко второму — местонахождение в девоне межгорных впадин Шотландии и низах карбона Северо-Минусинских котловин, где массовая гибель рыб была, возможно, связана с отложением вулканического пепла.

Биологическое и геологическое значение

Акантоды представляют большой интерес для биологии, так как это — одна из древнейших групп челюстноротых, сочетающая в себе черты основных классов рыб (Placodermi, Chondrichthyes и Osteichthyes) и являющаяся родоначальной для Actinopterygii. Действительно, между акантодами и девонскими Palaeoniscida (*Cheirolepis*) — древнейшим отрядом Actinopterygii — много сходства, свидетельствующего об их близком родстве (ганоидный тип чешуй, форма хвоста, удлинённая заглазничная часть черепа, наличие отолитов, форма бранхиальных дуг). С другой стороны, акантоды имеют много общего с Elasmobranchii (*Pleuracanthus*), особенно с эмбриональными стадиями развития последних (Holmgren, 1942), в строении эндокрания, наличии гиоидной жаберной щели, шипов и цератотрихий в плавниках, а также с Placodermi — перихондральная кость в скелете, покровные кости на черепе и плечевом поясе, шипы в грудных плавниках, что может быть скорее всего объяснено происхождением этих групп от общего предка (Heyler, 1962). Изучение акантодов имеет большое значение для дальнейшего выяснения филогенетических отношений рыб.

Значение акантодов для стратиграфии пока невелико из-за отсутствия достаточного количества изображений и детальных описаний чешуи

и плавниковых шипов, широко распространенных в девонских и карбоновых, преимущественно континентальных, отложениях. Устра-

нение этого недостатка делает акантодов группой, важной не только в биологическом, но и в геологическом смысле.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД DIPLACANTHIDA

Два спинных плавника. Есть промежуточные шипы на брюхе. На плечевом поясе кожные кости. Эндокраний хрящевой. Челюсти окостеневают одной или двумя костями каждая. Плавниковые шипы укреплены в коже или глубоко погружены в мускулатуру. У средне- и верхнедевонских форм в первом спинном плавнике скелет из базалий и радиалий. В. силур — н. карбон. Два семейства: *Climatiidae* и *Diplacanthidae*.

СЕМЕЙСТВО CLIMATIIDAE BERG, 1940

Несколько пар промежуточных шипов на брюхе. Челюсти окостеневают одной костью каждая. Нет *extramandibulare*. Жаберная полость покрыта внизу одной крышкой, сверху — серией крышек. Плавниковые шипы неглубоко укреплены в коже. Микростроение чешуй по типу *Nostolepis*. В. силур — н. девон.

Climatius Agassiz, 1845. Тип рода — *C. reticulatus* Ag., 1845; н. девон Шотландии. Небольшие рыбы с торпедообразным стройным телом. Первый спинной плавник проецируется между грудными и брюшными, второй — немного впереди анального. Четыре пары промежуточных шипов на брюхе. Верхняя лопасть хвоста очень длинная и узкая. Окологлазничное кольцо из шести массивных скульптурированных костей. Зубы по 3—5 сливаются в спирали, унизывающие верхний край нижней челюсти. На плечевом поясе одна непарная и несколько парных кожных костей. Плавниковые шипы с широким основанием, слегка изогнутые, латерально сжатые, с многочисленными (9—20) продольными

ребрышками, передние из которых, а частью и остальные, туберкулированы. Полость занимает около $\frac{2}{3}$ длины шипа (рис. 3, 9). Несколько видов. В. силур (лудлоу) о-ва Саарема и (валуны) С. Германии; н. девон Шотландии и Канады (?).

Nostolepis Pander, 1856 (*Rhabdiodus* Rohon, 1893; *Diplacanthoides*, *Conolepis*, *Belacanthus* Brotzen, 1934; *Dendracanthus*, *Dontacanthus* Lehman, 1937). Тип рода — *N. striata* Pander, 1856; в. лудлоу (K₄) о-ва Саарема. Поверхность коронки продольно ребриста. Ребра иногда ветвятся. Шейка есть не всегда. Основание с костными клетками. Концентрические и радиальные каналы кровеносных сосудов включаются в чешуйки при отложении последовательных пластинок кости. От этих каналов отходят дентинные каналы, как у палеонисцид (рис. 7, 10). Несколько видов. В. силур (лудлоу) о-ва Саарема, Швеции и Германии. Возможно, эти чешуйки принадлежат роду *Climatius* (Gross, 1947).

Euthacanthus Powrie, 1864. Тип рода — *E. macnicolli*. Powrie, 1864; н. девон Шотландии. Небольшие рыбы со стройным торпедообразным телом. Первый спинной плавник проецируется примерно посередине между грудными и брюшными, второй — немного впереди анального. Пять пар промежуточных шипов на брюхе. Верхняя лопасть хвоста с колючкой из увеличенных чешуй. Увеличенные чешуи располагаются <— образно вдоль боковой линии. Окологлазничное кольцо из пяти или более крупных костей. Челюсти без зубов. На плечевом поясе с брюшной стороны одна пара кожных

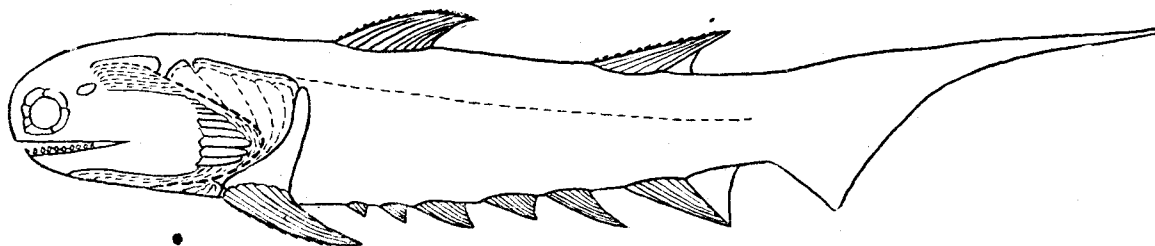


Рис. 9. *Climatius reticulatus* Agassiz, реконструкция, $\times 1$; н. девон, Шотландия (Watson, 1937)

костей. Плавниковые шипы почти не изогнуты, с менее широким основанием, чем у *Climatius* и *Brachyacanthus*. Скульптура из гладких ребер и глубоких желобков. Полость доходит почти до вершины шипа (рис. 11). Один вид.

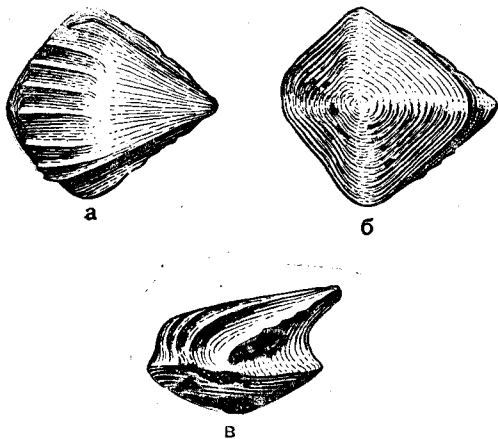


Рис. 10. *Nostolepis striata* Pander, чешуя, $\times 56$;
а — сверху; б — снизу; в — сбоку, силур (валуны), Германия
(Gross, 1947)

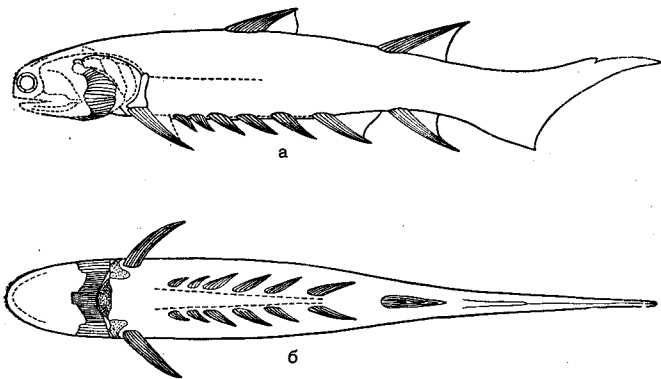


Рис. 11. *Euthacanthus macnicolli* Powrie, реконструкция
а — сбоку; б — снизу, $\times 0,5$; н. девон, Шотландия (Watson,
1937)

Brachyacanthus Egerton, 1860. Тип рода — *B. scutiger* Eg., 1860; н. девон Шотландии. Небольшие стройные рыбы. Перед первым спин-

ным плавником ряд непарных крупных гексагональных чешуй. Первый спинной плавник проецируется примерно посредине между грудными и брюшными, второй — немного позади анального. Три пары промежуточных шипов на брюхе. Хвост как у *Climatius*. Окологлазничное кольцо из пяти массивных скульптурированных костей. Челюсти без зубов. На брюшной стороне плечевого пояса одна пара кожных костей. Основание шипа грудного плавника прикрепляется к нижнему расширенному концу полой лопатки, резко сужающейся вверх. Плавниковые шипы очень широкие, с тонкими стенками и большой полостью, доходящей почти до вершины шипа. На боках ребра, многие из которых не доходят до вершины (12 у основания, три — у вершины) (рис. 12). Один вид.

Parexus Agassiz, 1845 (*Protodus* Woodward, 1915). Тип рода — *P. incurvus* Ag., 1845; н. девон Шотландии. Тело менее стройное, чем у предыдущих, с сильно изогнутой линией спины и мощным хвостом. Максимальная высота тела примерно посередине его длины. Шип первого спинного плавника огромный, с двумя рядами чередующихся зубчиков на дистальном конце, проецируется над плечевым поясом или несколько позади него, второй спинной плавник проецируется несколько впереди анального. Три пары промежуточных шипов на брюхе. На нижней челюсти зубы, как у *Climatius*. В плечевом поясе с брюшной стороны одна пара крупных покровных костей. Все плавниковые шипы со скульптурой из продольных зазубренных ребер. Чешуи сильно туберкулированы (рис. 13). Два вида. Н. девон Шотландии.

СЕМЕЙСТВО DIPLACANTHIDAE WOODWARD, 1891

Одна пара промежуточных шипов на брюхе. Жаберные и невральные дуги окостеневают. Жаберная полость покрыта одной крышечкой. Челюсти окостеневают двумя костями каждая. Есть extramandibulare. Зубов нет. Первый спинной плавник глубоко погружен в мускулатуру,

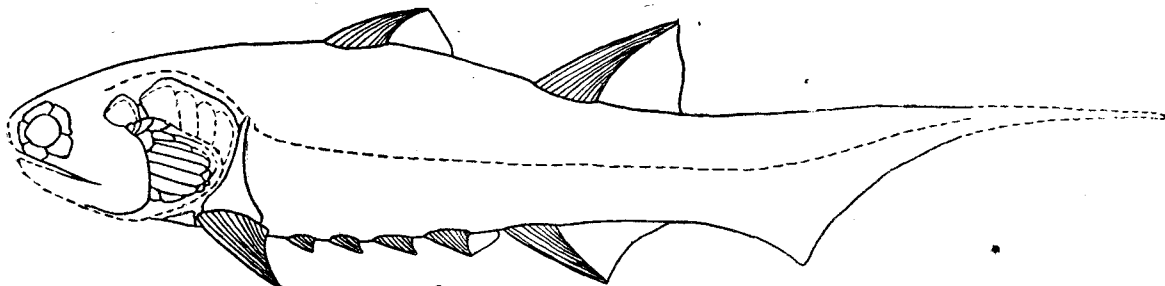


Рис. 12. *Brachyacanthus scutiger* Egerton, реконструкция, $\times 1,8$; н. девон, Шотландия (Watson, 1937)

имеет внутренний скелет. В плечевом поясе пара дополнительных шипов. Микростроение чешуи по типу *Acanthodes*. Н. девон — н. карбон.

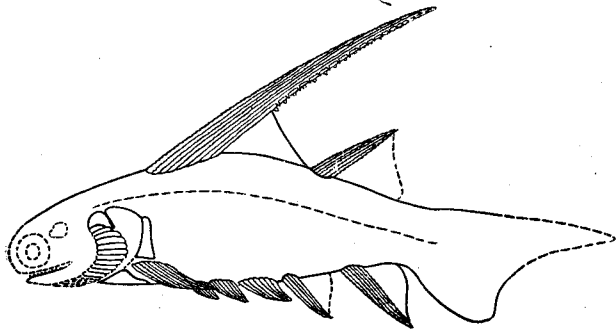


Рис. 13. *Parexus incurvus* Agassiz, реконструкция, $\times 0,8$; н. девон, Шотландия (Watson, 1937)

Diplacanthus Agassiz, 1844 (*Rhadinacanthus* Traquair, 1888). Тип рода — *D. striatus* Ag., 1844; ср. девон Шотландии. Небольшие рыбы с несколько изогнутой линией спины. Максимальная

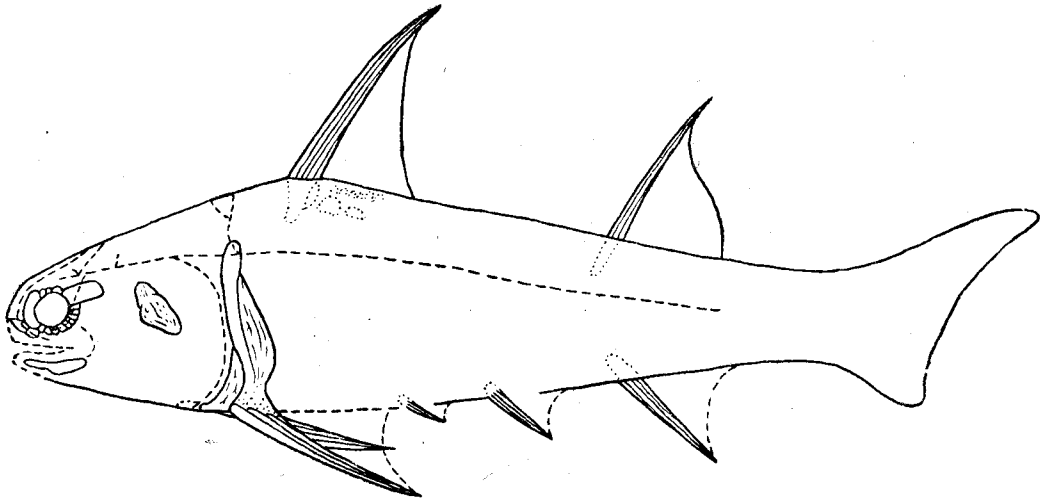


Рис. 14. *Diplacanthus striatus* Agassiz, реконструкция, $\times 1,5$; ср. девон, Шотландия (Watson, 1937)

высота тела в месте прикрепления первого спинного плавника, проецируемого между грудными и брюшными, второй спинной — над анальным или немного впереди него. Спинные, брюшные и анальный с перепонкой, доходящей до или почти до вершины шипа. Хвост сильный, короткий. Окологлазничное кольцо из большого числа косточек. В плечевом поясе, кроме лопаток, есть коракоиды и пара кожных пластинок, несущих две пары шипов. Наружные шипы значительно крупнее внутренних, первые соединяются со вторыми плавниковой перепонкой.

Шипы с грубыми продольными ребрышками, частью бугорчатыми, грудные — с шипиками на заднем крае. Чешуи крупные, с продольными гребешками (рис. 5, 14). Три вида. Ср. — в. девон Шотландии и Канады.

Homacanthus Agassiz, 1845. Тип рода — *Hybodus gracilis* Eichwald, 1844; ср. девон Прибалтики. Небольшие плавниковые шипы, стройные, слегка изогнутые, сильно уплощенные, с продольными, гладкими ребрами. Сзади двойной ряд обращенных к основанию супротивных зубчиков. Пульпарный канал очень большой, впереди него проходит верхний канал (рис. 15; табл. I, фиг. 2). Два (?) вида. Ср. — в. девон Русской платформы; в. девон Рейнской обл. и США (?); н. карбон Ирландии.

?*Cosmacanthus* Agassiz, 1845. Тип рода — *C. malcolmsoni* Ag., 1845; в. девон (в. фран) Шотландии. Ихтиодорулиты около 4 см длины, почти прямые, на боках по четыре ряда бугорков, более крупных у переднего края, сливающихся в гребешки у заднего, без зубчиков на последнем. Один вид.

? *Pinnacanthus* Bryant, 1934. Тип рода — *P. inequistriatus* Bryant, 1934; н. девон Вайоминга, США. Небольшие плавниковые шипы, сильно уплощенные. На боках очень тонкие, параллельные, волнистые, продольные ребрышки. Задний край с одним рядом зубчиков, направленных вверх. Один вид.

Helenacanthus Bryant, 1934. Тип рода — *H. incurvus* Bryant, 1934; н. девон США. Небольшие уплощенные плавниковые шипы с многочисленными гладкими продольными ребрами. На заднем крае один ряд тесно сидящих

зубчиков. Полость широкая, доходит почти до вершины. Один вид.

Arhaeacanthus Kade, 1858 (*Devononchus* Gross, 1940). Тип рода — *A. quadrisulcatus* Kade, 1858 (= *Onchus concinnus* Gross, 1930); ср.— в.

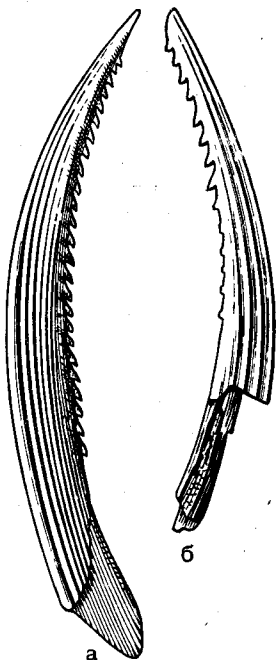


Рис. 15. *Homacanthus gracilis* (Eichwald), плавниковые шипы сбоку;

а — $\times 4,3$; б — $\times 6$; ср. девон, Прибалтика (Gross, 1940)

девон Прибалтики. Крупные плавниковые шипы (до 9 см) с гладкими продольными ребрышками (4—6 с каждой стороны), у некоторых видов отсутствующими. Нет зубчиков на заднем крае. Есть два продольных пульпарных канала, каналы остеодентина радиальны. Чешуи с продольными гребешками в задней половине (рис. 16; табл. I, фиг. 4). Четыре вида. Ср.— в. девон Русской и Сибирской платформ и Северной Земли.

Striacanthus Hills, 1931. Тип рода — *S. si-caeformis* Hills, 1931; верхний девон Австралии. Небольшие плавниковые шипы, слабо изогнутые, со скульптурой из гладких ребер (около пяти на каждой стороне) и продольно исчер-

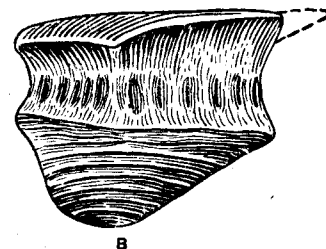
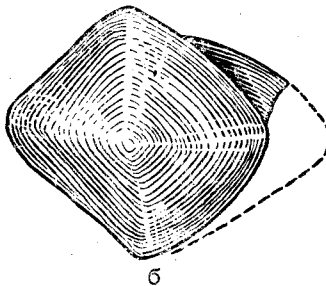
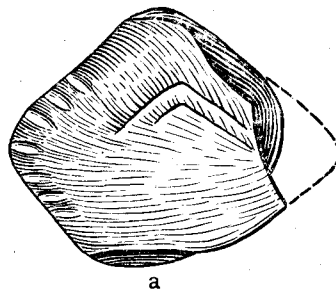


Рис. 16. *Arhaeacanthus tenuispinus* (Gross), чешуя, $\times 53$;

а — сверху; б — снизу; в — сбоку; в. девон, Прибалтика (Gross, 1947)

Рис. 17. *Nodocosta pauli* Gross, плавниковый шип, $\times 5$; ср. девон, Прибалтика (Gross, 1940)



ченным основанием. Бугорки и зубчики отсутствуют. Полость пульпы близко подходит к вершине шипа. Один вид.

Nodocosta Gross, 1940. Тип рода — *N. pauli* Gr. 1940; ср. девон (живет) Прибалтики. Мелкие плавниковые шипы (до 2 см) с девятью туберкулированными продольными ребрышками с каждой стороны и тонко штриховатым основанием, с двумя продольными каналами (рис. 17). Пять (?) видов. Н. девон З. Германии, Тувы (?); ср. девон Прибалтики; ср.— в. девон США.

ОТРЯД ISCHNACANTHIDA

Два спинных плавника. Промежуточных шипов на брюхе нет. Эндокраний хрящевой. Жаберная крышка покрывает всю жаберную полость. Плечевой пояс состоит только из лопатки, частью кожного происхождения. Плавниковые шипы с погруженным в мускулатуру бескульптурным основанием. Микростроение чешуй по типу *Acanthodes*. В. силур — в. девон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО ISCHNACANTHIDAE WOODWARD, 1891

Небноквадратный и меккелев хрящи окостеневают двумя костями каждый. Есть зубы. Нет extramandibulare. Скульптура плавниковых шипов в виде продольных ребрышек округлого сечения.

Ischnacanthus Powrie, 1864 (*Ictinocephalus* Page, 1858). Тип рода — *Diplacanthus gracilis* Egerton, 1861; н. девон Шотландии. Небольшие рыбы с торпедообразным стройным телом. Первый спинной плавник проецируется между грудными и брюшными, второй — позади анального. Второй спинной, анальный и брюшные с перепонкой, не доходящей до вершины шипа.

Хвостовой плавник без колючки на верхней лопасти. Окологлазничное кольцо из пяти больших тонких скульптурированных костей, окружено, как и сенсорные линии головы, двойным рядом крупных овальных чешуй. Зубы конические, прирастают к челюстям, на симфизе нижней челюсти образуют спираль. Плавниковые шипы слегка изогнуты, на $\frac{3}{4}$ полые, со скульптурой из гладких ребрышек (3—5) и глубоких желобков. Чешуи гладкие (рис. 4,18). Один вид.

Onchus Agassiz, 1837. Тип рода — *O. murchisoni* Ag., 1837; в. силур (в. лудлоу) Англии. Мелкие плавниковые шипы латерально сжатые, слабо изогнутые, с 3—4 широкими или 5—6 (до 9) более узкими гладкими или слегка туберкулированными ребрышками. Шипы сверху покрыты слоем дентина без эмали. Каналы сосудов продольные (табл. I, фиг. 5). Несколько видов. В. силур о-ва Саарема; в. силур — н. девон Англии; н. девон Литвы, Подолии, Рейнской обл., С. Германии (валуны).

Gomphodus Pander, 1856. Тип рода — *G. sandelensis* Pander, 1856; в. лудлоу о-ва Саарема. Чешуйки с гладкой поверхностью, высокой бороздчатой шейкой и хорошо развитым основа-

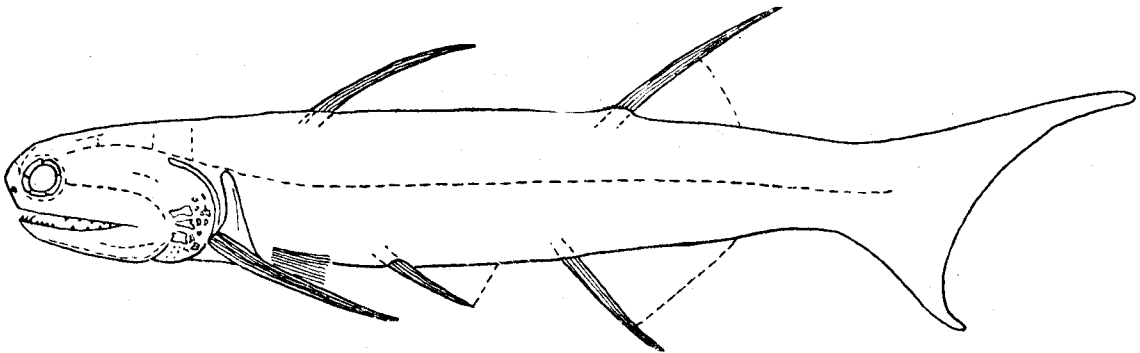


Рис. 18. *Ischnacanthus gracilis* Egerton, реконструкция, $\times 1,5$; н. девон, Шотландия (Watson, 1937)

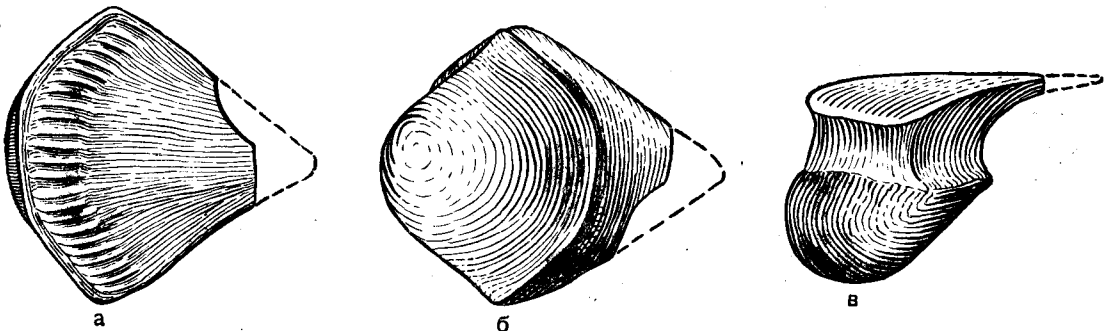


Рис. 19. *Gomphodus sandelensis* Pander, чешуя, $\times 55$;
а — сверху; б — снизу; в — сбоку; в. силур (валун), Германия (Gross, 1947)

нием, плоским или выпуклым. Микростроение типа *Acanthodes*, но дентинные каналы ветвятся менее обильно, чем у других родов и не образуют сетчатого сплетения, как у *Acanthodes*. Вероятно (Gross, 1947), чешуйки принадлежат тому же роду, что и плавниковые шипы *Onchus* (рис. 19). Несколько видов. В. силур о-ва Саарема, Подолии, Англии, С. Германии (валуны).

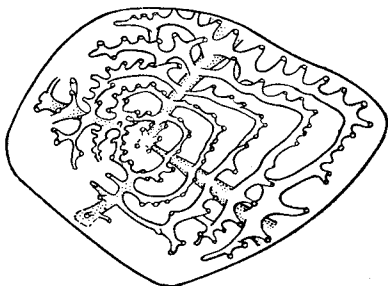


Рис. 20. *Poracanthodes punctatus* Brotzen, сеть каналов в чешуе, $\times 60$; в. силур (валун), Германия (Gross, 1947)

? *Poracanthodes* Brotzen, 1934. Тип рода — *P. punctatus* Brotzen, 1934; в. силур (валун) С. Германии. Чешуйки, как у *Gomphodus*, но с сетью каналов, открывающихся порами на поверхности. Возможно, это чешуи боковой линии *Gomphodus* (Gross, 1947) (рис. 20). Один вид.

? *Plectrodus* Agassiz, 1839. Тип рода — *P. mirabilis* Ag., 1839; в. силур (в. лудлоу) Англии. Крупные прямые гладкие челюстные кости с коническими зубами на верхнем крае, непосредственно переходящими в челюстную кость. Между крупными зубами от одного до четырех мелких зубчиков. Челюсти относятся, вероятно, к разным родам акантодов. Несколько видов. Верхний силур о-ва Саарема, Англии, Португалии и С. Германии (валуны).

? *Monopleurodus* Pander, 1856 (? *Ancistrodus*, *Campylodus* Rohon, 1893). Тип рода — *M. oh-*

hesaarensis Pander, 1856; в. силур о-ва Саарема. Зуб, несущий маленький придаточный зуб и состоящий из остеодентина, похожий на *Plectrodus*.

? *Doliodus* Traquair, 1893. Тип рода — *Diplodus problematicus* Woodward, 1892; н. девон Канады. Небольшие зубы с широким основанием, вогнутым снизу и выпуклым сверху. Коронка многовершинная. Две боковые вершины утолщены у основания, резко утончаются и широко расходятся вверх. Между ними от одной до четырех маленьких тонких вершин. Один вид.

Atopacanthus Hussakof et Bryant, 1919. Тип рода — *A. dentatus* Huss. et Br., 1919; в. девон (в. фран) Нью-Йорка, США. Челюстные кости 3—6 см длиной, с одним-двумя рядами плотно сросшихся ортодентинных зубов, уменьшающихся в размерах кзади. Проксимальная часть костей несет площадку сочленения с другой костью или хрящом (табл. I, фиг. 7). Два (?) вида. Ср.— в. девон США; в. девон (н. фран) Прибалтики, С.-З. Русской платформы (?), Тимана (?), Рейнской обл., Шпицбергена.

? *Byssacanthoides* Woodward, 1921. Тип рода — *B. debenhamsi* Woodw., 1921; в. девон Антарктики. Небольшие плавниковые шипы, округлые в поперечном сечении, с многочисленными сближенными продольными ребрами, тонкими, гладкими, параллельными. Есть несколько продольных кровеносных каналов. Полость пульпы широко открывается назад. Один вид.

? *Machaeracanthus* Newberry, 1857 (*Machaeirus* Rouault, 1858, пом. праеосс.). Тип рода — *M. peracutus* Newb., 1857; ср. девон Огайо, США. Небольшие, слабо изогнутые плавниковые шипы, сжатые латерально, вдоль переднего края на каждой стороне крупное ребро, остальная поверхность с тонкой продольной ребристостью. Полость почти до вершины. Семь видов. Н.—ср. девон Европы; н.—в. девон С. Америки.

ОТРЯД GYRACANTHIDA

Эндокраний хрящевой. Два спинных плавника. Две пары треугольных свободных шипов между основаниями грудных шипов. Грудные шипы огромные, достигают концов брюшных. Шипы с коротким, погруженным в мускулатуру основанием, покрыты туберкулированными ребрами, расходящимися от переднего края в обе стороны вниз. Девон — карбон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО GYRACANTHIDAE WOODWARD, 1906

Крупные рыбы с закругленной головой и уплощенным туловищем. Брюшные шипы приближены к грудным. Непарные плавники иногда, по-видимому, без шипов. Девон — карбон.

Gyracanthus Agassiz, 1837 (*Mitrodus* Owen, 1867). Тип рода — *G. formosus* Ag., 1837; ср. карбон Англии. Плавниковые шипы удлиненные, изогнутые, округлые или овальные в поперечном сечении, сжатые у вершины. Погруженное основание шиповое, полость большая, открывается назад. Орнамент из туберкулированных косых поперечных ребер, расходящихся парами от переднего края шипа наискось вниз. Задняя поверхность с узкой бескульптурной полосой, иногда ограниченной зубчиками с одной стороны. Вершина без орнамента. Шипы в брюшных плавниках и между грудными, возможно, отсутствуют. Несколько видов. В. девон — карбон Британских о-вов и С. Америки; ср. карбон Донбасса и Подмосковья.

Gyracanthides Woodward, 1906 (*Rhytidaspis*, *Chiraropalus* McCoy, 1890, nom. nud.). Тип рода — *G. murrayi* Woodw., 1906; н. карбон Виктории, Австралия. Рыбы до 50 см длиной. Тело

широкое. Второй спинной плавник проецируется значительно впереди анального. Верхняя лопасть хвостового короткая. Грудные шипы более изогнуты и уплощены, чем у *Gyracanthus*, с продольным желобком, без зубчиков на заднем крае, равны примерно половине длины туловища. Шипы непарных плавников с продольными туберкулированными ребрышками. Промежуточные шипы (между грудными) в виде больших полых, латерально сжатых конусов с рядами (10—14) гладких бугорков, расходящихся вниз от вершины. Один вид.

Periplectrodus St. John et Worthen, 1875. Тип рода — *P. warreni* St. J. et W., 1875; н. карбон Айовы, США. Довольно крупные (5—7 мм) завитки зубов, средний ряд крупных, два боковых — мелких. Зубы с овальным сечением, вытянутым вдоль ряда, с тонкими лезвиями и тонкой ребристостью. Три ? вида. Н. карбон Айовы, США.

ОТРЯД ACANTHODIDA

Спинной плавник один. Промежуточных шипов на брюхе нет или одна пара. Эндокраний хрящевой или окостеневаает. Небноквадратный и меккелев хрящи окостеневают одной костью каждый или первый — двумя-тремя, второй — двумя. Плечевой пояс состоит из лопатки и иногда коракоида, лишен кожных костей. Плавниковые шипы с продольной бороздой у переднего края, укреплены в коже или погружены в мускулатуру. У карбоновых и пермских форм есть скелет грудного плавника. Микростроение чешуй по типу *Acanthodes*. Девон — н. пермь. Три семейства: Mesacanthidae, Cheiracanthidae, Acanthodidae.

СЕМЕЙСТВО MESACANTHIDAE BERG, 1940

Пара промежуточных шипов на брюхе. Эндокраний хрящевой. Жаберная полость покрыта внизу одной крышкой, сверху — серией крышек. Небноквадратный и меккелев хрящи окостеневают каждый двумя костями, иногда сливающимися в нижней челюсти у взрослых. Зубов нет. Плечевой пояс состоит только из лопатки. Плавниковые шипы укреплены в коже. Девон.

Mesacanthus Traquair, 1888. Тип рода — *Acanthodes pusillus* Agassiz, 1844; н. девон Шотландии. Небольшие рыбы с очень стройным телом. У взрослых чешуйный покров сплошной, заходит на плавники, у молодых может отсутствовать ниже главной боковой линии и на плечевом поясе. Спинной плавник проецируется

немного позади анального. Хвостовой плавник с колючкой на верхней лопасти. Окологлазничное кольцо из пяти крупных костей. Между орбитами (вперед) кожные косточки могут сливаться в большие пластинки. На нижней челюсти есть extramandibulare. Плавниковые шипы стройные, с одной глубокой продольной бороздой и несколькими мелкими позади нее; полость доходит почти до вершины, открывается внутрь тела (рис. 21). Несколько видов. Н. — ср. девон Шотландии; в. девон Канады.

СЕМЕЙСТВО CHEIRACANTHIDAE BERG, 1940

Промежуточных шипов на брюхе нет. Тело не удлиненное. Чешуйный покров сплошной. Эндокраний покрыт тонким слоем перихондральной кости. Жаберная крышка покрывает почти всю жаберную полость. Небноквадратный и меккелев хрящи окостеневают одной или двумя костями каждый. Зубов нет. Плавниковые шипы с погруженным в мускулатуру основанием. Чешуи со скульптурой из гребешков. Девон — нижний карбон.

Cheiracanthus Agassiz, 1835. Тип рода — *C. purchisoni* Ag., 1835; ср. девон Шотландии. Небольшие рыбы. Тело слегка сжато латерально. Хвост мощный, с удлиненной верхней лопастью и очень неглубокой выемкой. Увеличенных чешуй на теле нет. Спинной плавник проецируется между брюшными и анальным, брюшные — посередине между грудными и анальным.

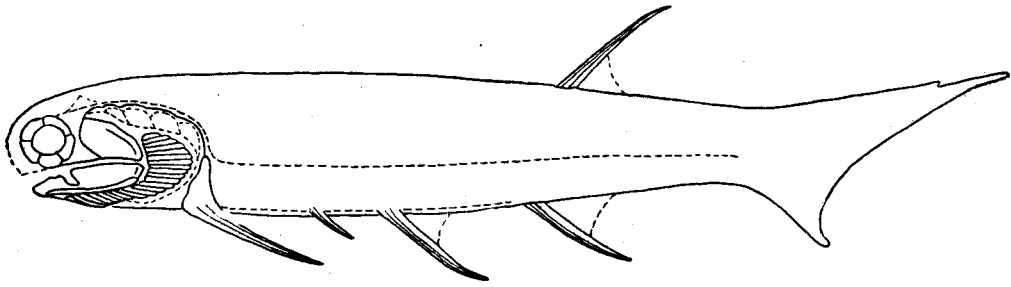


Рис. 21. *Mesacanthus mitchelli* Egerton, реконструкция, $\times 2,5$; н. девон, Шотландия (Watson, 1937)

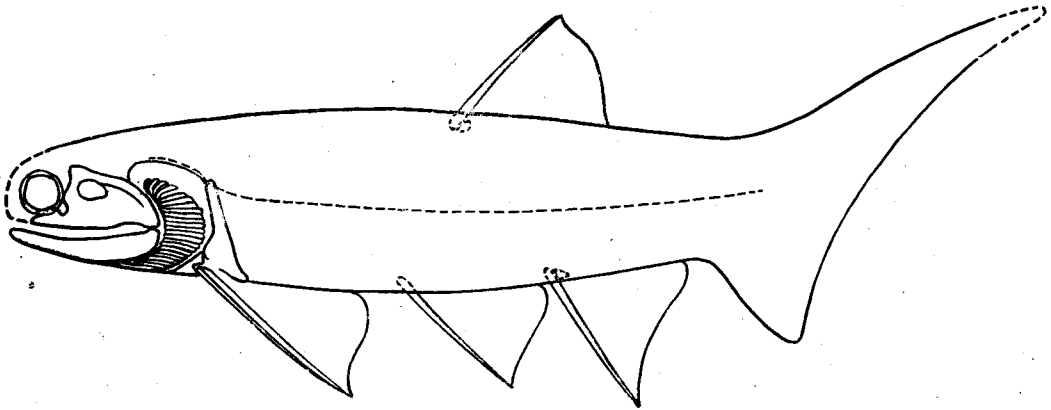


Рис. 22. *Cheiracanthus latus* Egerton, реконструкция, $\times 0,8$; ср. девон, Шотландия (Watson, 1937)

В окологлазничном кольце 4—6 тонких скульптированных пластинок. Небноквадратный и меккелев хрящи окостеневают одной костью каждый. Есть extramandibulare. Плечевой пояс состоит из лопатки и коракоида. В спинном и анальном плавниках по одной небольшой базалии. Плавниковые шипы стройные; грудные несколько длиннее, дорзальный, анальный и брюшные — примерно одинаковых размеров, все с перепонкой, достигающей до вершины шипа. Шипы с большим, гладким передним ребром, отделенным глубокой бороздой от остальной плоской, продольно исчерченной поверхности; полость почти до вершины. Чешуи с многочисленными продольными гребешками у заднего края (рис. 22). Три вида. Ср. девон Шотландии; н. девон Канады (?), в. девон Антарктики (?).

Homalacanthus Russel, 1951. Тип рода — *Acanthodes concinnus* Whiteaves, 1887; в. девон Квебека, Канада. Небольшие или среднего размера рыбы. Форма тела близка к *Cheiracanthus*. Хвост мощный, с не удлиненной верхней лопастью и неглубокой выемкой. Спинной плавник позади середины длины тела, его перепонка до $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{3}$ длины шипа. Анальный равен по длине спинному, чуть впереди него, перепонка до $\frac{3}{4}$

длины шипа. Грудные шипы большие; брюшные малы, примерно посередине между грудными и анальным, перепонка до середины шипа. Кроме главной парная боковая линия на брюхе. Окологлазничное кольцо из четырех или больше скульптированных костей. Небноквадратный и меккелев хрящи окостеневают двумя костями каждый. Есть extramandibulare. Коракоида нет. Плавниковые шипы стройные, гладкие, с одной продольной бороздой у переднего края с каждой стороны (рис. 23; табл. I, фиг. 6, 8). Пять видов. В. девон Канады; н. карбон Минусинской и Тувинской впадин (*Acanthodes lopatini* Rohon) и Англии.

Haplacanthus Agassiz, 1845. Тип рода — *H. marginalis* Ag., 1845; ср. девон (живет) Прибалтики. Небольшие плавниковые шипы (17—45 мм), уплощенные, слегка изогнутые. Передний край отделен в виде узкого гладкого ребра продольной бороздой от остальной боковой поверхности, гладкой или слабо исчерченной. Чешуи с немногочисленными продольными гребешками от заднего края до середины (рис. 8, 24; табл. I, фиг. 3). Три вида. Ср. — в. девон (эйфель — н. фран) Русской, С.-З. Сибирской платформ и Гренландии (?).

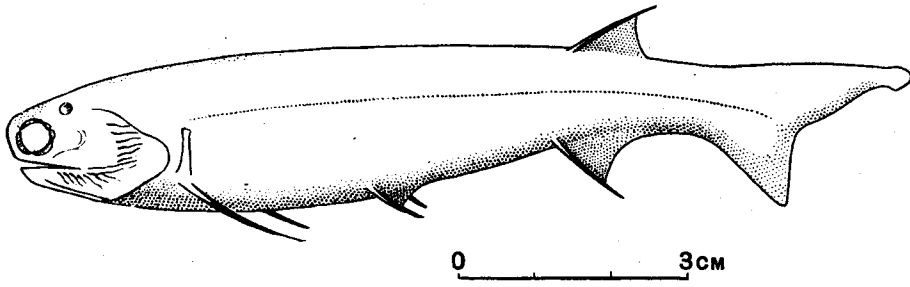


Рис. 23. *Homalacanthus lopatini* (Rohon), $\times 1$; н. карбон, Северо-Минусинская котловина (реконструкция Д. В. Обручева)

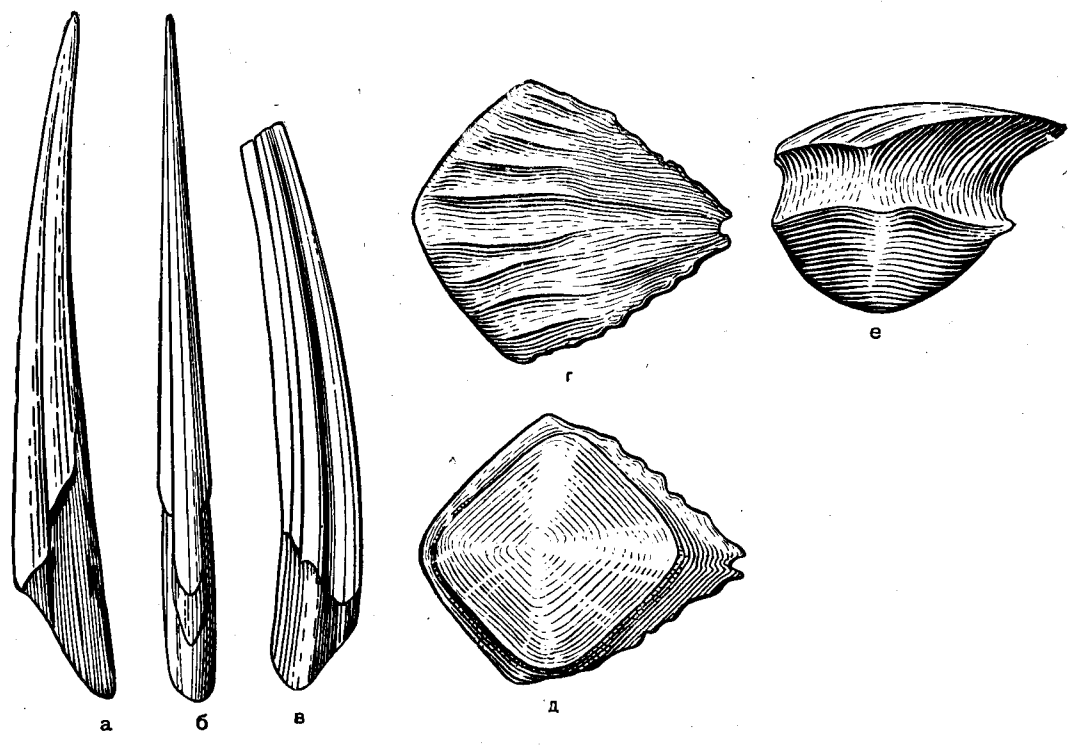


Рис. 24. *Haplacanthus* Agassiz

а — в — плавниковые шипы *H. marginalis* Agassiz, $\times 4,5$. а, в — сбоку; б — спереди; ср. девон, Прибалтика (Gross, 1940);

г — е — чешуи *H. perseensis* Gross, $\times 56$: г — сверху; д — снизу; е — сбоку; в. девон, Прибалтика (Gross, 1947)

**СЕМЕЙСТВО ACANTHODIDAE
AGASSIZ, 1844**

Промежуточных шипов на брюхе нет. Тело удлиненное. Чешуйный покров несплошной. Эндокраний окостеневаает несколькими перихондральными костями. Жаберная крышка покрывает всю жаберную полость. Небноквадратный хрящ окостеневаает тремя, меккелев двумя костями. Зубов обычно нет. Плавниковые шипы глубоко погружены в мускулатуру. Н. карбон — н. пермь.

Acanthodes Agassiz, 1833 (*Acanthoessus* Agassiz, 1832, *Holacanthodes* Beyrich, 1848). Тип рода — *A. bronni* Ag., 1833; в. карбон Саара, З. Германия. Тело сильно удлиненное, хвостовой плавник широкий с глубокой выемкой. Спинной над анальным или немного позади него, перепонка не доходит до вершины шипа, у анального — до вершины. Грудные плавники большие, перепонка до вершины шипов, брюшные — малы, приближены к грудным. Голова удлиненная. Окологлазничное кольцо из пяти (редко четырех) скульптурированных костей. На нижней

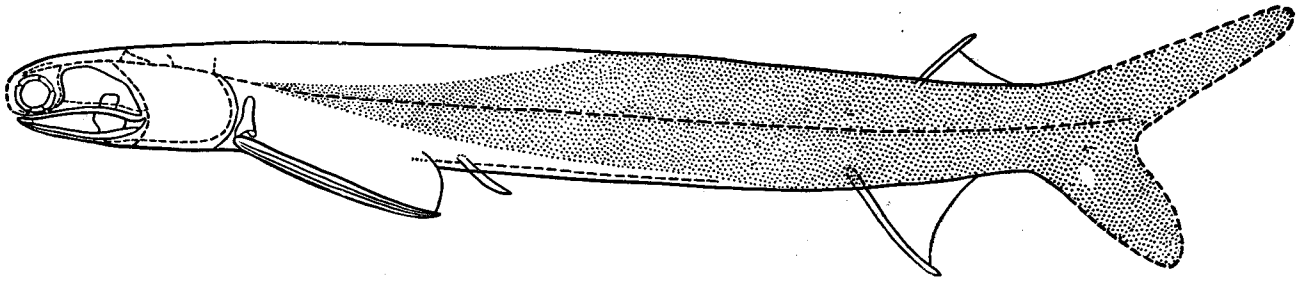


Рис. 25. *Acanthodes* sp., реконструкция, $\times 0,5$; в. карбон, Германия (Watson, 1937)

челюсти есть extramandibulare, поддерживающее жаберные лучи. На гиоидной и бронхиальных дугах жаберные шипы. Коракоида обычно нет. Грудные плавники с эндоскелетом из базалий, радиалий и окостеневающих цератотрихий. Кроме боковой, есть парная брюшная линия. Чешуя гладкая, в передней части тела отсутствует, на голове скаймляет только сенсорные каналы. Плавниковые шипы узкие, передний край образует ребро, отделенное от остальной гладкой поверхности глубокой бороздой (рис. 1, 2, 6, 25; табл. I, фиг. 1). Ряд видов. В. карбон — н. пермь Великобритании, Франции, Германии, Чехии, Польши, С. Америки, Австралии.

? *Acanthodopsis* Hancock et Atthey, 1868. Тип рода — *A. egertoni* H. et A., 1868; ср. карбон Англии. Челюсти с большими, латерально сжатыми треугольными зубами, сливающимися

в основании. На каждой стороне верхней и нижней челюсти 6—8 зубов, наибольший — по середине ряда. Нет промежуточных зубчиков. Поверхность зубов вертикально исчерчена. Шипы грудных плавников длинные, уплощенные, с продольной бороздой у переднего края. Два вида. Ср. карбон Англии.

? *Euplerogmus* Mc Coy, 1890. Тип рода — *E. cresswelli* McCoy, 1890; н. карбон Австралии. Чешуи квадратные, гладкие, вдоль главной боковой линии (сверху и снизу) вдвое крупнее обычных и расположены <— образно. Известен один обломок прямого плавникового шипа с большой полостью. Один вид.

Кроме того: *Pseudacanthodes* White et Moy-Thomas, 1941 (*Protacanthodes* Fritsch, 1893, nom. praeocc.) и *Traquairichthys* Whitley, 1933 (*Traquairia* Fritsch, 1893), н. пермь Чехии.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. 1922. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Л., стр. 1—306. — 1958. Нижнекаменноугольные рыбы из Ачинского округа. *Вопр. ихтиол.*, вып. 11, стр. 142—153.
- Ефимова А. Ф. 1932. Замітка про *Gyracanthus aff. formosus* Ag. з кам'яновугільних покладів Донецького басейну. *Науков. зап. Дніпропетр. фил. Геол. Ін-та*, стр. 63—64.
- Обручев Д. В. 1955. Работы Л. С. Берга по ископаемым рыбам. В сб. «Памяти акад. Л. С. Берга». Изд. АН СССР, стр. 127—137. — 1963. Акантоды. В кн.: «Био-стратигр. палеозоя Саяно-Алтайской горн. области», т. 3. Новосибирск. Тр. СНИИГГИМС, в. 21, стр. 212.
- Хабарков А. В. 1941. Класс Pisces. Рыбы. Атлас руков. форм ископ. фаун СССР, т. 4. Нижний отдел каменноугольной системы, стр. 164—170.
- Агамбург С. 1958. Classe des Acanthodien. *Traité de Zoologie*, v. 13, f. 3, p. 1984—1989. August J. 1938. Příspěvek k poznání Acanthodida *Traquairia pygmaea* Fr. z Nýřanského svrchního karbonu. *Věda přírodní*, v. 19, N 8—10, p. 243—245. — 1939. *Acanthodes gracilis* (Beyer.) var. *bendai* Fr. from the Lower Permian of Libštát. *Ibid.*, p. 269—270.
- Бротцен F. 1934a. Erster Nachweis von Unterdevon im Ostseegebiete durch Konglomeratgeschiebe mit Fischresten. *Z. Geschiebeforsch.*, Bd. 10, S. 1—65. — 1934b. Die Morphologie und Histologie der Proostea (Acanthodiden) Schuppen. *Arkiv. zool.*, v. 26 A, N 23, p. 1—27. Bryant W. L. 1929. Fossil fishes from the Hamilton shales of New York. *N. Y. St. Mus. Bull.*, N 281, p. 37—40. — 1932. Lower Devonian fishes of Bear tooth Butte, Wyoming. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, v. 71, N 5, p. 225—254. — 1934. The fish fauna of the Beartooth Butte, Wyoming. Pt. 2 and 3. *Ibid.*, v. 73, N 3, p. 127—162.
- Carter A. L. 1942. A pair of pectoral spines of *Machacanthus major* Newberry. *Bull. Buffalo Soc. Natur. Sci.*, v. 17, N 3, p. 9—10. Клауполе E. W. 1885. On *Ctenacanthus* and *Gyracanthus* from the Chemung of Pennsylvania. *Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci.*, 33 meet., 1884, p. 489—490.
- Davis J. W. 1894. On the fossil fish remains of the Coal-measures of the British Isles. Pt. 2, *Sci. Trans. Roy. Dublin Soc.* (2), v. 5, p. 249—258. Dean B. 1907. Notes on acanthodian sharks. *Amer. J. Anat.*, v. 7, N 2, p. 209—226. Denison R. H. 1960. Fishes of the Devonian Holland Quarry shale of Ohio. *Fieldiana: Geology*, v. 11, N 10, p. 554—613. Dunkle D. H. a. Mamay S. H. 1956. An acanthodian fish from the Lower Permian of Texas. *J. Washington. Acad. Sci.*, v. 46, N 10, p. 308—310.
- Eastman C. R. 1902. Some Carboniferous cestraciant and acanthodian sharks. *Bull. Mus. Compar. Zool.*, v. 39, N 3, p. 55—99. Egerton P. M. G. 1861a. Description of *Tristichopterus*, *Acanthodes*, *Climatius*, *Diplacanthus* and *Cheiracanthus*. *Mem. Geol. Surv. U. Kingdom.*, dec. 10, p. 51—57. — 1861b. Remarks on the ichthyolites of Farnell Road. Description of *Acanthodes mitchelli*. *Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci.*, 13 Meet., 1860, p. 77—78. — 1866. On a new species of *Acanthodes* (*A. wardi*) from the coal-shales of Longton. *Quart. J. Geol. Soc. London*, v. 22, p. 468—470.
- Fritsch A. J. 1893. Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. *Prag*, 1883—1895, v. 3, pt. 2.
- Gocht H. 1955. Acanthodierstacheln und andere Fischreste im Unteren Rotliegenden bei Manebach. *Hallesches Jahrb. Mitteldeutsche Erdgesch.*, Bd. 2, N 2, S. 110—111.
- Gregory J. T. 1951. A new specimen of *Acanthodes marshi*. *Bull. S. Calif. Acad. Sci.*, v. 50, N 1, p. 21—24.
- Heyler D. 1958. Remarques sur la caudale d'*Acanthodes*. *Compt. rend. Acad. Sci. Paris*, v. 247, N 19, p. 1636—1639. — 1962. Les Acanthodien et le problème de l'aphétohyoidie. *Coll. Intern. Centre Nat. Rech. Sci.*, N 104, p. 39—47. Hoppe K. H. 1931. Über die Acanthodier der obersilurischen Beyrichienkalkgeschiebe. *Z. Geschiebeforsch.*, Bd. 7, N 3, S. 117—121. Hussakof L. 1913. Descriptions of four new Palaeozoic fishes from North America. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, v. 32, art. 11, p. 245—250.
- Krebs B. 1960. Über einen Flossenstachel von *Gyracanthus* (Acanthodii) aus dem Oberkarbon Englands. *Eclogae Geol. Helv.*, Bd. 53, N 2, S. 811—828.
- Lehman J.-P. 1937. Les Poissons du Downtonian de la Scanie (Suède). *Mém. prés. Fac. Sci. Univ. Paris*, p. 1—98. Liu Tung-Sheng 1948. Note on the first occurrence of Acanthodians from China. *Palaeontol. Novit.*, *Palaeontol. Soc. China*, N 4, p. 1—6.
- Moy-Thomas J. A. 1935. Notes on the types of fossil fishes in the Leeds City Museum. II. Acanthodii, Dipnoi and Crossopterygii. *Proc. Leeds Philos. Soc. (Sci. Sect.)*, v. 3, pt. 2, p. 111—116.
- Newton E. T. 1892. Note on a new species of *Onychodus* from the Lower Old Red Sandstone of Forfar. *Geol. Mag.* (3) v. 9, N 2, p. 51—52. Novák O. 1886. Zur Kenntnis der Fauna der Etage F—f 1 in der palaeozoischen Schichtengruppe Böhmens. *Sitzungsber. Kgl. Böhmisch. Ges. Wiss.*, S. 1—26.
- Powrie J. 1861—1862. On the Old Red Sandstone rocks of Forfarshire. *Quart. J. Geol. Soc. London*, v. 17

(1861), p. 534—542; v. 18 (1862), p. 427—437.— 1864. On the fossiliferous rocks of Forfarshire and their contents. *Ibid.*, v. 20, p. 413—429.— 1870. On the earliest known vestiges of vertebrate life. *Trans. Geol. Soc. Edinburgh*, v. 1, p. 284—301.

Reis O. M. 1890. Zur Kenntnis des Skelets der Acanthodinen. *Geogn. Jahresh.*, München, Bd. 3, p. 1—43.— 1892. Zurechnung der Acanthodier zu den Selachiern. *Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin*, N 9, S. 153—156.— 1894. Über ein Exemplar von *Acanthodes bronni* Ag. aus der geognostischen Sammlung der «Pollichia». *Jahresh. Pollichia*, S. 331.— 1895. Illustrationen zur Kenntnis des Skeletts von *Acanthodes bronni* Agassiz. *Abhandl. Senckenberg. naturforsch. Ges.*, Bd. 19, S. 49—64.— 1896. Über *Acanthodes bronni* Agassiz. *Morphol. Arbeiten*, Bd. 6, N 1, S. 143—220. Roemer F. 1857. Ueber Fisch- und Pflanzenführende Mergelschiefer des Rothliegenden bei Klein-Neundorf unweit Löwenberg, und im Besonderen über *Acanthodes gracilis*, den im häufigsten in denselben vorkommenden Fisch. *Z. Dtsch. geol. Ges.*, Bd. 9, S. 51—83. Rohon J. V. 1889. Über fossile Fische vom oberen Jenissei. *Mém. Acad. Sci. St.-Pétersb.* (7), v. 36, N 13, p. 1—17.— 1893. Die obersilurischen Fische von Ösel. T. 2. *Ibid.*, v. 41, N 5, p. 1—124. Russell L. S. 1951. Acanthodians of the Upper Devonian Escuminac Formation, Maguasha, Quebec. *Ann. Mag. Natur. Hist.* (12), v. 4, N 40, p. 401—407.

Spjeldnaes N. 1950. On some vertebrate fossils from Gotland with some comments on the stratigraphy. *Arkiv. Mineral. Geol.*, v. 1, N 8, p. 211—218. Squirel H. C. 1958. New occurrences of fish remains in the Silurian of the Welsh Borderland. *Geol. Mag.*, v. 95, N 4, p. 328—332.

Traquair R. H. 1890a. Observations on some fossil fishes from the Lower Carboniferous rocks of Eskdale, Dumfriesshire. *Ann. Mag. Natur. Hist.* (6), v. 6, N 36, p. 491—494.— 1890 b. On a new species of *Gyracanthus*. *Ibid.*, N 35, p. 417.— 1894. On a new species of *Diplacanthus* with remarks on the acanthodian shoulder-girdle. *Geol. Mag.* (4), v. 1, p. 254—257.

Watson D. M. S. 1937. The Acanthodian fishes. *Philos. Trans. Roy. Soc. London (B)*, N 549, v. 228, p. 49—146.— 1959. The myotomes of acanthodians. *Proc. Roy. Soc.*

London (B), v. 151, p. 23—25. Weigelt J. 1930. *Onchus windti* n. sp. Ein neuer Fischrest aus einem obersilurischen Geschiebe. *Z. Geschiebeforsch.*, Bd. 6, N 1. Wells J. W. 1940. A new ichthyodorulite from the Genesee Shale. *Amer. Naturalist*, v. 24, p. 411—413. 1944. Fish remains from the Middle Devonian bone beds of the Cincinnati Arch region. *Palaeontogr. Amer.*, v. 3, N 16, p. 1—62. Wells J. W. and Bickler A. H. 1943. A new acanthodian fish from the Upper Mississippian of Indiana. *Amer. Midl. Naturalist*, v. 30, N 3, p. 792—795. Woodward A. S. 1892. Further contribution to the knowledge of the Devonian fish-fauna of Canada. *Geol. Mag.* (3), v. 9, N 11, p. 481—485.— 1906. On a Carboniferous fish fauna from the Mansfield district, Victoria. *Mem. Natur. Mus. Melbourne*, N 1, p. 1—32.— 1917. Note on *Plectrodus*, the jaw of an Upper Silurian fish. *Geol. Mag.* (6), v. 4, N 2, p. 74—75.— 1935. The affinities of the acanthodian and arthrodiran fishes. *Ann. Mag. Natur. Hist.* (10), v. 15, p. 392—395.

Young C. C. and Chow Minchen M. 1956. Latest discoveries in vertebrate palaeontology in China. *Acta Sci. Sinica*, v. 5, N 3, p. 603—610.

См. также в общем списке работ по позвоночным: Eichwald E., 1860; Jaekel O. 1911; Romer A. S. 1945; Säve-Söderbergh G. 1934; в списке общих работ по бесчелюстным и рыбам: Бейр Л. С. 1955; Суворов Е. К. 1948; Agassiz L. 1833—1843, 1844; Denison R. H. 1956; Eastman C. R. 1917; Goodrich E. S. 1909; Grassé P.-P. 1958; Gross W. 1930, 1933a, 1933b, 1935, 1937, 1947; Holmgren N. 1940—43, pt. 3; Hussakof L. a. Bryant W. L. 1918; Jordan D. S. 1923; McCoy F. 1855; Moy-Thomas J. A. 1939; Ørvig T. 1951, 1957; Owen R. 1846; Pander C. H. 1856; Schmidt Wo. 1954; Stensiö E. 1947; White E. I. 1961; Woodward A. S. 1891, 1932; в списке по Thelodonti: Hoppe K. H. 1931; в списке по Osteostraci: Traquair R. H. 1890; Westoll T. 1945; Whiteaves J. F. 1881; Woodward A. S. 1892; в списке по Placodermi, 2. Euarthrodira: Gross W. 1940, 1957; 3. Petalichthyida: Stensiö E. 1936; в списке по Holoccephali: Hancock A. a. Atthey T. 1868; Nielsen E. 1932; в списке по Sarcopterygii: Huxley T. 1861; Kner R. 1868; Millot J. et Anthony J. 1958; в списке по Palaeoniscii и Chondrostei: White E. I. 1927.

ТАБЛИЦА I
К КЛАССУ ACANTHODEI

ТАБЛИЦА I

- Фиг. 1. *Acanthodes bergi* Обручев, передняя часть туловища, × 1; н. карбон, Тува (голотип, Обручев, 1963)
- Фиг. 2. *Homacanthus gracilis* (Eichwald), плавниковый шип, × 3,5; ср. девон, окр. Ленинграда (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 3. *Harplacanthus marginalis* Agassiz, плавниковый шип, × 3; ср. девон, окр. Ленинграда (Обручев, 1947)
- Фиг. 4. *Archaeacanthus quadrisulcatus* Kade, плавниковый шип, × 1; ср. девон, р. Луга, Ленинградская обл. (Обручев, 1947)
- Фиг. 5. *Onchus* sp., плавниковый шип, × 3; н. девон, С. Тиман (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 6. *Homalacanthus lopatini* (Rohon): а — вид сбоку, × 1 (Обручев, 1963); б — с брюшной стороны, × 1 (Обручев, 1955); н. карбон (быстрянская свита), р. Чулым, С. Минусинская впадина
- Фиг. 7. *Atopacanthus* sp.: а — средняя часть челюстной кости с двойным рядом зубов, × 2; б — нижнечелюстная кость, видны обломки панцирей *Bothriolepis panderi*, × 2; в. девон, Ленинградская обл., д. Столбово (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 8. *Homalacanthus lopatini* (Rohon), мальки, × 3; н. карбон (быстрянская свита), р. Чулым, С. Минусинская впадина (Обручев, 1955)



1



2



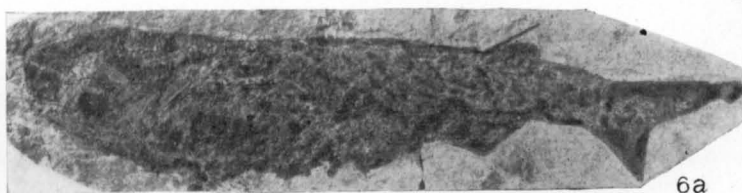
3



4



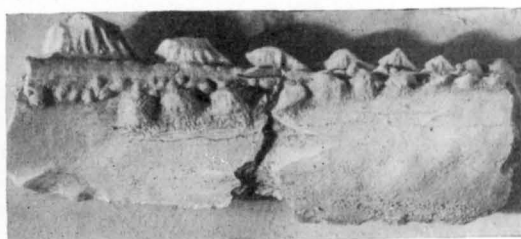
5



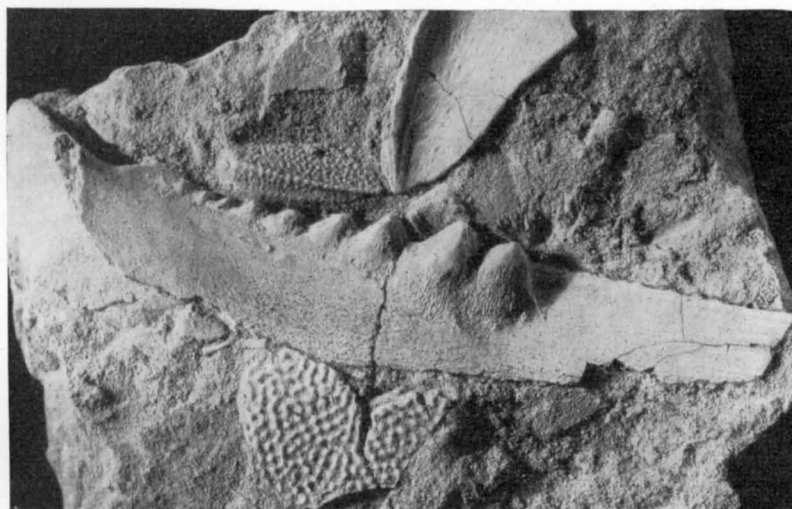
6a



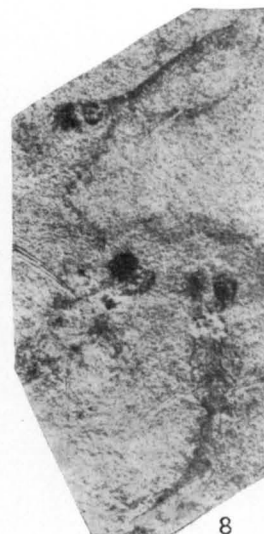
6b



7a



7b



8

КЛАСС CHONDRICHTHYES. ХРЯЦЕВЫЕ РЫБЫ

Внутренний скелет хрящевой, часто обызвествленный путем образования поверхностного слоя мелких призматических зернышек с радиальной структурой. Кожных костей нет, наружный скелет состоит из плакоидных чешуй (кожных зубов), иногда превращенных в головные или плавниковые колючки, или кожа голая. Череп гиостилический, амфистилический или голостилический. Полужабры разделены перегородкой. 5—7 жаберных щелей, открывающихся наружу, или 4 щели, прикрытых кожной складкой. Боковая линия проходит между двумя рядами чешуй. Плавательного пузыря или легких нет. Крупных отолитов нет. В кишечнике есть спиральный клапан. Артериальный конус сердца

с несколькими рядами клапанов. Органы обоняния в виде пары слепых мешков с одним наружным отверстием каждый. Самцы обычно с совокупительными органами, птеригоподиями, развивающимися из брюшных плавников. Самки либо живородящие, либо откладывают крупные яйца в прочной оболочке (капсуле). Плавники поддерживаются роговыми лучами, цератотрихиями.

В ископаемом состоянии встречаются преимущественно отдельные зубы или зубные пластинки, плавниковые колючки (ихтиодорулиты) и позвонки. Ср. девон — ныне. Два подкласса: *Elasmobranchii* и *Holocephali*.

ПОДКЛАСС ELASMOBRANCHII. АКУЛОВЫЕ

Л. С. Гликман

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Внутренний скелет хрящевой, у большинства сильно обызвествленный (особенно у палеозойских). Череп амфи-гио-или десмостилический. Зубной аппарат почти всегда гетеродонтный. Зубы покрыты эмалью (исключение кладоселахий?). Редукция эмали намечается у некоторых *Myllobatidae*. Характерны многочисленные серии сменяющих друг друга зубов. Кожа покрыта плакоидными чешуями, которые могут редуцироваться. Жаберные лепестки прикрепляются к жаберной дуге по всей своей длине. 5—7 непокрытых жаберной крышкой дуг. Шель между челюстной и подъязычной дугой редуцирована. Ребра вентральные. Плавательного пузыря нет. Нервные клетки залегают в крыше переднего мозга. Есть клоака. Самцы, за исключением кладоселахий, с птеригоподиями. Дробление яиц обычно дискоидальное. Оплодотворение внутреннее. Ср. девон — ныне. Два инфракласса: *Orthodonti* и *Osteodonti*.

История изучения

Впервые разрозненные сведения по ископаемым эласмобранхиям обобщил Л. Агассис (*Agassiz*, 1833—1843). В продолжение 40 лет после Агассиса знания о них накапливались медленно. А. С. Вудвард (*Woodward*, 1889—1901) в каталоге ископаемых рыб Британского музея подвел итог существовавшим взглядам. Большое теоретическое значение имели работы О. Иекеля (*Jaekel*, 1889—1911), выдвинувшего ряд новых представлений о происхождении многих групп селахий. Эти работы вызвали разнообразные критические замечания и побудили к углубленному изучению эласмобранхий.

Работы двадцатого века резко продвинули знания о филогении эласмобранхий. Выделяются анатомические исследования палеозойских и раннемезозойских групп Э. Стеншё (*Stensiö*, 1921), а также работы по позднемезозойским и кайнозойским селахиям М. Лериша (*Leriche*, 1902—1951), который детально изучал озубление современных акул и подчеркнул изменчивость зубов ископаемых в зависимости от положения в челюстях. Одна из главных заслуг Лериша — последовательное изучение верхнемеловых, палеоценовых, эоценовых, олигоценовых и неогеновых селахий англо-франко-бельгийского бассейна, а также Северной Африки, Северной и Южной Америки и Азии.

Работы Б. Дина (*Dean*, 1894, 1909), Д. Мой-Томаса (*Mou-Thomas*, 1936, 1939) обобщили данные по палеозойским эласмобранхиям. Э. Казье (*Casier*, 1946—1961) изучал вопросы палеогеографии акул и применил в своих морфологических исследованиях разнообразную и оригинальную методику. Среди морфологических работ последнего времени особенно следует отметить монографии Э. Уайта (*White E. I.*, 1926, 1931) и К. Арамбура (*Arambourg*, 1935, 1952) по кайнозойским акулам. Одновременно публиковались исследования по палеогеографии и биостратиграфии мезозойских и кайнозойских акул ряда русских ученых: обстоятельные, но почти забытые труды А. Роговича (1860) и В. Киприянова (*Kiprijanoff*, 1852—1860, 1880), И. Ф. Синцова (1872) и более современные работы А. В. Хабакова (Зонов и Хабаков, 1935) и В. В. Меннера (1928).

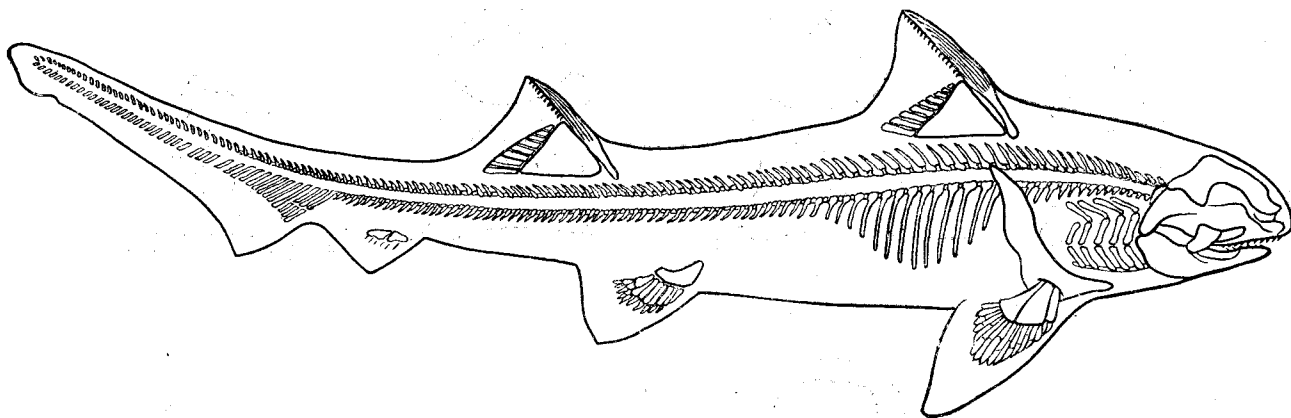


Рис. 1. *Hybodus hauffianus* Fraas, $\times 1/15$ (Woodward, 1916)

Морфология

Форма тела акул разнообразна, торпедообразное туловище характерно только для хищных пелагических видов. Бентофаги имеют уплощенное тело. У многих глубоководных и придонных акул тело сильно удлинненное. У большинства рыло вытянуто в более или менее длинный ростр, иногда по бокам усаженный зубами, расположенными в ячейках боковых ростральных хрящей. Рот у древних конечный. Фактически конечным он остается у *Chlamydoselachus* и ламноидных акул. Настоящий нижний рот характеризует большинство современных кархарин. Ноздри, за исключением кладоселахий, снизу. У большинства они сообщаются с углами рта особой рото-носовой бороздой. У многих акул глаза защищены (мигательная перепонка, кожные складки, склеротика).

Парные плавники у акул горизонтальные. Медиальные части брюшных превращены в парные копулятивные органы. Грудные плавники скатов очень широки и далеко выдаются вперед, срастаясь с боками головы. В отдельных случаях их передние доли образуют особые головные плавники. Хвостовой плавник у ксенакантов, хламидоселахий, а возможно, и у некоторых других — дифицеркный. У большинства акул он гетероцеркный (рис. 1). Серповидный хвост некоторых кладоселахий, ламнид и *Cetorhinus* внешне сходен с гомоцеркным плавником костистых рыб. У многих скатов намечается редукция хвостового плавника, вплоть до полного исчезновения. У *Squatina* (исключая группу с редуцированным хвостовым плавником) и *Heterodontidae* хвостовой плавник короткий, почти треугольный, причем эпиаксиальная лопасть развита значительно лучше, чем

у других акул. Анальных плавников два у ксенакантов, у прочих один или отсутствует (кладоселахии и *Squatina*). У *Ginglymostomatidae* анальный плавник часто почти слит с хвостовым. Спинных плавников в большинстве случаев два, но у *Pentanchus* и гексанхид один.

Кожные покровы. Кожа содержит значительное число сложных железистых образований. По бокам туловища тянется боковая линия. Сложность строения органов боковой линии на голове кархарин позволяет предполагать ее особые функции у этой группы. Снаружи кожа несет многочисленные плакоидные чешуи, состоящие из базальной пластинки, на которой располагается покрытый эмалью шип, сильно варьирующий по форме. Плакоидная чешуя, так же как зубы, подвержена постоянной смене. У многих *Squatina* железистые ткани образуют светящиеся органы.

Осевой скелет. Тела позвонков у остеодонтов, по-видимому, появились раньше, чем у ортодонтов, из которых даже современные хламидоселахии и гексанхиды не имеют тактовых, по крайней мере в центральной области позвоночника. Астероспондилы (звездчатые) позвонки ламноидных акул отличаются от астероспондилыных позвонков кархарин отсутствием обызвествления в форме «мальтийского креста» и к невральным и гемальным дугам у них подходят необызвествленные зоны. Такое разделение астероспондилыных позвонков на два типа, по-видимому, более существенно, чем три типа позвонков кархарин (циклоспондилыный — кольцеобразное отложение извести в центре позвонка, тектоспондилыный — ряд концентрических обызвествлений тела позвонка, астероспондилыный — радиально расходящиеся от центрального

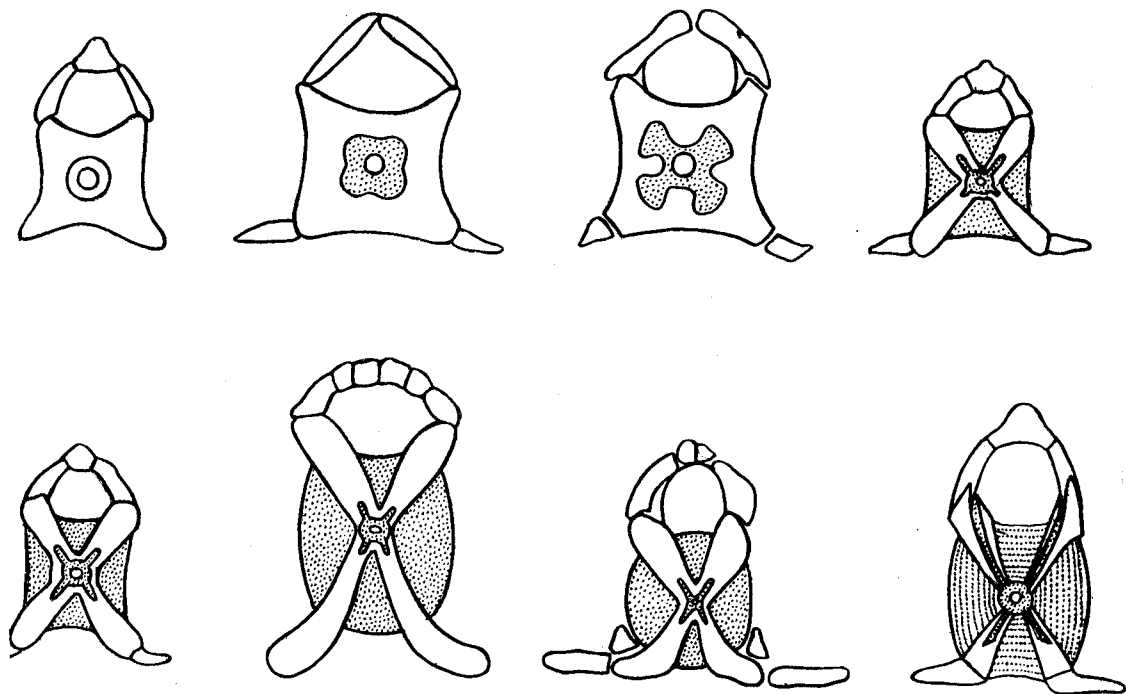


Рис. 2. Позвонки представителей сем. Scyliorhinidae и Carcharhinidae (White, 1937)

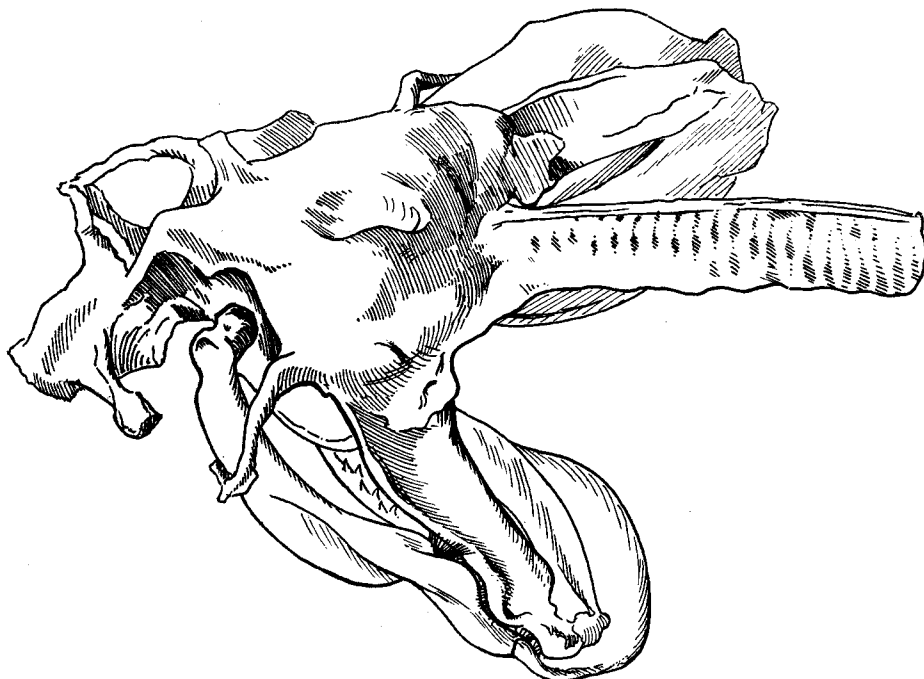


Рис. 3. Череп *Carcharhinus* sp. сбоку (ориг.)

кольца известковые пластинки). Эти три типа настолько взаимопереходны (рис. 2), что их употребление для классификации крупных групп нежелательно.

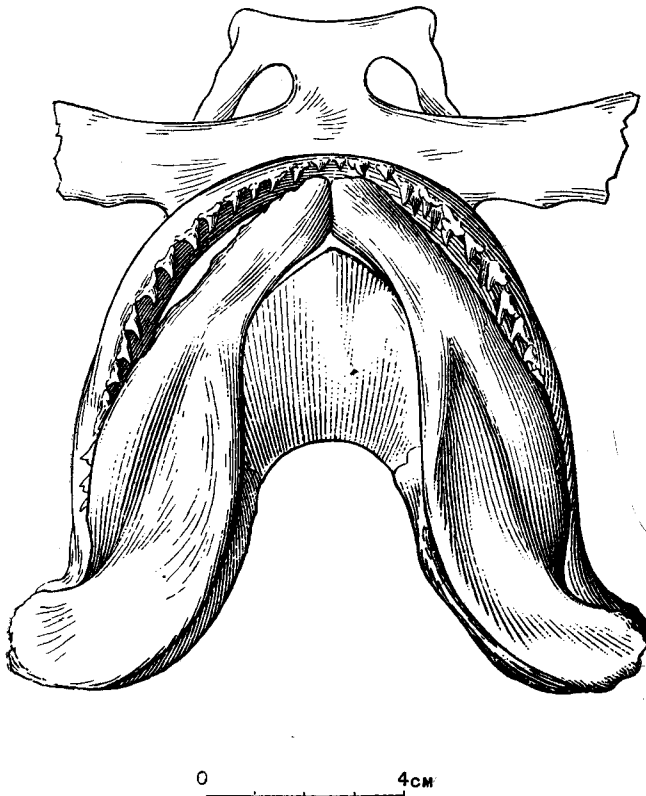


Рис. 4. Череп *Sphyrna* sp. снизу, $\times 3/4$ (ориг.)

Череп целиком хрящевой, но частично обызвествленный. Впереди часть крыши перепончатая. Передний отдел продолжается в ростр, который может быть простым или сложным — состоящим из двух боковых нижних ростральных хрящей и одного среднего верхнего, которые впереди соединяются. У ламноидных акул боковые ростральные хрящи прикрепляются непосредственно к надглазничным дугам черепа, у кархарин — к обонятельной области (рис. 3 и 4).

Висцеральный скелет представлен одним-двумя губными хрящами (отсутствующими у ламноидных), челюстной дугой и пятью—семью жаберными. Все древние группы характеризуются малоподвижным соединением черепа и челюстей (амфистилия), большая часть ныне живущих — подвижным (гиостилия, десмостилия). Однако значительная часть современных акул обладает черепами смешанного характера.

Амфистилия гексанхид и гиостилия других кархарин есть прочное сочленение черепа с че-

люстями. Оно достигается: а) палатобазальным сочленением; б) массивностью короткого гиомандибулярного хряща, поддерживающего не только гиоидную дугу, но и челюсти; в) причленением вентральной части гиоидной дуги к гиомандибулярному хрящу и челюстям (расширенное *basihyale* поддерживает челюсти снизу, образуя дно пасти) (рис. 3—6). Усиление прочности прикрепления челюстей к черепу привело к их полукруглой форме и к перемещению симфиза

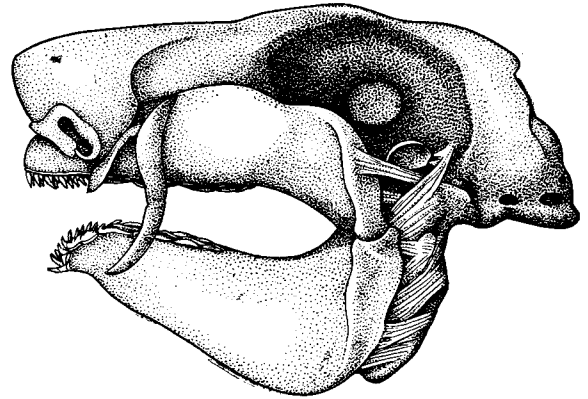


Рис. 5. Череп *Gyropleurodus francisci* Girard, $\times 3/4$ (Daniel, 1934)

из ростральной области в предглазничную. Сокращение длины челюстного рычага усилило его. Черепа кархарин (исключая скатов, имеющих особый тип причленения челюстей к черепу, рис. 7) по характеру прикрепления челюстей правильнее называть амфигиостилическими, подчеркивая этим их генетическую однородность и конструктивное многообразие.

У гетеродонтов развито анторбитальное сочленение, а палатобазальное отсутствует (анторбитальная гиостилия); у некоторых сквалид отсутствуют оба сочленения, и челюсти прикрепляются исключительно при помощи гиомандибулярного хряща.

Хламидоселахии имеют тип прикрепления челюстей, сходный с типом древних селахий, с развитыми палатобазальным и анторбитальным сочленениями (рис. 6). Соединение при помощи гиомандибулярного хряща очень слабое, как у ламноидных акул. Посторбитальное сочленение практически отсутствует. Этот тип следует именовать анторбитальной амфистилией.

У ламноидных акул слабы посторбитальное и ростральное соединения, осуществляемые с помощью связок. Гиомандибулярный хрящ поддерживает челюсти также только с помощью связок. Основная его функция — поддержание гиоидной дуги, совершенно не связанной с

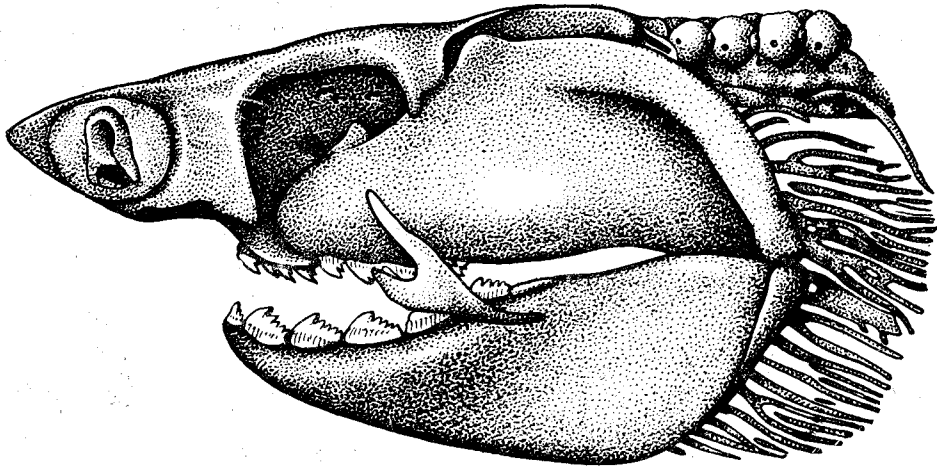


Рис. 6. Череп *Notorynchus maculatus* Ayres, $\times 1$ (Daniel, 1934)

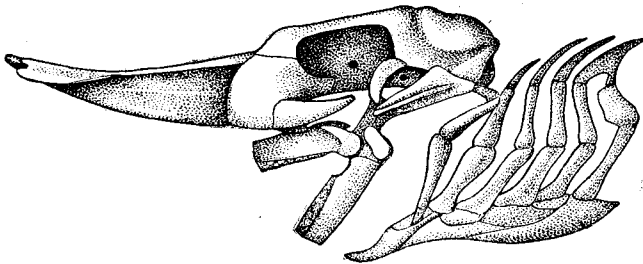
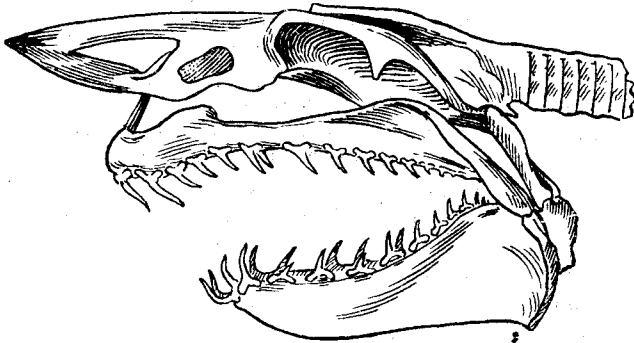


Рис. 7. Череп *Raja clavata* Linnaeus (Daniel, 1934)

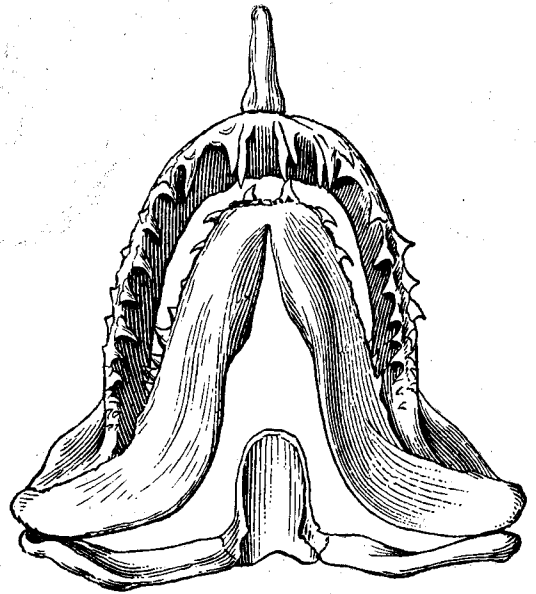


0 4 см

Рис. 8. Череп *Isurus oxyrinchus* Rafinesque (ориг.)

челюстной; basihyalene образует дно пасти (рис. 9). Челюсти вытянутые и только в затылочной части выступают из-под дна черепа. Этот тип назван десмостилией (рис. 8).

Скелет плавников. В эволюции плавников многих групп ярко выражена концентрация скелетных элементов. Грудные плавники кладоселахий полибазальные, у других — трибазальные и дибазальные. В зависимости от



0 4 см

Рис. 9. Череп *Isurus oxyrinchus* Rafinesque снизу

положения этих крупных хрящевых элементов, от которых отходят тонкие радиалии, по отношению к оси тела, среди них различают про-, мезо- и метаптеригий. Грудной плавник ксенакантов построен по типу архиптеригия, т. е. от длинной сегментированной оси отходят два ряда радиалий — преаксиальные вперед и постаксиальные назад (рис. 10). Зачаточные постаксиальные радиалии или сегментированная метаптеригиальная ось есть и у некоторых других форм (рис. 11—13).

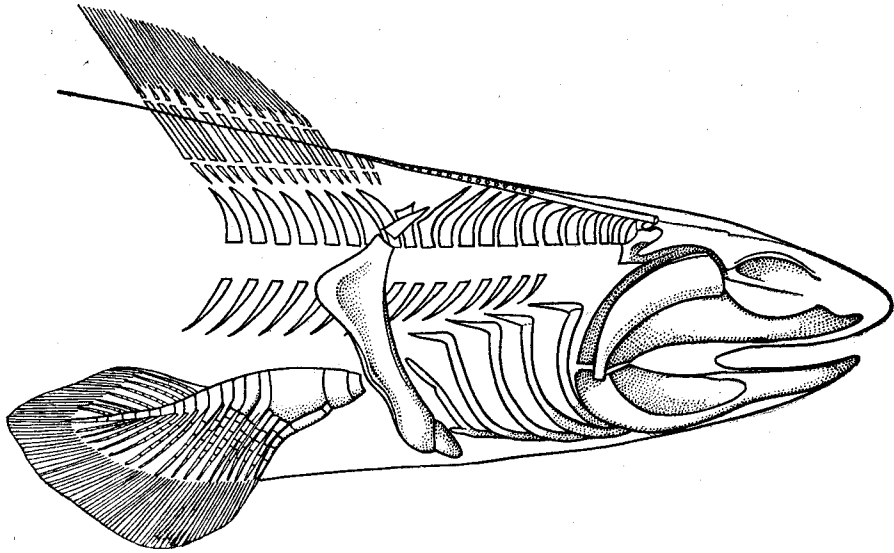


Рис. 10. Реконструкция *Xenacanthus*, $\times 3/4$ (Reis, 1897)

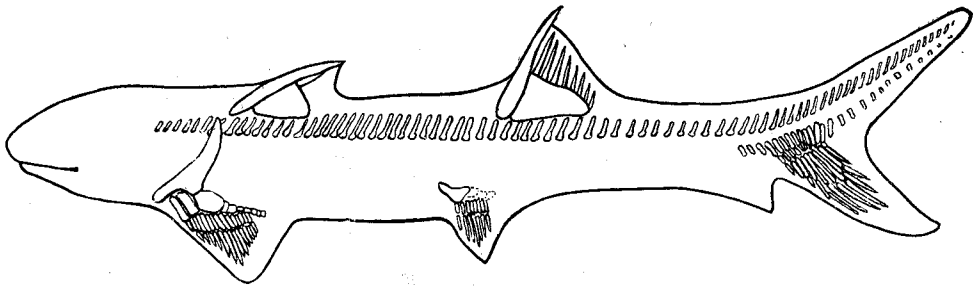


Рис. 11. *Ctenacanthus costellatus* Traquair, $\times 2$ (Moy-Thomas, 1936)

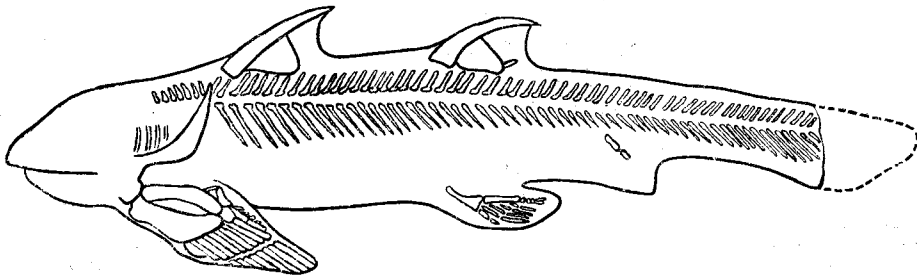


Рис. 12. *Tristychius arcuatus* Agassiz, $\times 2$ (Moy-Thomas, 1936)

В скелете спинных плавников обычно тоже имеются крупные базальные пластинки, но у высших семейств кархаринид и ламноидных спинной плавник содержит исключительно неслившиеся радиалии.

Мускулатура. Как у всех рыб, вдоль тела селахий проходят два мощных сегментированных мускульных тяжа (*m. lateralis magnus*). Сильно развита мускулатура головы, связанная с мощным челюстным аппаратом. Развившиеся

из мускулатуры электрические органы характерны для некоторых скатов. Электрический орган представляет собой концентрацию многочисленных шестигранных мускульных столбиков, которые пронизаны окончаниями нервов, отходящих от продолговатого мозга.

Нервная система и органы чувств. Мозг у разных групп развит неодинаково. Он примитивен у гексанхид и некоторых других современных групп, но достигает высоко-

го развития у скатов, а особенно у ламноидных акул и кархаринид. При этом мозг высших акул имеет изгибы и сильно развитый передний мозг, разделенный поверхностно продольной бороздой. В крыше переднего мозга располагаются нерв-

ные клетки. Обонятельные доли слиты с передним мозгом или подразделены на три отдела, из которых только собственно обонятельные доли (*lobi olfactorii*) примыкают к переднему мозгу, а обонятельные луковицы (*bulbi olfactorii*) на

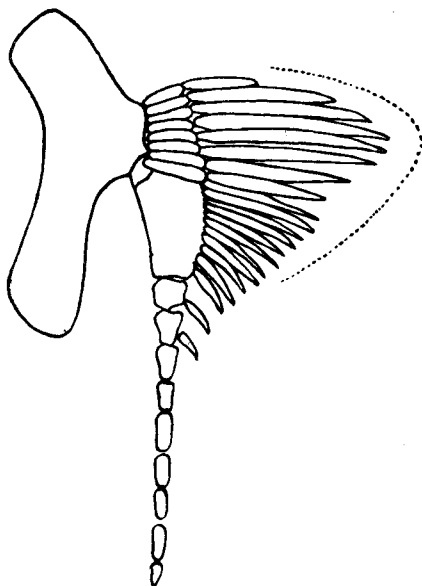


Рис. 13. Грудной плавник *Cladodus neilsoni* Traquair (Северцов, 1928)

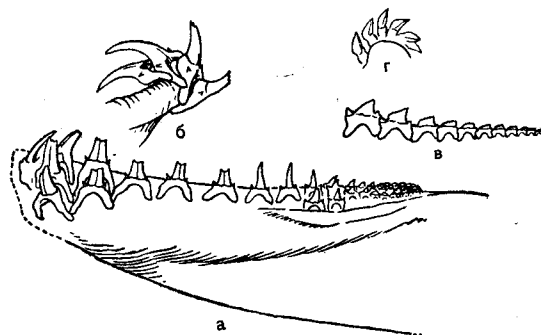


Рис. 14. *Odontaspis taurus* Rafinesque

a — озубление нижней челюсти (задние зубы серий в середине челюсти не показаны); *б* — серия передних зубов; *г* — поперечный ряд задних зубов; *г* — серия задних зубов

длинных стебельках вынесены далеко вперед к носовым капсулам. Мозжечок развит очень сильно и прикрывает не только переднюю часть продолговатого мозга, но и часть среднего. Его поверхность у высших акул несет многочисленные извилины.

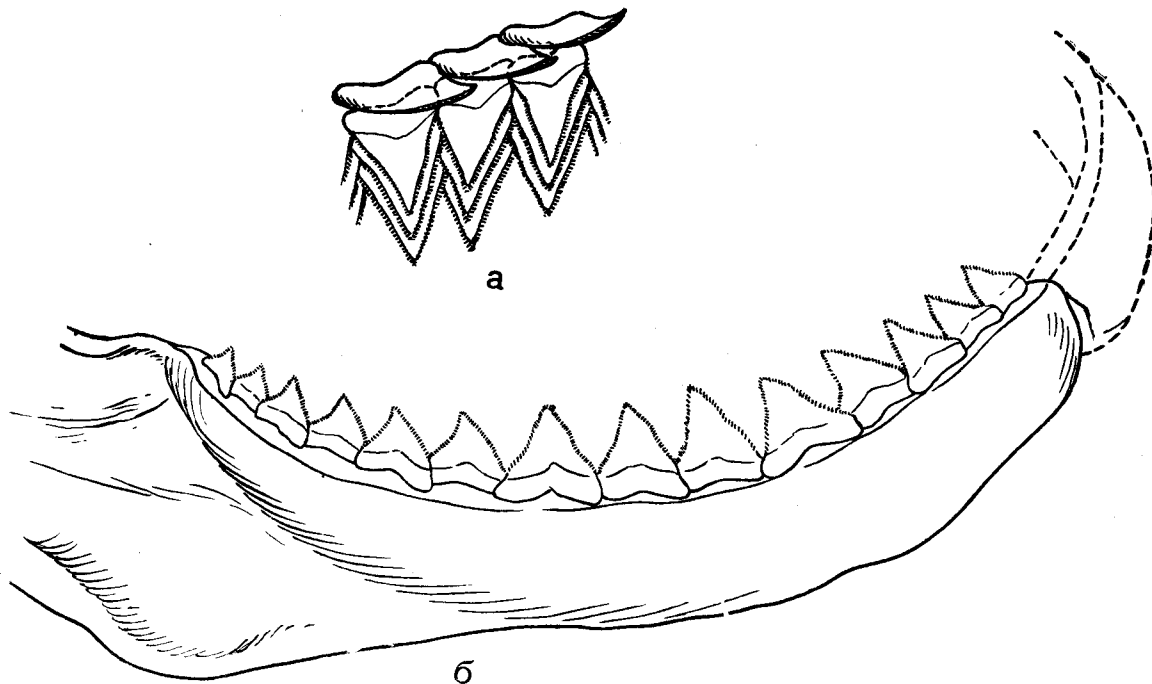


Рис. 15. *Carcharhinus* sp.

a — три соседних серии зубов; *б* — озубление нижней челюсти (задние зубы серий не показаны)

У современных ортодонтов (особенно *Carcharhinus*) между рostrальными хрящами, а также во многих других частях головы находится мощный покров железистой ткани со слизистыми каналами, ампулами Лоренцини и чувствительными бляшками. Органы боковой линии у *Chlamydoselachus*, *Notorynchus* и *Echinorhinus* располагаются в глубине открытой бороздки, у других имеют вид замкнутого канала, сообщаемого с внешней средой порами.

Органы пищеварения характеризуются сильно развитым зубным аппаратом, большой двулопастной печенью и сложно устроенным спиральным клапаном кишечника. В ряде случаев кожные зубы почти постепенно переходят в челюстные. У некоторых акул небольшие зубы располагаются на слизистой рта и глотки (*Chlamydoselachus*, *Mustelus*). Эти зубы иногда имеют даже диагностическое значение (жаберные зубы ксенакантов). На челюстях кархарин сохраняется принцип расположения плакоидных чешуй на коже: они лежат прямыми и косыми рядами (рис. 14, 15). В дальнейшем первые будут обозначаться как ряды, вторые — как серии¹. У ламноидных акул ряды и серии расположены перпендикулярно друг к другу (исключение *Xyphodolamia*).

В палеозое процветали акулы с ортодентиновыми зубами наравне с остеодентиновыми, в мезозое подавляющее большинство имеют остеодентиновые, а в кайнозое — ортодентиновые зубы (рис. 16; табл. 1, фиг. 1—4). Из современных групп только у ламноидных акул, т. е. у ничтожного меньшинства, зубы сложены остеодентином.

Остеодентиновые зубы (рис. 17 б) характеризуются относительно беспорядочным расположением сильно дихотомизирующих волокон, пронизанных многочисленными также дихотомизирующими сравнительно крупными каналами, не образующими сколько-нибудь заметных лакун и полостей. При этом внутреннее строение корня совершенно однотипно. Ортодентиновые зубы (рис. 17 а) отличаются наличием пульпы или пульпарного канала (в сложных зубах нескольких пульпарных каналов), располагающихся в центре коронки, от которых параллельно друг другу и перпендикулярно краю коронки отходят тончайшие дентинные каналы. В корне имеются крупные дихотомизирующие каналы, образующие лакуну и располагающиеся внизу перпендикулярно основанию корня, а выше — параллельно ему (ризодентин). Структура

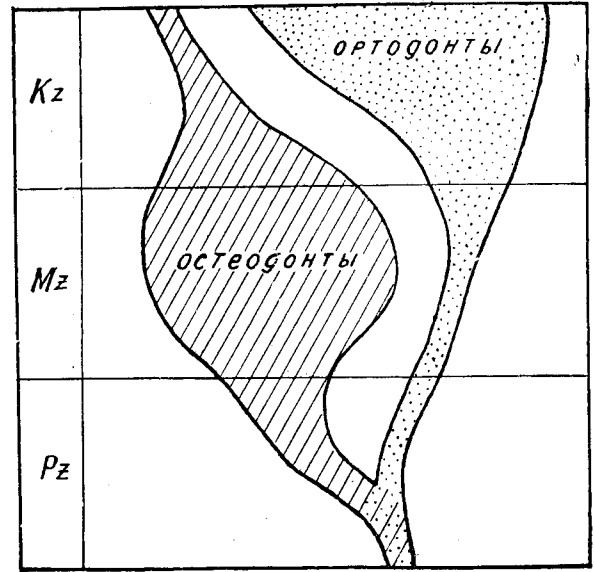


Рис. 16. Схема эволюционных отношений ортодонтов и остеодонтов

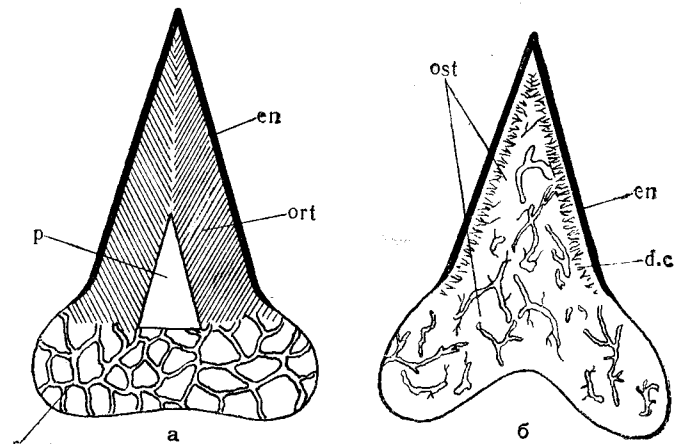


Рис. 17. Два основных типа строения зубов эласмобранхий, $\times \frac{3}{4}$

а — ортодентиновый; б — остеодентиновый; en — эмаль; ort — ортодентин; ost — остеоидентин; p — пульпа; r — ризодентин; d. c — дентинные каналы

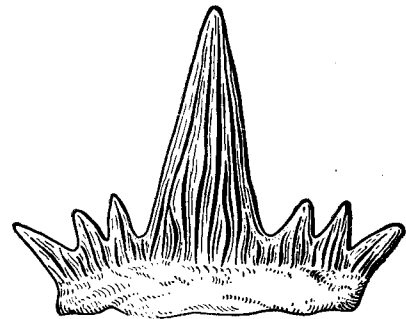


Рис. 18. Зуб *Ctenacanthus costellatus* Traquair, $\times 2$ (Moy-Thomas, 1936)

¹ Ряды и серии соответствуют употребляемым в литературе поперечным и передне-задним рядам.

ортодентина выгодна для зубов конусовидных, шиловидных, дробящих и режущих, так как она прочнее, чем остеодентиновая.

Древние акулы — кладоселахии (ортодонты) и ктенаканты (остеодонты) характеризуются многовершинными зубами «кладодонтного» типа (рис. 18), коронка которых располагается на плоском корне. У кладоселахий эмаль на зубах, возможно, отсутствует; у ктенакантов она покрывает зуб очень тонким слоем, под которым нет промежуточного («эмалеподобного») слоя, характерного для более поздних групп остеодонтов.

Особенности строения ортодентина способствуют большой морфологической лабильности зубов ортодонтов. Кроме того, возможно слияние их друг с другом. Зубные пластинки милиобатид есть результат слияния многочисленных серий зубов типа *Trygon* точно так же, как зубы гетеродонтов, гексанхид и эхиноринид образованы из нескольких или многих простых зубов.

Среди остеодонтов появление у меловых семейств арочной структуры корня привело к относительной самостоятельности отдельных зубов, к гетеродонтности и постоянной зубной формуле современных ламноидных акул. Для последних в ходе эволюции характерно уменьшение числа зубов в челюстях, связанное с тенденцией к расширению боковых, задне-боковых, а часто и передне-боковых режущих зубов. Передние зубы сохраняют свои удлиненные пропорции, осуществляя функцию захвата. Зубная формула у большинства ламноидных акул имеет следующий вид (для каждой половины челюстного аппарата):

$$s \frac{0-1}{0-1}; a \frac{2-3}{2-3}; in \frac{0-4}{0}; l \frac{6-8}{5-8}; p.l \frac{3-много}{3-много};$$

где *s* — симфизные зубы; *a* — передние, или латеральные; *in* — промежуточные, или интермедиальные; *l* — боковые, или латеральные, и *p.l* — задние. Симфизные — небольшие с прямой коронкой и сильно сближенными, часто деформированными ветвями корней. Передние — крупные, с узкими прямыми коронками и сближенными ветвями корней. Промежуточные — маленькие, с прямыми коронками и расставленными ветвями корней. Боковые — крупные, обычно с широкими коронками, наклонными в верхней и прямыми в нижней челюсти. Задние — с низкими наклонными коронками и широко расставленными ветвями корней. У кархарин мозаичное расположение зубов ведет к утрате их самостоятельности; зубы верхней и нижней челюстей у большинства развиваются очень не

сходно, но обычно однотипно в пределах семейства.

Морфологические типы зубов ортодонтов: диплодонтный — *Orthacanthus* (рис. 22), *Chlamydoselachus*; высотный — *Notidanus* (табл. II, фиг. 2, 3), *Somniosus* (табл. II, фиг. 17), *Echinorhinus* (табл. II, фиг. 12, 16); крестообразный — *Squatina* (табл. III, фиг. 4), *Squalus* (табл. II, фиг. 18), *Rhinobatus*; ступенчатый — *Heterodontus* (табл. II, фиг. 7, 11), *Myliobatis*; шиповидный — *Raja*, *Torpedo* (двураздельный корень и шиповидная коронка); веерообразный — *Ginglymostoma* (табл. III, фиг. 3); многоконусный — *Synechodus* (табл. III, фиг. 5). Исходным морфологическим типом зуба для отрядов *Hexanchida* и *Squatina* следует считать крестообразный. Веерообразный и шиповидный типы, как правило, сохраняют особенности крестообразного. Высотный сложнее: у *Somniosus* это модифицированный крестообразный, причем промежуточным звеном являются зубы *Squalus*. Зубы *Notidanus* образованы, по-видимому, за счет слияния зубов, сходных с зубами *Somniosus*.

Очень важным фактором в эволюции зубов является характер питания их кровью. У всех древних групп корни пронизаны многочисленными порами, и питание зуба осуществляется диффузно. Современные остеодонты обладают единым главным питательным отверстием в центральной части лингвальной стороны зуба. У ортодонтов также происходит отчетливая концентрация питательных отверстий, число и местоположение которых постоянно для крупных групп. У большинства верхне-меловых семейств ламноидных акул, помимо центрального отверстия, шейку зуба окаймляет целая серия крупных питательных отверстий. Когда эти отверстия не выражены, на поперечных шлифах видна концентрация многочисленных пульпарных каналов на границе между эмалью и дентином (табл. I, фиг. 3). Эти каналы нацело зарастают у третичных групп (табл. I, фиг. 6). Подобные особенности зубов не позволяют относить ни один из верхнемеловых родов остеодонтов к современному семейству.

Органы дыхания. Большинство акул имеет пять жаберных дуг, однако у *Heterodontus* есть рудимент шестой, у *Pliotrema*, *Chlamydoselachus* и *Hexanchus* — шесть, у *Heptaranchias* и *Notorynchus* — семь. Вдоль заднего края жаберных дуг расположены жаберные лучи, поддерживающие жаберные перегородки и складки. Эти лучи достигают максимального развития у *Cetorhinus*. У ламноидных акул олигомеризация висцерального скелета наибольшая: жаберных дуг пять, отсутствуют губные хрящи и брызгальца.

Кровеносная система. У подавляющего большинства современных акул два-три ряда сердечных клапанов. Большое число клапанов характеризует гексанхид и особенно скатов (семь рядов у *Manta*). Признак этот, по-видимому, скорее экологический и не может свидетельствовать о примитивности группы.

Органы размножения. Внутреннее оплодотворение, немногочисленные яйца с огромными запасами питательных веществ и живорождение, наблюдаемое у ряда групп, выкармливание эмбриона материнской кровью («плацента» эласмобранхий) — все это свидетельствует о высоте организации процесса размножения. Тем не менее не только благодаря этим приспособлениям акулы «сохранились»; они являлись группой, процветающей в связи с прогрессивным развитием разных систем органов (зубной аппарат, нервная система, органы чувств).

Принципы систематики

Классификация современных акул строится главным образом на внешних признаках и экологических особенностях. Таковы системы И. Мюллера и И. Хенле (Müller u. Henle, 1838—1841); Э. Гудрича (Goodrich, 1909, 1930); Д. Джордэна (Jordan, 1923); Х. Фаулера (Fowler, 1941); Г. Бигелоу и В. Шредера (Bigelow a. Schroeder, 1948—1953). Однако Ч. Ригэн (Regan, 1906, 1929); Э. Г. Уайт (White, 1937) и Л. С. Берг (1940, 1955) привлекают и ряд отдельных анатомических признаков. Системы Джордэна и Берга в какой-то мере обобщают филогенетические данные. У Д. Мой-Томаса (Mou-Thomas, 1939) глубокий анализ филогении, но недостаточна оценка данных по современным группам. В анатомических и эмбриологических работах используется ограниченное число видов, что приводит к неправильной оценке анатомических особенностей группы в целом. Например, наиболее популярные объекты, *Squalus acanthias* и *Raja*, — формы уклоняющиеся.

Отсутствие единства в таксономии часто не дает возможности использовать анатомические данные в построении классификации акул. Данными этими к тому же систематики почти всегда пренебрегают или односторонне подбирают отдельные признаки, как, например, число рядов сердечных клапанов, характер обызвествления позвонков, строение копулятивных органов.

Э. Нильсен (Nielsen, 1932) разделил акулообразных рыб на две группы: *Selachii* и *Bradyodonti*. Его взгляда придерживаются многие. Д. Мой-Томас (Mou-Thomas, 1939) прямо говорит о существовании этих двух направлений

эволюции эласмобранхий, считая одним из важных критериев гистологическое строение зубов. Между тем отличие между двумя группами селажий (кладоселахий — ксенаканты — кархаринны — скаты, с одной стороны, и ктенаканты — ламноидные акулы, с другой) по этому признаку не менее существенны.

Основываясь на особенностях строения ткани зубов, правильнее разделить эласмобранхий на два инфракласса. Ксенаканты, кладоселахий и все современные акулы, исключая ламнид, а также часть гибодонтов, должны быть объединены по характеру зубной структуры (ортодентин и пульпа) и противопоставлены ктенакантам, части гибодонтов и ламнидам (остеодентин и отсутствие пульпы) (рис. 17). При таком делении положение каждой группы становится достаточно определенным, и общая линия развития обоих стволов идет без перерывов (рис. 16).

Деление всех селажий с девона донныне на два инфракласса, основанное исключительно на гистологическом строении зубов, несколько искусственно. Однако для современных акул оно подтверждается большим числом важных анатомических признаков; для кайнозойских и мезозойских весомость этих признаков сохраняется. Что же касается акул палеозойских, то особенности гистологического строения зубов, столь стойкие у более поздних групп, кажутся единственным серьезным критерием и при их классификации.

Существенное значение в систематике акул имеет также характер прикрепления челюстей к черепу. Этот признак является одним из основных в диагнозах надотрядов.

В литературе утвердилось деление эласмобранхий на кладоселахий, ксенакантов, селажий. Селажий делят на акул и скатов (отряды). Нередко акул просто разбивают на ряд семейств. В некоторых работах ламноидных акул объединяют в одно надсемейство или один отряд с гинглимостоматидами, кархаринидами и сцилиоридами; в другое надсемейство или отряд выделяют гибодонтид и гетеродонтид, в третье — сквалид, противопоставляя всем этим группам самостоятельную группу гексанхид. Последнее в современных системах обычно объединяется в одно надсемейство с хламидоселяжиями.

Однако, учитывая анатомические особенности различных групп и их филогению и оценивая функциональное значение признаков, нетрудно заметить, что 1) скаты не противопоставляются акулам; 2) гинглимостоматиды тесно примыкают к скатообразным акулам, с одной стороны, и к кархаринидам — с другой; 3) гинглимостоматиды резко отличаются от ламнид; 4) кархариниды близки к скатам; 5) кархариниды и

скаты близки к гексанхидам; 6) гетеродонтиды близки к гексанхидам; 7) ламниды отличаются от всех этих групп; 8) гиבודонты — придонная дробящезубая жизненная форма палеозойских и мезозойских акул, а скаты — кайнозойских; 9) хламидоселахии — самостоятельная группа, не связанная с гексанхидами и сходная с ними только в примитивности; 10) среди палеозойских акул ряд групп характеризуется признаками не менее важными, чем у ксенакантов и кладоселахий.

Что касается архиптеригия ксенакантов, то этот признак не дает права противопоставлять ксенакантов (рис. 10) другим акулам. Исходя из родства гексанхид с ксенакантами, надо считать всех современных акул (исключая ламноидных) прямыми потомками неспециализированной и еще неизвестной группы ксенакантов.

Точка зрения О. Иекеля (1895), видевшего в гексанхидах прямых потомков ксенакантов, не кажется такой «чепухой», как считал, например, О. Рейс (Reis, 1897). Указание Д. Мой-Томаса и Э. Уайта (Mouy-Thomas a. White, 1939), что у *Triodus* (= *Pleuracanthus sessilis* Jordan) всего пять, а не шесть жаберных дуг, не является решающим. А. Фрич (Fritsch, 1883—1889) указывал формы ксенакантов с семью дугами, и даже если окажется, что их у этих форм всего пять, то из этого вовсе не будет следовать, что пять дуг было вообще у всех ксенакантов. Мы знаем, что у одного из двух очень близких родов сем. *Pristiophoridae* жаберных дуг шесть (*Pliotrema*).

Ксенаканты имеют ряд столь специфических признаков, что рассматриваются как самостоятельный надотряд наряду с кладоселахиями. Признаки примитивности, отличающие хламидоселахий, не дают возможности объединять их в одну группу с другими современными селахиями. Хламидоселахии, по-видимому, должны быть выделены в особый надотряд.

Гиבודонты с ортодентиновым строением зубов представляют группу, близкую либо к гексанхидам, либо к ксенакантам, либо в одной своей части примыкают к ксенакантам, а в другой к гексанхидам. Поэтому, оставляя их в качестве самостоятельного надотряда (*Polyacrodonti*), следует оговорить необходимость распределения отдельных частей его среди естественных групп эласмобранхий.

Среди кархарин *Squalidae* и многие скаты имеют ряд примитивных черт, утраченных даже современными гексанхидами: 1) наличие плавниковых шипов; 2) циклоспондильные позвонки; 3) кожные усики в области рта. Некоторые современные кархарины наследуют от общих с гексанхидами предков: 1) значительное число сердечных клапанов; 2) шесть жаберных дуг;

3) особенности морфологии зубов; 4) исчезновение одного из спинных плавников. Поэтому не следует проводить резкую грань между гексанхидами и другими современными кархаринами. Но, поскольку семейства кархарин поднимаются по восходящей линии от гексанхид к сем. *Carcharhinidae*, разделение их на ряд крупных групп обязательно. Наличие опорных базалий у *Hexanchidae* не только требует введения в диагноз указания на возможность нахождения плавниковых шипов, по крайней мере у родоначальников семейства, но и приводит к выводу, что первоначально шипы характеризуют всех кархарин.

Классификация ламноидных акул может быть осуществлена только после резкого противопоставления их конвергентно сходным кархаринидам и отделения от них сем. *Ginglymostomatidae*. В основу классификации ламноидных акул¹ могут быть положены особенности строения корня зубов, арочная конструкция которого укрепила зубы и обеспечила возможность более тесного их расположения. Эта конструкция — один из элементов прогрессивной эволюции эласмобранхий. Ламноидных акул поэтому можно считать особым отрядом, противостоящим акулам с плоскими корнями зубов.

Историческое развитие

Первые представители акул известны из морских отложений среднего девона. Наиболее древни и примитивны кладоселахии (*Cladoselachii*) и ктенаканты (*Stenacanthi*), от которых берут начало все другие группы. Они были широко распространены в морях палеозоя до конца раннего карбона. С позднего карбона до средней юры потомки этих акул (ксенаканты, полиакродонты и гиבודонты) населяют пресноводные бассейны северного и южного полушарий. С поздней юры происходит новое бурное развитие эласмобранхий в морских бассейнах. В это время встречаются гексанхиды и многие другие кархарины (*Scyliorhinidae* (?), *Rhinobatidae* (?), *Squatinidae*, *Ginglymostomatidae*, *Palaeospinacidae*). *Scyliorhinidae* и *Ginglymostomatidae* более характерны для третичного периода, чем для мелового. *Squalidae* известны начиная с раннего мела; в позднем мелу встречаются уже различные скаты и акулы сем. *Heterodontidae*. Однако только в третичном периоде появляются многие семейства скатов, а также *Myliobatidae*, *Carcharhinidae* и *Sphyrnidae*. Начиная с эоцена,

¹ Под ламноидными акулами (ламнами) следует понимать подотряд *Lamnae*, тогда как под ламнидами семейство *Odontaspidae*.

широко распространяются и процветают современные группы.

Исходя из того, что с позднего карбона до ранней эры известны только три группы акул (пресноводных), можно предполагать, что кархарины происходят от одной из них.

Экология и тафономия

Начиная со среднего или позднего девона, эласмобранхии представлены различными группами морских примитивных форм. Уже в это время мы встречаем прибрежных и пелагических кладоселажий и, по-видимому, придонных *Tamiobatidae*. В раннем карбоне к ним присоединяются ксенаканты (*Xenacanthi*), ведущие прибрежный и пелагический образ жизни. С позднего карбона до ранней юры основные ветви эласмобранхий переходят в пресные воды, где легко выделить хищников с режущими зубами (ксенаканты), с колющими и хватающе-ударными зубами (ксенаканты и ктенаканты) и дробяще-зубых моллюскоядных акул (гибодонты). Часть ксенакантов в это время, вероятно, продолжает существовать в море. Начиная с поздней юры большинство акул, по-видимому, становится вторично-морским и четко разделяется на прибрежных, придонных и пелагических. В кайнозое к ним прибавляются глубоководные, возможно, просто неизвестные из мезозоя и палеозоя.

В палеозое, благодаря обызвествлению, часто встречаются достаточно полно сохранившиеся скелеты акул, в мезозое и кайнозое обычно только отдельные зубы, ихтиодорулиты и позвонки. Захоронение скелетов, вероятно, происходило в лагунах, в условиях быстрого осадконакопления. Трупы могли переноситься течениями на небольшие расстояния; их быстрому захоронению способствовали те же акулы, пожиравшие живых и мертвых сородичей. Во многих горизонтах встречаются обильные копролиты, которые в значительной части могут принадлежать акулам; таковы, например, копролиты, широко распространенные в верхнем мелу и приписываемые кистеперой рыбе *Macropoma mantelli*.

Биологическое и геологическое значение

Приобретая на разных стадиях эволюции ряд прогрессивных особенностей строения, эласмобранхии в течение длительного времени сохраняют общую примитивность организации. Они развиваются бурно и быстро и, разделяясь на многочисленные группы, дают богатейший материал для исследований общебиологического

значения. Примитивность организации, наряду с прогрессивностью, позволяет в наиболее простой форме разрешать вопросы эволюции различных тканей и органов и устанавливать общие закономерности развития позвоночных.

Эласмобранхии могут быть использованы для решения важных проблем стратиграфии и палеогеографии, так как в отличие от других позвоночных остатки их встречаются в массовых количествах в палеозое, мезозое и кайнозое всего мира, а быстрая эволюция приводит к тому, что многие виды их возникают и вымирают в пределах подъяруса. Будучи хорошими пловцами, почти все акулы имеют широкие ареалы распространения, что выгодно отличает их от большинства беспозвоночных и дает возможность использовать для дробной стратиграфии.

Характерна приуроченность массовых скоплений зубов мезозойских и кайнозойских акул к фосфоритным толщам. Возможно, что образование фосфоритов в некоторых случаях зависит от материала, поставляемого разлагавшимися трупами в местах массовой гибели акул.

Методика изучения ископаемого материала

Зубы акул — именно тот материал, который доступен в массовом количестве, и эволюция их может быть прослежена почти без перерывов. Между тем при описании скелетов зубы часто вовсе не описываются. Конвергентное сходство часто приводит к объединению в один вид зубов филогенетически самых далеких групп. Ввиду этого описания должны всегда основываться на материале из одного горизонта. Если в другом горизонте, более древнем или молодом, встречаются зубы того же типа, то они должны быть по крайней мере отдельно иллюстрированы. Сравнение отдельных зубов одного вида или филогенетической линии из разных горизонтов возможно только на материале, насчитывающем в каждом случае не менее десятков экземпляров, так как тогда можно определить относительную изменчивость зубов по местоположению в челюстях. Единичные зубы одной челюсти, но разного положения вследствие своей изменчивости могут быть отнесены к разным родам и даже семействам. Чем дальше от симфиза расположен зуб (симфизные зубы не учитываются), тем относительно ниже его коронка и тем более расставлены ветви его корней (рис. 14). Таким образом, отношение высоты коронки, например, к ее ширине является показателем местоположения зуба. Это можно использовать для ископаемых объектов, когда найден большой серийный материал однотипных зубов, характеризующихся особенностями, позволяющими отно-

силь их к особям одного вида. При сравнении различных акул по отдельным зубам необходимо сравнивать не вообще зубы, а зубы одного или близкого положения.

Сложные зубы ортодонтов должны рассматриваться с точки зрения происхождения их конструкции путем исследования морфологии, характера питания и сочленения с другими зубами.

Изучение зубов различных ламноидных акул должно проводиться с оценкой той эволюцион-

ной стадии, на которой находится озубление данного вида. В отличие от кархарин, у которых ввиду мозаичного расположения отдельный зуб не является самостоятельным органом, у ламноидных акул имеет место именно это. Вторым основным условием является определение местоположения зуба в челюсти, тем более важное, что строение зубных аппаратов современных и вымерших видов позволяет принять для всей группы постоянную зубную формулу, что не удается сделать для кархарин.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ИНФРАКЛАСС ORTHODONTI

Зубы ортодентинового строения, у большинства современных групп мозаично расположенные. Челюсти амфистилические у палеозойских отрядов и анторбитально-амфистилические или

амфи-гиостилические у современных. Ср. девон — ныне. Пять надотрядов: *Cladoselachii*, *Xenacanthi*, *Polyacrodonti*, *Chlamydoselachii*, *Carcharini*.

НАДОТРЯД CLADOSELACHII (PLEUROPTERYGII)

Примитивные морские эласмобранхии, по-видимому, родоначальники многих современных акул. Жаберных дуг больше пяти. Глаза окружены склеротикой. Челюсти амфистилические. Коронки зубов, по крайней мере у девонских видов, без (?) эмали; имеются пульпарные каналы; корни плоские. Зубы соседних серий не заходят друг за друга и отделены промежутками. Тел позвонков нет. В спинных плавниках шипы и базальные пластинки обычно отсутствуют,

однако у самцов некоторых видов впереди переднего спинного плавника есть небольшой латерально сжатый шип. Грудные плавники с многочисленными базалиями и нерасчлененными радиалиями, тянущимися до края плавника. Между радиалиями вставочные хрящевые элементы. Парные плавники вдоль тела в виде боковых кожных складок, функционируют как балансир. Копулятивные органы неизвестны. Ср. девон — карбон.

ОТРЯД CLADOSELACHIDA

Грудные базалии без длинной сегментированной метаптеригиальной оси. Ср. девон — н. карбон. Два семейства: *Cladoselachidae* и *Denaëidae*.

Cladoselache Dean, 1893 (*Monocladodus* Claypole, 1893). Тип рода — *Cladodus fylleri* Newberry, 1889; в. девон США. Хвост внешне равнолопастный. В. девон — н. карбон С. Америки.

СЕМЕЙСТВО CLADOSELACHIDAE DEAN, 1894

Грудные базалии многочисленны. С каждой стороны хвостового стебля горизонтальный киль, частично поддерживаемый радиалиями. Передние радиалии грудных плавников большие, широкие. Три или более ряда склеротических пластинок. Ср. (?) девон — н. карбон.

СЕМЕЙСТВО DENAEIDAE BERG, 1940

Грудные плавники с двумя поддерживающими элементами, обнаруживающими следы слияния многочисленных базалий. Радиалии мезоптеригия мельче и уже радиалий метаптеригия. Н. карбон.

Denaëa Pruvost, 1922. Тип рода — *D. fourrieri* Pruv., 1922; н. карбон Бельгии. Один вид.

ОТРЯД CLADODONTIDA

Грудные базалии с длинной сегментированной метаптеригиальной осью. Ср. (?) девон — карбон. Три семейства: Cladodontidae, Symmoriiidae? Tamiobatidae.

СЕМЕЙСТВО CLADODONTIDAE NICHOLSON ET LYDEKKER, 1889

В грудном плавнике мелко сегментированная метаптеригиальная ось. Орбитальная область развита умеренно. Н. карбон.

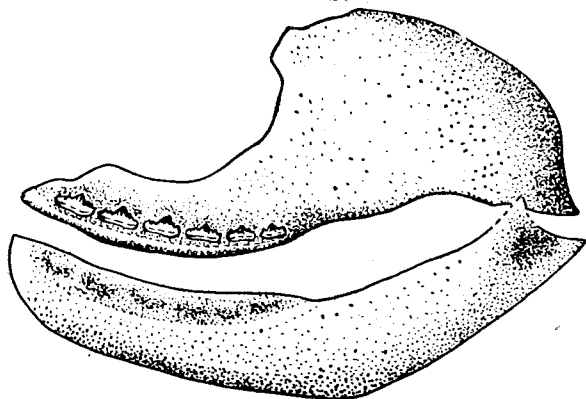


Рис. 19. Челюсти *Protacrodus vetustus* Jaekel, $\times 1,4$ (Gross, 1938)

Cladodus Agassiz, 1843. Тип рода — *C. mirabilis* Ag., 1843; н. карбон З. Европы. Коронки зубов на расширенном основании, с одной главной вершиной и несколькими последовательно уменьшающимися боковыми. Из базалий грудного плавника хорошо развит только метаптеригий, расчлененный в дистальной части. В передней части плавника несколько тонких и

узких базалий, каждая с одной радиалией (рис. 13). Много видов. Н. карбон З. Европы.

СЕМЕЙСТВО SYMMORIIDAE DEAN, 1909

Грудные плавники с хорошо развитыми базалиями, соединенными в задней части. Карбон.

Symmorium Cope, 1893. Тип рода — *S. reniforme* Cope, 1893; карбон Иллинойса, США. Один вид.

СЕМЕЙСТВО ТАМИОВАТИДАЕ HAY, 1902

Отличаются сильным развитием орбитальной области. Ср. — в. девон.

Tamiobatis Eastman, 1897. Тип рода — *T. vetustus* Eastm., 1897; ср. или в. девон Кентукки, США. Известен по верхней части черепа. Орбитальный отросток очень велик. Ушная область короткая. Один вид.

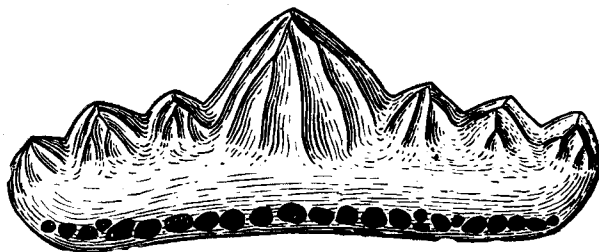


Рис. 20. Зуб *Protacrodus vetustus* Jaekel, $\times 20$ (Gross, 1938)

Protacrodus Jaekel, 1925. Тип рода — *P. vetustus* Jkl., 1925; в. девон Германии. Зубы дробящие, с несколькими вершинами; от каждой из них радиально расходятся дихотомизирующие ребрышки (рис. 19, 20). Один вид.

НАДОТРЯД ХЕНАСАНТИ (ИСНТУОТОМИ)

Небольшие пресноводные акулы с рядом особенностей узкой специализации. Жаберных дуг пять — семь. Глаза без склеротики. Челюсти амфистилические. Зубы покрыты эмалью, имеют пульпарные каналы и сильно развитые боковые вершины. Корни плоские или слегка вогнутые снизу, имеют поры различной величины и крупные питательные отверстия, соответствующие

боковым вершинам коронок. Зубы соседних серий не заходят друг за друга и отделены промежутками. Тел позвонков нет. В спинном плавнике отсутствуют шип и базальная пластинка. Грудные плавники архиптеригиального типа, имеют срединную ось, преаксиальные и постаксиальные радиалии. Копулятивные органы есть. Карбон — пермь.

ОТРЯД XENACANTHIDA

От затылочной области черепа отходит длинный шип (остаток первого спинного плавника?). Рот почти конечный. Спинной плавник очень длинный, отделен от дифицерного хвостового небольшой выемкой. Анальных плавников два. Карбон — пермь. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО XENACANTHIDAE FRITSCH, 1889

Тело удлиненное. Кожа почти голая. Зубы с двумя крупными боковыми конусами и большей частью маленьким средним. Невральные и гемальные дуги развиты. Интерневральные лучи многочисленнее остистых отростков. Карбон — пермь.

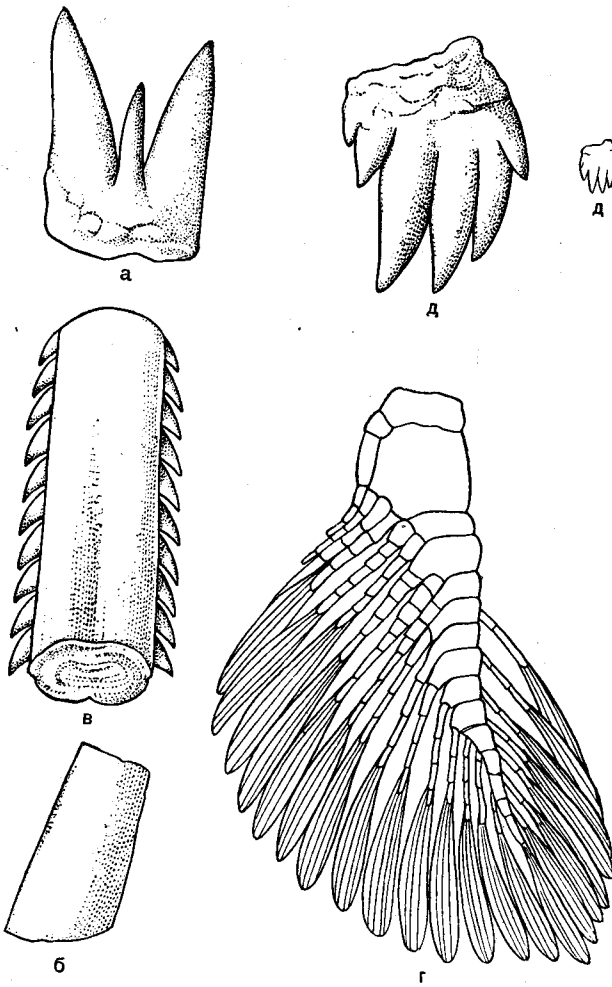


Рис. 21. *Xenacanthus*

а — зуб; б — увеличенный край зуба; в — плавниковый шип; г — грудной плавник; д — жаберный зуб

Xenacanthus Beugich, 1848 (? *Hypospondylus* Jaekel, 1911). Тип рода — *Orthacanthus decheni* Goldfuss, 1847; н. пермь Германии. Зубчики головного шипа в верхней части его боковых сторон. Челюстные зубы тонкие, незазубренные.

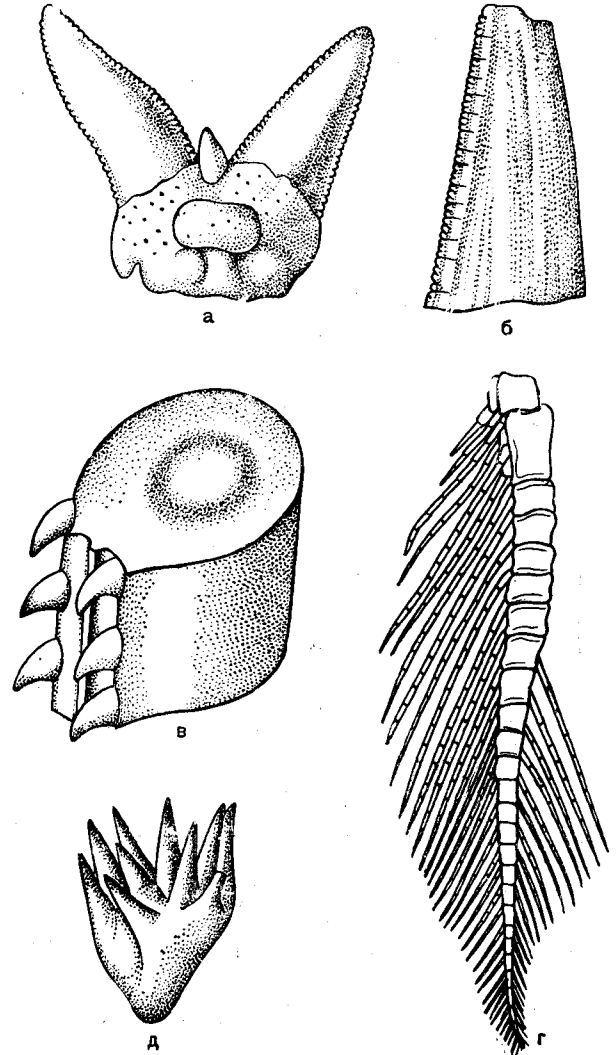


Рис. 22. *Orthacanthus*

Обозначения те же, что на рис. 21

по краям, вершины их мало различаются по длине. Жаберные зубы неправильно трехраздельные или многораздельные, с вершинами в одной продольной плоскости. Плавники с шипами; грудные в виде короткого эллипса (рис. 21). Несколько видов. Пермь 3. Европы.

Orthacanthus Agassiz, 1843 (*Diplodus* Agassiz, 1843; *Compsacanthus* Newberry, 1856; *Aganodus*,

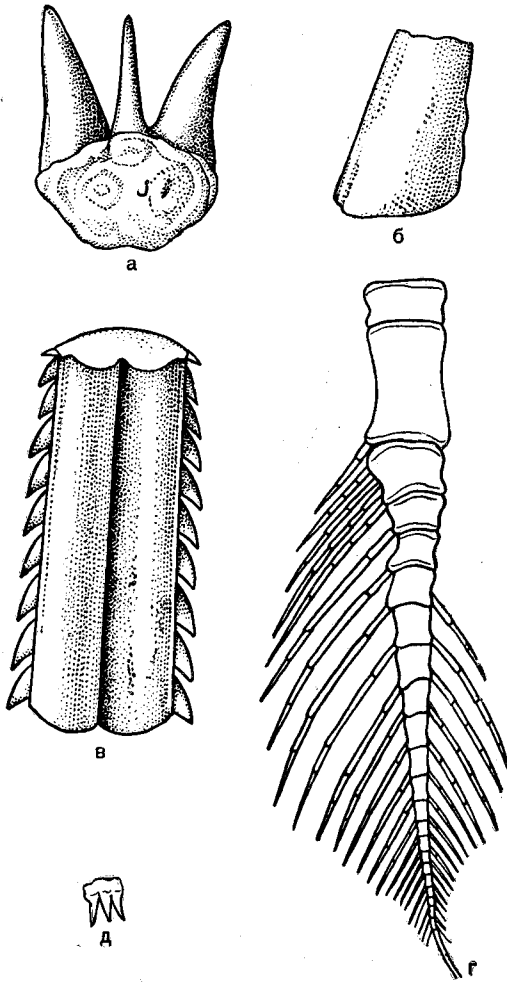


Рис. 23. *Triodus*

Обозначения те же, что на рис. 21

Ochlodus, *Pternodus*, *Dittodus* Owen, 1867; *Thrinacodus*, *Stemmatodus* St. John et Worthen, 1875; *Eucompsacanthus* Fowler, 1959). Тип рода — *O. cylindricus* Ag., 1843; карбон Англии. Головной шип зазубрен сади, поперечное сечение его овальное, у верхушки круглое. Челюстные зубы по краям зазубренные. Их среднее острие короткое ($\frac{1}{3}$ наружного). Жаберные зубы с многочисленными вершинами, беспорядочно расположенными на основании. Плавники без шипов, грудные длинные, заостренные (рис. 22). Много видов. Ср. карбон — пермь З. Европы; карбон — пермь С. Америки.

Triodus Jordan, 1849 (*Pleuracanthus* Agassiz, 1837, nom. praecoc.). Тип рода — *T. sessilis* Jord., 1849; н. пермь Германии. Зубчики головного шипа в нижней части его боковых сторон, поперечное сечение шипа эллипсоидное. Челюстные зубы тонкие, по краям незазубренные, с остриями почти одинаковой длины. Жаберные зубы в виде трезубца. Плавники без шипов, грудные длинные, заостренные, как у *Orthacanthus* (рис. 23). Несколько видов. Пермь С. Америки и З. Европы.

Diacranodus Garman, 1885. Тип рода — *Didymodus texensis* Cope, 1883; пермь США. Известны только череп и зубы. Носовые и слуховые капсулы и посторбитальный отросток хорошо развиты. Foramen magnum на нижней стороне черепа, в области базисфеноида. Зубы цельнокрайние, как у *Triodus*. Несколько видов. Пермь С. Америки

? *Anodontacanthus* Davis, 1881. Тип рода — *A. acutus* Davis, 1881; карбон Англии. Известны только плавниковые шипы без зубчиков по краям. Несколько видов. В. девон — пермь С. Америки; карбон З. Европы; пермь Европейской части СССР.

НАДОТЯД POLYACRODONTI

Жаберных дуг пять. Глаза не окружены склеротикой. Челюсти амфистилические. Зубы покрыты эмалью, имеют пульпарные каналы, в соседних сериях не заходят друг за друга и отде-

лены промежутками. Тел позвонков нет. В спинных плавниках базальные пластинки и шипы. Копулятивные органы есть. Триас. Один отряд.

ОТЯД POLYACRODONTIDA

Зубы дробящие. Грудные плавники с зачаточными постаксиальными элементами на сильно сегментированной метаптеригальной оси. Триас. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО POLYACRODONTIDAE GLÜCKMAN, FAM. NOV.

Небольшие склерофаги, конвергентно сходные с гибодонтидами.

Polyacrodus Jaekel, 1889. Тип рода — *Hypobodus polycyphus* Agassiz, 1843; триас Германии. Коронки многовершинные, кеглеобразной формы, с продольным килем, от которого поперечно отходят морщинки (табл. II, фиг. 1). Несколько видов. Триас Шпицбергена и З. Европы; альб — сеноман Литвы; сеноман Саратовской обл.

Palaeobates Meyer, 1849. Тип рода — *Strophodus angustissimus* Agassiz, 1838; триас Фран-

ции и Германии. Известны отдельные зубы и остатки челюстей. Нижние челюсти короткие и высокие со сравнительно немногочисленными (5—6) сериями зубов. Вероятно, имелась также непарная симфизная серия. Средние серии из длинных крупных зубов, боковые из мелких, задняя из очень мелких. Все зубы имеют уплощенные длинные и низкие корни без боковых

вершин, но иногда с более или менее выраженным главным конусом. Наружная поверхность коронок с поперечными, очень сильно ветвящимися, часто анастомозирующими морщинками, образующими сетку по обеим сторонам продольного кля. Несколько видов. Континентальный триас Ср. Азии, 3. Европы, Шлидбергена; ? в. триас США.

НАДОТЯД CHLAMYDOSELACHII

Группа, по-видимому, генетически связанная с ксенакантами или с кладоселахиями, представлена ныне одним реликтовым видом. Жаберных дуг шесть (у современного вида). Есть губные хрящи. Глаза не окружены склеротической. Кожные образования в области рта и глаз и рото-носовая борозда у современного вида

отсутствуют. Череп анторбитально-амфистилический. Зубы с эмалью и пульпарными каналами, в соседних сериях не заходят друг за друга и отделены промежутками. Тела позвонков—в передней части туловища, зачатки циклоспондильных позвонков—в хвостовом отделе. Миоцен — ныне. Один отряд.

ОТЯД CHLAMYDOSELACHIDA

Тело удлиненное, покрытое очень мелкой чешуей. Рот почти конечный. Тонкий гиомандибулярный хрящ соединяется с помощью связок только с нижней челюстью. Зубы диплодонтового типа с широким, расширяющимся назад основанием и тонкими вершинами. Сердечные клапаны в 4—7 рядов. Грудной плавник дибазальный, метаптеригий сегментирован. В спинном отсутствуют шип и базальные пластинки. Мозг очень мал. Миоцен — ныне. Одно семейство.

ную кожную складку. Зубы на обеих челюстях одинаковые, коронки с тремя тонкими изогнутыми коническими вершинами равной величины на широком основании. Миоцен — ныне.

Chlamydoselachus Garman, 1884 (*Chlamydoselache* Günther, 1887). Тип рода — *C. anguineus* Garm., 1884; соврем., глубокие воды Атлантики и Тихого океана. Тело угревидное. Между основными вершинами зубов два зачаточных зубчика. Нет симфизной серии на верхней челюсти, но имеется на нижней. Зрачок горизонтальный. Два вида. Миоцен Индии; плиоцен Италии; олигоцен — миоцен Тринидада.

СЕМЕЙСТВО CHLAMYDOSELACHIDAE GARMAN, 1884. ПЛАЩЕНОСНЫЕ АКУЛЫ

Широкие перепонки первой жаберной щели внизу соединяются, образуя на голове свобод-

НАДОТЯД CARCHARINI

Морские высшие акулы и скаты, с рядом прогрессивных особенностей строения. Зубы многих вымерших видов конвергентно сходны с зубами нынеживущих, что при общей гетеродонтности большинства кархарин является причиной описания сборных родов. Жаберных дуг 5—7. Есть губные хрящи. Глаза не окружены склеротической. Обычны кожные образования (усики, складки, перепонки) в области рта и глаз. Череп амфи-гиостилический. Зубы с эмалью и пульпой или пульпарными каналами, в соседних сериях заходят друг за друга, образуя мозаику (исключение — часть гексанхид). Корни плоские или слегка аркообразные, но без обособленных ветвей.

Концентрация питательных отверстий и строгая закономерность в расположении и количестве их. Тела позвонков есть, по крайней мере в передней или задней частях туловища. Количество позвонков невелико. Число непарных плавников непостоянно. В спинных часто имеются базальные пластинки и шипы. Метаптеригий грудного плавника не удлинен, или удлинен, но не сегментирован (исключение — гексанхиды и скаты). У всех, кроме скатов, только самые передние радиалии достигают свободного края плавника. Копулятивные органы есть. В. юра — ныне. Три отряда: Hexanchida, Squatinida, Carcharhinida.

ОТРЯД HEXANCHIDA

Довольно примитивные современные акулы. Тело акулообразное или уплощенное дорзо-вентрально. Жаберных дуг 6—7. Защитных кожных образований у глаз нет. Роstralный хрящ один или отсутствует. Зубы сложные, с серией сравнительно узких пульпарных каналов. Ризодентин развит хорошо. Тела позвонков тектоспондильные, астероспондильные или вовсе отсутствуют. Есть анальный плавник. Плавниковые шипы есть или отсутствуют. В. юра — ныне. Два подотряда: *Hexanchoides* и *Heterodontoides*.

ПОДОТРЯД HEXANCHOIDEI

Тело веретенообразное. Шестая жаберная дуга полная. Носоротовой бороздки нет. Челюсти широко расставлены, имеют посторбитальное сочленение с черепом. Роstralный хрящ один. Серии зубов обособлены друг от друга. Зубы имеют высокий корень, коронки приподнятые, в верхней челюсти более узкие, с меньшим числом вершин, чем в нижней. Передняя часть осевого скелета не имеет тел позвонков, в задней части у некоторых (*Heptanchias*) тектоспондильные позвонки. Один из спинных плавников и шипы у современных отсутствуют. Сердечные клапаны в 4—5 рядов. Мозг развит сравнительно слабо. В. юра — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО HEXANCHIDAE

GILL, 1885

Жаберных щелей 6—7. Зубы верхней челюсти конусовидные или шиловидные, ближайшие к симфизу одновершинные. В нижней челюсти симфизная серия резко уменьшенных своеобразных зубов. В. юра — ныне.

Notidanus Cuvier, 1817. Тип рода — *Squalus griseus* Bonnaterre, 1788; соврем., прибрежные воды всех океанов. Искусственный род, принадлежность к которому устанавливается по отдельным зубам гребневидной формы (табл. II, фиг. 2, 3; табл. V, фиг. 22). Много видов. В. юра — палеоген Русской платформы; палеоген Казахстана; в. юра — плиоцен З. Европы, Азии, Новой Зеландии, Мадагаскара, Америки, Африки.

ПОДОТРЯД HETERODONTOIDEI.

РОГАТЫЕ АКУЛЫ

Тело слабо уплощено дорзо-вентрально. Жаберных дуг пять, но есть рудимент шестой. Челюсти в центральных симфизных частях сближены или несколько расставлены. Посторбитальное сочленение их с черепом отсутствует. Роstralных хрящей нет. Зубы более или менее дробящие, корни многораздельные. Астеро-тектоспондильные позвонки. Спинных плавников два. У большинства плавниковые шипы. Базальные пластинки грудных плавников несут многосегментные радиалии. Сердечные клапаны в 2—7 рядов. В. мел — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО HETERODONTIDAE

GILL, 1862

Небольшие акулы. Челюсти гиостилические. Вторично-конечный рот (у эмбрионов сильно смещен вентрально). Коронки задних и боковых зубов уплощенные, передние с тупой или слабо заостренной центральной вершиной и двумя различно развитыми боковыми. У молодых напоминают зубы гексанхид. Проптеригий слит с мезоптеригием. В. мел — ныне.

Gyropleurodus Gill, 1862. Тип рода — *Cestracion francisci* Girard, 1854; соврем., восточные берега Тихого океана. Ветви нижней челюсти широко расставлены (табл. II, фиг. 4; табл. III, фиг. 20). Несколько видов. В. мел Русской платформы, З. Европы; палеоген Евразии, Патагонии, Новой Зеландии и Австралии.

Heterodontus Blainville, 1816 (*Cestracion* Cuvier, 1817). Тип рода — *Squalus philippi* Schneider, 1801; соврем., у берегов Австралии. Рот почти конечный. Ветви нижней челюсти сближены. Передние зубы взрослых трехвершинные; боковые и задние уплощенные. Плавниковые шипы гладкие (табл. II, фиг. 7, 11). Несколько видов. Нынеживущие. Ископаемые представители, по-видимому, относятся к *Gyropleurodus*.

ОТРЯД SQUATINIDA

Придонные и прибрежные средней величины и мелкие акулы и скаты, в пище которых основную роль играют беспозвоночные. Тело у большинства дорзо-вентрально уплощено. Жаберных

дуг пять (шесть у *Pliotrema*). На теле у многих кожные шипы. Защитных кожных образований у глаз обычно нет. Челюсти амфи-гиостилические или гиостилические (у скатов вторичные

изменения). Посторбитального сочленения нет, палатобазальное отсутствует или выражено слабо. Роstralные хрящи различно развиты, могут отсутствовать. Зубы высотные или крестообразные и производные от крестообразных (веерообразные, шиповидные). Пульпа хорошо развита. Позвонки текто- или астероспондильные. Спинных плавников два, изредка один, у некоторых отсутствует. Плавниковых шипов, как правило, нет, но базальные пластинки обычно хорошо развиты. Радиалии спинного плавника имеют тенденцию к слиянию, в грудном плавнике они распределены почти полностью на двух поддерживающих хрящах. Анального плавника у современных нет (за исключением *Ginglymostomatidae*). Передний мозг непарный. В. юра — ныне. Шесть подотрядов: *Echinorhinoidei*, *Squaloidei*, *Ginglymostomatoidei*, *Squatinoidei*, *Pristiophoroidei*, *Rajoidei*.

ПОДОТРЯД ECHINORHINOIDEI

Небольшие акулы. Тело веретенообразное, но несколько уплощенное дорзо-вентрально. Наиболе примитивные акулы отряда: канал боковой линии открыт, как у гексанхид. По многим признакам переходные от гексанхид к сквалидам. Допустимо выделение в самостоятельный отряд. Кожа покрыта крупными, редко расположенными плакоидными шипами. Рот нижний, в области рта кожных выростов нет. Жаберных дуг пять. Рото-носовой борозды нет. Зубы высотные. Плавниковых шипов нет. Палеоген — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО ECHINORHINIDAE GILL, 1861

Зубы с несколькими вершинами, одинаковые в обеих челюстях. В. эоцен — ныне.

Echinorhinus Blainville, 1816 (*Goniodus* Agassiz, 1838). Тип рода — *Squalus spinosus* Gmelin, 1789; соврем., Атлантический и Тихий океаны. Зубы с 1—7 вершинами, с высотными корнями, коронки сильно наклонены к углам рта (табл. II, фиг. 12, 16). Несколько видов. Нижний олигоцен Мангышлака; эоцен С. Африки; миоцен Патагонии и С. Америки; плиоцен З. Европы.

ПОДОТРЯД SQUALOIDEI

Тело веретенообразное, кожа покрыта мелкими чешуями. Рот нижний. Кожных выростов в области рта у современных нет (исключение *Cirrigaleus*). Жаберных дуг пять. Рото-

носовая борозда у современных отсутствует. Череп сочленяется с позвоночником посредством двух мышцелков. Подъязычный хрящ прилегает к меккелеву. Коронки зубов часто на очень высоких корнях, измененно-крестообразные или высотные. Позвонки цикло- или астероспондильные. Хвост гетероцеркный. Плавниковые шипы есть или отсутствуют. Грудной плавник не расширен и не удлинен, его метаптеригий чаще не сегментирован; радиалии малосегментны, почти все на мезо- и метаптеригии. Сердечные клапаны в 2—4 ряда. Передний мозг со следами разделения, так же как мозжечок, гладок и невелик. Мел — ныне. Три семейства: *Squalidae*, *Dalatiidae*, *Cetorhinidae*.

СЕМЕЙСТВО SQUALIDAE BONNATERRE, 1831. КОЛЮЧИЕ АКУЛЫ

Зубы с одной или несколькими вершинами, одинаковые или разные в верхней и нижней челюстях. Жаберные лучи недлинные. Спинные плавники с шипами. Позвонки циклоспондильные. Мел — ныне.

Squalus Linnaeus, 1758 (*Acanthias* Risso, 1826; *Centrophoroides* Davis, 1887). Тип рода — *S. acanthias* L., 1758; соврем., умеренные и boreальные воды Тихого и Атлантического океанов. Зубы на обеих челюстях одинаковые, с одной вершиной, наклоненной к углам рта; симфизных нет. Первый спинной плавник больше второго, шипы без боковых борозд (табл. II, фиг. 18). Много видов. Мел Крыма, Литвы и Поволжья; палеоген Казахстана, З. Азии; в мел — плиоцен Европы; эоцен Ю. Африки; олигоцен — миоцен С. Америки.

Centrophorus Müller et Henle, 1837. Тип рода — *Squalus granulatus* Schneider, 1801; соврем., В. Атлантика, Средиземное море, Ю. Африка. Зубы режущие, верхние заостренные, относительно прямые; нижние шире, вершины направлены к углам рта. Есть симфизные зубы в верхней и нижней челюстях. Спинные плавники равны или почти равны, шипы с бороздами по бокам. Ныне глубоководные. Несколько видов. В. мел (турон) Литвы и Сирии.

Oxynotus Rafinesque, 1810 (*Centrina* Cuvier, 1817). Тип рода — *Squalus centrina* Linnaeus, 1758; соврем., В. Атлантика. Зубы верхней челюсти тонкие, конические; нижней — прямые, треугольные, слабо зазубренные. Первый спинной плавник выше второго, шипы без боковых бороздок. Несколько видов. Миоцен — плиоцен З. Европы.

Etmopterus Rafinesque, 1810 (*Spinax* Cuvier, 1817; *Acanthidium* Lowe, 1833). Тип рода — *Squalus spinax* Linnaeus, 1758; соврем., В. Ат-

лантика, Средиземное море, Ю. Африка. Верхние зубы прямые, пяти- или трехвершинные; нижние одновершинные, сильно наклонные к углам рта, коронки их с режущим краем, корни очень высокие. Одна серия симфизных зубов в верхней челюсти. Первый спинной плавник меньше второго, шипы с бороздками по бокам. Ныне глобоководны. Несколько видов. Миоцен Европы.

СЕМЕЙСТВО DALATIIDAE GILL, 1892

Зубы с одной вершиной, в верхней челюсти тонкие и конические, в нижней широкие, ножевидные. Жаберные лучи не длинные. Спинные плавники без шипов. Позвонки циклоспондильные. В. мел — ныне.

Dalatias Rafinesque, 1810 (*Scymnus* Cuvier, 1817). Тип рода — *Squalus licha* Bonnaterre, 1788; соврем., Атлантика. Зубы верхней челюсти цельнокрайние, нижней широкотреугольные, с зазубренными краями. Один ряд симфизных зубов в нижней челюсти. Несколько видов. В. мел — плиоцен З. Азии, С. Америки, С. Африки, Европы.

Isistius Gill, 1864. Тип рода — *Scymnus brasiliensis* Quoy et Gaimard, 1824; соврем., тропические и субтропические воды всех океанов. Верхние зубы слабо наклонные к углам пасти, нижние с гладкими краями и прямыми вершинами, симфизные в обеих челюстях. Пелагические. Несколько видов (табл. VI, фиг. 6). В. эоцен Приаралья; в. мел ? — миоцен Африки, Европы; аквитан Барбадоса.

Somniosus Lesueur, 1818 (*Laemargus* Müller et Henle, 1841; *Leiodon* Wood, 1847). Тип рода — *Squalus microcephalus* Bloch et Schneider, 1801; соврем., умеренные и арктические воды С. полушария. Зубы очень сходны с зубами *Squalus*, однако они высотные и сильно сжаты спереди назад (табл. II, фиг. 17). Несколько видов. Палеоцен Марокко.

Centroscymnus Bocage et Capello, 1864. Тип рода — *C. coelolepis* Boc. et Cap., 1864; соврем., С. Атлантика и Средиземное море. Отличается от *Somniosus* более широкими нижнечелюстными зубами, присутствием мигательной перепонки и рудиментарных плавниковых шипов. Несколько видов. Миоцен Барбадоса.

Cheirostephanus Casier, 1958. Тип рода — *C. hurzeleri* Cas., 1958; н. миоцен Америки. Коронки зубов узкие, правая и левая половины симметричны. Корни относительно низкие; с внутренней стороны, у основания коронки значительное число питательных отверстий. Один вид.

СЕМЕЙСТВО CETORHINIDAE GILL, 1872

Зубы одновершинные, очень мелкие, подобные верхнечелюстным зубам *Somniosus*, но сильно загнутые внутрь пасти; расположены многочисленными сериями по 100 и более зубов в каждой. Жаберные лучи сильно удлинненные, внешне сходные с лучами костистых рыб. Плавниковые шипы отсутствуют. Позвонки астероспондильные. Олигоцен — ныне.

Cetorhinus Blainville, 1816 (*Halsydrus* Fleming, 1809; *Selache* Cuvier, 1817). Тип рода — *Squalus maximus* Gunnegus, 1765; соврем., арктические и умеренные воды С. полушария. Жаберные отверстия очень широкие. На хвостовом стебле кили. Несколько видов. Олигоцен Европы.

ПОДОТРЯД GINGLYMOSTOMATOIDEI

Небольшие акулы с дорзо-вентрально уплощенным, иногда вытянутым телом и конечным ртом. Кожа покрыта мелкими чешуями. В области рта кожные выросты. Жаберных дуг пять. Рото-носовая борозда есть. Подязычный хрящ прилегает к меккелеву. Зубы крестообразные или веерообразные на низком корне. Позвонки у современных астероспондильные, хвост слабо гетероцеркный, шипов нет. Грудной плавник не расширен и не удлиннен, метаптеригий не сегментирован; радиалии многосегментны, почти в равном числе на мета- и мезоптеригии. Анальный придвинут к хвостовому, имея тенденцию к редукции. Сердечные клапаны в два ряда. В. юра — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО GINGLYMOSTOMATIDAE GILL, 1862

(*Orectolobidae* Regan, 1906)

Нижнее веко без мигательной перепонки, но орбита у некоторых с продольной мясистой складкой сверху и внизу внутренней стороны век. Ростральных хрящей один или три, но отделенных на верхушке и очень маленьких. Зубы небольшие, многочисленные. Между базальными пластинками грудного плавника овальное отверстие. В. юра — ныне.

Orectolobus Bonaparte, 1834 (*Crossorhinus* Müller et Henle, 1837). Тип рода — *Squalus barbatus* Gmelin, 1789; соврем., Австралия. Зубы одновершинные, конусовидные, прямые (очень похожи на зубы *Squatina*) (табл. III, фиг. 2). Много видов. В. юра Баварии.

Chiloscyllium Müller et Henle, 1841. Тип рода — *Scyllium plagiosum* Bennett, 1830; соврем., Индийский и Тихий океаны. Зубы конусовидные, корни укорочены. Несколько видов. В. мел

Тринидада и Ливана; неоген Вюртемберга, Швейцарии.

Cantioscyllium Woodward, 1889. Тип рода — *C. decipiens* Woodw., 1889; турон Англии. Челюсти массивные. Зубы толстые, с широким сжатым корнем, ветви которого трудно различить. Одна главная вершина и 1—2 пары маленьких боковых. Один вид.

Ginglymostoma Müller et Henle, 1837 (*Nebrius* Rüppell, 1835; *Plicodus* Winkler, 1874; *Acrodobatis* Leidy, 1877). Тип рода — *Squalus cirratus* Bonnaterre, 1788; соврем., побережье тропической и субтропической Атлантики. Зубы с веерообразно зазубренной коронкой; зубчики образованы слиянием отдельных вершин (табл. III, фиг. 3). Много видов. Н. мел (альб) Литвы; н. эоцен Казахстана; в. мел — эоцен З. Европы, Индии, Африки и С. Америки; миоцен Африки.

Squatirhina Casier, 1947. Тип рода — *S. lonzeensis* Cas., 1947; в. мел Бельгии. Зубы подобны зубам *Orectolobus*, но корень, как у многих скатов, глубоким желобом разделен на две половины. В середине желоба центральное питательное отверстие. Несколько видов. В. мел Бельгии; палеоцен Казахстана; н. эоцен С. Африки.

Corysodon Saint-Seine, 1946. Тип рода — *C. cirinensis* S.-S., 1946; в. юра Франции.

ПОДОТРЯД SQUATINOIDEI

Небольшие архаичные акулы. Тело скатообразное; кожа покрыта мелкими плакоидными чешуями. Рот конечный. В области рта есть кожные выросты. Жаберных дуг пять. Череп сочленяется с позвоночником двумя мышцами. У современных рото-носовая борозда отсутствует. Подъязычный хрящ прилегает к меккелеву. Зубы крестообразные, на низком корне. Позвонки тектоспондилные. Хвост вторично (?) дифицеркный. У современных плавниковые шипы отсутствуют. Грудной плавник расширен, радиалии многосегментны и расположены главным образом на сегментированном метаптеригии, но также и на проптеригии. Сердечные клапаны в 6—7 рядов. Передний мозг небольшой, гладкий. В. юра — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО SQUATINIDAE MÜLLER ET HENLE, 1837. МОРСКИЕ АНГЕЛЫ

Спинных плавников два. Проптеригий и мезоптеригий грудных плавников удлинены спереди назад, как у скатов. Зубы немногочисленные, некрупные. Число зубов (у современной *Squatina*) $\frac{20}{18}$. В. юра — ныне.

Squatina Duméril, 1806. Тип рода — *S. angelus* Dum., 1806; соврем., берега С.-В. Атлантики, Средиземное море. Ростральных хрящей нет. Зубы с вертикальными конусовидными одновершинными коронками и слабо дугообразными корнями. У симфиза каждой челюсти между зубами широкий промежуток (табл. III, фиг. 4, 6). Много видов. В. мел Русской платформы; эоцен Казахстана; в. юра — ныне Европы, Азии, Африки, Америки.

ПОДОТРЯД PRISTIOPHOROIDEI

Небольшие акулы. Тело веретенообразное, слабо уплощенное. Кожа с мелкими плакоидными чешуями. Рот нижний. В области рта кожные выросты. Жаберных дуг пять или шесть. Череп сочленяется с позвоночником двумя мышцами. У современных рото-носовой борозды нет. Рыло сильно вытянутое, снабженное по бокам зубами. Подъязычный хрящ прилегает к меккелеву. Зубы на низком корне. Позвонки тектоспондилные. Хвост дифицеркный. Плавниковых шипов нет. Грудной плавник не расширен, радиалии малосегментны и расположены почти полностью на несегментированном метаптеригии и на мезоптеригии. Сердечные клапаны в три ряда. В. мел — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО PRISTIOPHORIDAE BLEEKER, 1859. ПИЛОНОСЫ

Спинных плавников два. Ростральные зубы заостренные, неравной длины. Зубы мелкие, многочисленные, число зубов (у современного *Pristiophorus japonicus*) $\frac{49}{36}$. В. мел — ныне.

Pristiophorus Müller et Henle, 1837. Тип рода — *Pristis cirratus* Latham, 1794; соврем., Австралия. Пять жаберных отверстий. Ростральные зубы цельнокрайние. Чешуи, как у многих скатов, варьируют в размере. Коронки нижних зубов короче верхних. Спинной плавник поддерживается широкой тонкой пластинкой. Несколько видов. Миоцен З. Европы.

Pliotrema Regan, 1906. Тип рода — *P. warreni* Regan, 1906; соврем., Ю. Африка. Шесть жаберных отверстий. Ростральные зубы сзади зазубрены. Несколько видов. Неоген Новой Зеландии.

Protopristiophorus Woodward, 1932. Тип рода — *P. tumidens* Woodw., 1932; в. мел Ливана. Рыло без зубов по бокам. Один вид.

ПОДОТРЯД RAJOIDEI

Главным образом придонные формы (скаты) с дорзо-вентрально уплощенным телом. Кожа у некоторых голая или почти голая, у большин-

ства покрыта различной величины и формы плакоидными чешуями и шипами. Рот нижний. Нет кожных выростов в области рта. Жаберных дуг пять. Нет рото-носовой борозды или она рудиментарна. Череп сочленяется с позвоночником двумя мышечками. Подъязычный хрящ не прилегает к меккелеву. Зубы крестообразные, шиповидные или ступенчатые, на низком корне. Позвонки тектоспондилные. Плавниковые шипы имеются или отсутствуют. Грудной плавник расширен, метаптеригий сегментирован, почти все радиалии на проптеригии и метаптеригии, многосегментны. Сердечные клапаны в 2—7 рядов (у большинства 4—5). Передний мозг у многих так же, как мозжечок, сильно увеличен и покрыт морщинами. В. юра — ныне. Пять надсемейств: Rhinobatoidea, Pristioidea, Torpedinoidea, Rajoidea, ?Myliobatoidea.

НАДСЕМЕЙСТВО RHINOBATOIDEA

Тело узкое, вытянутое или короткое и широкое. Череп вытянут, заканчиваясь сравнительно узким роstralным хрящом, не образующим придатка. Электрические органы отсутствуют или зачаточны. Носо-ротового желобка нет или он рудиментарен. Зубы мелкие, многочисленные, измененно-крестообразные. Два спинных и хорошо развитый хвостовой плавники; непарные с цератотрихиями. Плавниковые шипы есть или отсутствуют. В. юра — ныне. Три семейства: Rhinobatidae, Asterodermidae, Platyrrhinidae.

СЕМЕЙСТВО RHINOBATIDAE MÜLLER ET HENLE, 1841. РОХЛИ

Грудные плавники продолжают по бокам головы, но не вытягиваются к концу рыла. Радиалии спинного не достигают его свободного края. Первый спинной приближен к передней части туловища. Нет плавниковых шипов. В. юра — ныне.

Rhinobatus Bloch et Schneider, 1801 (*Euryarthra* Agassiz, 1843; *Aellopos* Münster, 1836; *Spathobatis* Thiollière, 1849). Тип рода — *Raja rhinobatos* Linnaeus, 1758; соврем. Носо-ротовой борозды нет. Зубы низкие, округлые, без вершин у самок, но с низкими тупыми у взрослых самцов. Кожа покрыта мелкими зубчиками, по средней линии спины ряд укрупненных плакоидных чешуй. Много видов. В. юра — н. эоцен З. Европы; в. мел — н. эоцен Сирии.

Trigonorhina Müller et Henle, 1841. Тип рода — *T. fasciata* M. et H., 1841; соврем., Австралия и Новая Зеландия. Диск широкий, короче хвоста. Отличается от *Rhinobatus* широ-

кими передними краями ноздрей, соединенными в четырехугольную складку. Несколько видов. Ср. эоцен З. Европы.

Кроме того: *Rhynchobatus* Müller et Henle, 1837, в. мел (маастрихт) С. Африки; н. эоцен З. Европы.

СЕМЕЙСТВО ASTERODERMIDAE JORDAN, 1923

Отличается от Rhinobatidae наличием двух небольших гладких плавниковых шипов. В. юра.

Asterodermus Agassiz, 1848. Тип рода — *A. platypterus* Ag., 1843; в. юра (н. кимеридж) Баварии. Диск вытянутый, постепенно переходящий в хвост. Кожные зубчики звездчатые, в области головы и грудного пояса увеличены. Один вид.

Belemnobatis Thiollière, 1854. Тип рода — *B. sismondæ* Thiol., 1854; в. юра (кимеридж) Франции. Диск ромбовидный, очень постепенно переходящий в хвост. Тело покрыто коническими плакоидными чешуями, наибольшими в области брюшных плавников. Один вид.

СЕМЕЙСТВО PLATYRRHINIDAE NORMAN, 1926

Роstralный хрящ не доходит до конца рыла. Тело широкое, скатообразное. Грудные плавники доходят до конца рыла, спинных два в хвостовом отделе. В. эоцен — ныне.

Platyrrhina Müller et Henle, 1838. Тип рода — *Rhina sinensis* Schneider, 1801; соврем., Китай и Япония. Ростр короткий и широкий. Зубы мелкие, дробящие. Несколько видов. Эоцен З. Европы.

НАДСЕМЕЙСТВО PRISTIOIDEA

Тело веретенообразное. Ростр расширенный, образующий пилообразный придаток, усаженный кожными зубами. Электрические органы отсутствуют. Нет носо-ротовой борозды. Зубы мелкие, многочисленные, крестообразные. Плавники с цератотрихиями. Два спинных и хорошо развитый хвостовой, шипов нет. В. мел — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО PRISTIDAE MÜLLER ET HENLE, 1837. ПИЛЫ-РЫБЫ

Кожные зубы ростра у большинства прикреплены связками к коже. Грудные плавники расширены сравнительно слабо и не заходят на бока головы. Первый спинной продвинул в переднюю часть туловища. В. мел — ныне.

Pristis Linck, 1790. Тип рода — *Squalus pristis* Linnaeus, 1758; соврем., Атлантика. Рostrальные зубы шиповидные, в углублениях хряща (альвеолах), челюстные — мелкие, дробящие. Эмаль только у молодых (табл. III, фиг. 1; табл. VI, фиг. 4). Много видов. Эоцен — миоцен З. Европы, С. Америки и Африки; ср. эоцен Ср. Азии и Казахстана.

Propristis Dames, 1883 (*Eopristis* Stromer, 1905). Тип рода — *P. schweinfurthi* Dames, 1883; н. эоцен Египта. Рostrальные зубы не заходят в альвеолы хряща, без эмали, в сравнении с зубами *Pristis* очень широкие и сильно сжатые. Два вида. Эоцен Африки.

Sclerorhynchus Woodward, 1889 (*Ganopristis* Arambourg, 1935). Тип рода — *S. atavus* Woodw., 1889; в. мел (сенон) Ливана. Рostrальные зубы сжаты dorзо-ventрально, покрыты эмалью до основания, коронки режущие с обеих сторон, изогнуты назад; основание радиально звездобразно гофрировано. Несколько видов. В. мел Аравии и Африки.

Markgrafia Weiler, 1935. Тип рода — *M. libyca* Weil., 1935; в. мел (сеноман) Африки. Известны только рostrальные зубы. Коронка слабо сжата dorзо-ventрально и слегка изогнута вниз, с площадками у переднего и заднего краев; основание расширяется вниз и имеет глубокую борозду почти по всей высоте. Один вид.

Onchopristis Stromer, 1917. Тип рода — *Gigantichthys numidus* Haug, 1905; в. мел (сеноман) Египта. Рostrальные зубы длинные, покрыты эмалью до основания, загнуты назад, сжатые и острые по краям, у вершины зубец; основание с глубокими желобами, овальное в сечении (рис. 24). Два вида. В. мел Египта и Ср. Азии.

Onchosaurus Gervais, 1852 (*Ischyrrhiza* Leidy, 1856; *Gigantichthys* Dames, 1887; *Titanichthys* Dames, 1887; *Dalpiazia* Checchia-Rispoli, 1938). Тип рода — *O. radicalis* Ger., 1852; в. мел (маастрихт) Франции. Известны только рostrальные зубы. Коронки покрыты эмалью, треугольные, сжатые, с четырехугольным или овальным, бороздчатым основанием (табл. III, фиг. 23). Несколько видов. В. мел — эоцен (?) Ср. Азии, Европы, Африки, С. Америки.

Schizorhiza Weiler, 1930. Тип рода — *S. stromeri* Weiler, 1930; в. мел (маастрихт) Африки. Известны только рostrальные зубы. Коронка покрыта эмалью, ромбическая или треугольная, сжатая, края режущие; основание удлиненное, расширяющееся и двураздельное. Два вида. В. мел Африки.

Ctenopristis Arambourg, 1940. Тип рода — *C. nougareti* Aramb., 1940; в. мел (маастрихт)

Марокко. Известны только рostrальные зубы. Коронки пластинчатые, длинные, узкие, оба края режущие, сидят очень косо на основании. Выдающийся эмалевый валик у основания

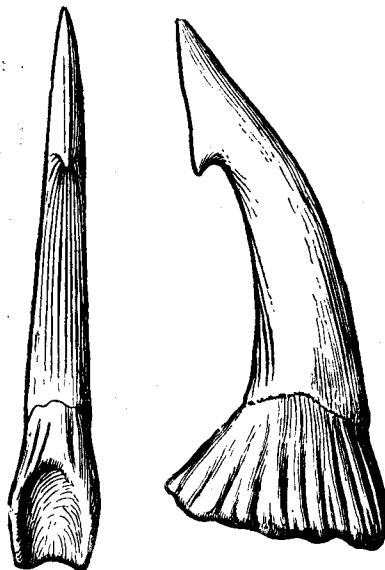


Рис. 24. Рostrальный зуб *Onchopristis numidus* Haug, $\times 1$ (Stromer, 1917)

образует направленное вперед острие. Основание низкое, сжатое, морщинистое проксимально, с прямоугольным сечением, вырезанным сзади. Один вид.

НАДСЕМЕЙСТВО TORPEDINOIDEA

Тело скатообразное. Электрические органы между головой и грудными плавниками, хорошо развиты. Зубы мелкие, многочисленные. Один или два спинных (иногда отсутствуют) и относительно хорошо развитый хвостовой плавники с короткими радиалиями и многочисленными цератотрихиями. Плавниковых шипов нет. Ср. эоцен — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО TORPEDINIDAE BONAPARTE, 1837. ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ СКАТЫ

Кожа голая. Зубы с 1—3 вершинами. Рostrальный хрящ парный или ветвистый. Спинные плавники в хвостовом отделе. Диск округлый. Ср. эоцен — ныне.

Torpedo Houttuyn, 1764 (*Narcobatis* Blainville, 1816). Тип рода — *Raja torpedo* Linnaeus, 1758; соврем., умеренные, тропические и субтропические воды. Зубы с одной острой конической вершиной. Два рostrальных хряща. Два

спинных плавника. Много видов. Ср. эоцен З. Европы.

? *Eotorpedo* White, 1935. Тип рода — *Torpedo hilgendorfi* Jaekel, 1904; палеоген Африки. Рыбы до 3 м (судя по зубам). Коронки с высокой средней вершиной, отогнутой назад. Корень плоский и широкий, с двумя парами вырезок: передне-задними и боковыми, образующими два

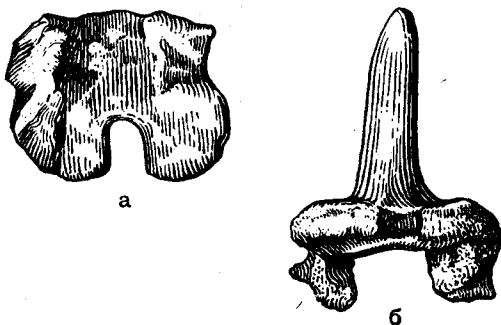


Рис. 25. Зуб *Eotorpedo hilgendorfi* Jaekel, $\times 2$ (White, 1934)
а — снизу; б — сбоку

больших горизонтальных выступа, тесно сходящихся сзади коронки, и пару узких широко расставленных отростков впереди, направленных более или менее вертикально вниз (рис. 25). Два вида. Палеоген Африки.

НАДСЕМЕЙСТВО RAJOIDEA

Тело скатообразное. Электрических органов нет. Рото-носовая борозда есть. Зубы мелкие, многочисленные, шиповидные. Спинные плавники маленькие (один или два) или отсутствуют. Хвостовой нитевидный. Цератотрихий и плавниковых шипов нет. В. мел — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО RAJIDAE BONAPARTE, 1831 ОБЫКНОВЕННЫЕ СКАТЫ

Грудные плавники доходят до конца рыла, обычно соединяясь впереди него. Зубы округлые, с коническими или тупыми вершинами. Единственный ростральный хрящ вытянут. Кожа покрыта чешуями разного размера, иногда гладкая. В. мел — ныне.

Raja Linnaeus, 1758 (*Actinobatis* Agassiz, 1843). Тип рода — *R. clavata* L., 1758; соврем., Европа, Ю. Африка. Грудные плавники не соединяются друг с другом впереди рыла. Два спинных плавника. Хвостовой рудиментарен или отсутствует. Тело в той или иной степени покрыто плакоидными чешуями. Зубы у самок и молодых плоские, у взрослых самцов конусо-

видные (рис. 7). Много видов. В. мел — эоцен Сирии, З. Европы, Африки, С. и Ю. Америки; миоцен Швейцарии.

Cyclobatis Egerton, 1844. Тип рода — *C. oligodactylus* Egert., 1844; в. мел (сенон) Ливана. Диск круглый или овальный. Грудные плавники соединены впереди головы. Тело с одним или несколькими продольными рядами больших шипиков. Зубы плоские и гладкие. Несколько видов. В. мел (сенон) Ливана.

?НАДСЕМЕЙСТВО МУЛИОВАТОИДЕА

Тело скатообразное. Рот снизу. Спинной плавник один или отсутствует. Хвостовой, как правило, нитевидный. Радиалии спинного доходят до свободного края. Грудные очень большие. Цератотрихий нет. Сердечные клапаны в 4—7 рядов. В. мел — ныне. Три семейства: Trygonidae, Hypolophidae и Myliobatidae.

СЕМЕЙСТВО TRYGONIDAE MÜLLER ET HENLE, 1837. ХВОСТОКОЛЫ

(*Dasybatidae* Gill, 1892;
Dasyatidae Jordan et Evermann, 1896)

Грудные плавники соединяются впереди рыла. Кожа голая или покрыта различной величины шипиками. Глаза и брызгальца наверху диска. Зубы дробящие или конусовидные, мелкие, с двураздельными корнями, расположены многочисленными сериями и рядами. В. мел — ныне.

Trygon Cuvier, 1817 (*Dasybatus* Klein, 1742; *Dasyatis* Rafinesque, 1810; *Alexandrinus* Molin, 1861; *Heliobatis* Marsh, 1877; *Xiphotrygon* Cope, 1879). Тип рода — *Raja pastinaca* Linnaeus, 1758; соврем., прибрежные воды Атлантики, Тихого и Индийского океанов. Зубы у самок и молодых самцов округлые, почти плоские, у взрослых самцов конические. Диск четырехугольный. Спинных и хвостового плавников нет. Хвост вооружен длинным зазубренным шипом. Тело голое или покрыто шипами. Много видов. Эоцен — ныне.

Oncobatis Leidy, 1870. Тип рода — *O. pentagonus* Leidy, 1870; плиоцен Айдахо, США. Плакоидные шипики, по-видимому, относящиеся к роду *Trygon*. Один вид.

Taeniura Müller et Henle, 1837. Тип рода — *Trygdon ornatum* Gray, 1832; соврем., Красное море, Тихий и Индийский океаны. Отличается от *Trygon* овальным диском и поперечно желобчатыми зубами. Много видов. В. эоцен Италии.

СЕМЕЙСТВО HYPOLOPHIDAE LERICHE, 1913

Зубы широкие, плоские, в несколько рядов, менее многочисленны, чем у *Trugonidae*, средние не сливаются. Спинных плавников нет. В. мел — ныне.

Hypolophus Müller et Henle, 1837. Тип рода — *Raja sephen* Forskal, 1775; соврем., Тихий и Индийский океаны, Красное море. Зубы в 20 рядов,

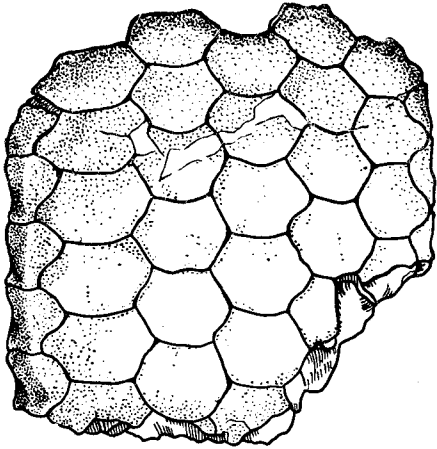


Рис. 26. Часть озубления, возможно, верхней челюсти *Hypolophites myliobatoides* Stromer, $\times 1,5$ (White, 1934)

верхнее озубление выпукло спереди назад, нижнее более плоское. Самые крупные зубы в верхней челюсти в средней серии. Несколько видов. Эоцен Англии; миоцен Африки.

Rhombodus Dames, 1881. Тип рода — *R. binckhorsti* Dam., 1881; в мел (маастрихт) Германии. Коронки ромбовидные, образующие толстые дробящие поверхности на плоском корне, рассеченном поперечной бороздой. Боковые стороны коронки покрыты многочисленными тонкими поперечными бороздками. От корня коронка слегка отделяется небольшим валиком. Известны остатки хвостовых шипов. Несколько видов. В. мел (сенон) Европы, Африки и Ю. Америки; эоцен Италии.

Hypolophites Stromer, 1910. Тип рода — *H. myliobatoides* Str., 1910; палеоцен Ю. Того, З. Африка. Известны только ряды шестиугольных дробящих зубов, расположенных в 9—10 серий. Коронки в несколько раз толще корней, покрыты тонкими бугорками и ребрышками (рис. 26). Два вида. В. мел — палеоцен З. Африки.

Parapalaebates Weiler, 1930. Тип рода — *Strophodus pygmaeus* Quaas, 1902; в мел (маастрихт) Ливии. Зубы дробящие, шестиугольные; коронка покрыта беспорядочными бороздками и ячейками (табл. II, фиг. 5, 6; табл. VI, фиг. 3). Один или два вида. В. мел (сантон) Ср. Азии, (маастрихт) Африки.

СЕМЕЙСТВО MYLIOBATIDAE MÜLLER ET HENLE, 1837. ОРЛЯКИ

(*Aetobatidae* Jordan, 1888)

Кожа голая, но есть шипики вокруг орбит и у самцов ряд чешуек вдоль спины. Глаза и брызгальца по бокам диска. Зубы дробящие, обычно крупные и немногочисленные. В. мел — ныне.

Apocopodon Core, 1886. Тип рода — *A. sericeus* Core, 1886; в мел Бразилии. Зубы квадратные или шестиугольные, широкие. Коронка покрыта тонкими морщинками. Один вид.

Rhinoptera Cuvier, 1829 (*Zygobatis* Agassiz, 1836). Тип рода — *Myliobatis marginata* Geoffroy Saint-Hilaire, 1809; соврем., Египет. Зубы широкие, плоские, в несколько серий, в средней крупные (меньше, чем у *Myliobatis*). Озубление обеих челюстей сильно выпукло спереди назад. Головной плавник парный (табл. II, фиг. 9, 10, 13, 21—24). Много видов. В. мел? — плиоцен Европы, С. Америки, Африки, Ю. Азии; ср. эоцен и н. миоцен Казахстана.

Myliobatis Cuvier, 1817. Тип рода — *Raja aquila* Linnaeus, 1758; соврем. Зубы плоские, семь серий, в средней серии особенно крупные (у молодых примерно одинакового размера). Верхнее озубление сильно выпукло спереди назад, нижнее — плоское. Головной плавник один (табл. I, фиг. 9; табл. II, фиг. 8, 14; табл. VI, фиг. 5). Много видов. Палеоцен — плиоцен Европы, С. Америки, Африки, Азии, Новой Зеландии; палеоцен Крыма; палеоцен — олигоцен Русской платформы; эоцен — н. миоцен Ср. Азии и Казахстана.

Aetobatis Blainville, 1816 (*Stoasodon* Cantor, 1849; *Goniobatis* Agassiz, 1859). Тип рода — *Raja narinari* Euphrasen, 1790; соврем., тропические и субтропические воды океанов. Зубы очень длинные, плоские, в каждой челюсти одна серия; озубление верхней сильно выпукло спереди назад, нижней — плоское. Головных плавников два (табл. II, фиг. 15). Много видов. Палеоцен — плейстоцен Европы, Африки, Америки, Азии; палеоген Казахстана.

ОТРЯД CARCHARHINIDA

Основная масса современных высокоорганизованных хищных акул, достигающих крупных размеров, с формой тела и расположением плавников, свойственными лучшим пловцам. Кожа покрыта мелкой плакоидной чешуей. Кожных шипов нет. Жаберных дуг пять. Есть мигательная перепонка или мясистая складка, защищающая глаз (по крайней мере, зачаточная). Челюсти амфистилические или амфи-гиостилические. Палатобазальное сочленение хорошо развито. Ростральные хрящи всегда имеются и соединены между собой. Зубы многоконусные или одноконусные — высотные, с крупной пульпой. Позвонки цикло- или астероспондильные. Спинных плавников один-два, обычно нет ни шипов, ни базальных пластинок, радиалии многоsegmentны. В грудных радиалии почти полностью на метаптеригии. Анальный плавник есть. Передний мозг непарный. От вымерших форм известны почти исключительно отдельные зубы, которые относят к нынеживущим родам. Между тем, основные признаки, по которым различаются зубы современных родов, изменчивы в пределах одной челюсти и варьируют в зависимости от возраста особи. Поэтому классификации, особенно Carcharhinidae и Scyliorhinidae, часто искусственны. В. юра — ныне. Пять семейств: Palaeospinacidae, Triakidae, Scyliorhinidae, Carcharhinidae, Sphyrnidae.

СЕМЕЙСТВО PALAEOSPINACIDAE REGAN, 1906

Небольшие акулы. Челюсти амфистилические. Тела позвонков хорошо развиты, цикло- или астероспондильные. Есть плавниковые шипы. В. юра — н. эоцен.

Palaeospinax Egerton, 1872. Тип рода — *Thyelina prisca* Agassiz, 1843; н. юра (н. лейас) З. Европы. Передние зубы с высокой заостренной вершиной, боковые притуплены; симфизные с одной парой боковых вершин, другие с двумя или тремя. Челюсти походят на челюсти гексанхид. Рот почти конечный. Плавниковый шип гладкий. Два вида. Н. юра (н. лейас) Европы.

Synechodus Woodward, 1883. Тип рода — *Hybodus dubrisiensis* Mackie, 1863; н. мел З. Европы. Вершины зубов многочисленные, на общем эмалевом основании. Передние зубы с острыми высокими коронками, задние низкие, иногда имеют притупленные вершины. Позвонки астероспондильные (рис. 27; табл. II, фиг. 19, 20; табл. III, фиг. 5). Много видов. Мел — эоцен Европы, Казахстана и Ср. Азии, Америки и Новой Зеландии.

СЕМЕЙСТВО SCYLIIORHINIDAE GILL, 1862. КОШАЧЬИ АКУЛЫ

Небольшие прибрежные и глубоководные акулы. Челюсти гиостилические. Зубы мелкие конусовидные, многовершинные. Брызгальце есть. Мигательная складка недоразвитая (короче длины глаза), перепонки нет. Рото-носовая борозда иногда есть. Рот нижний. Позвонки цикло- или астероспондильные. Спинных плавников один-два. Плавниковых шипов нет. В. юра? — ныне.

Mesiteia Kramberger, 1885. Тип рода — *M. emiliae* Kramb., 1885; ср. эоцен Италии. Шагреня отсутствует или очень мелкая. Зубы мелкие, многочисленные, трехвершинные. Хвост очень вытянутый, не покрыт кожными шипами. Боковая линия поддерживается рядом неполных

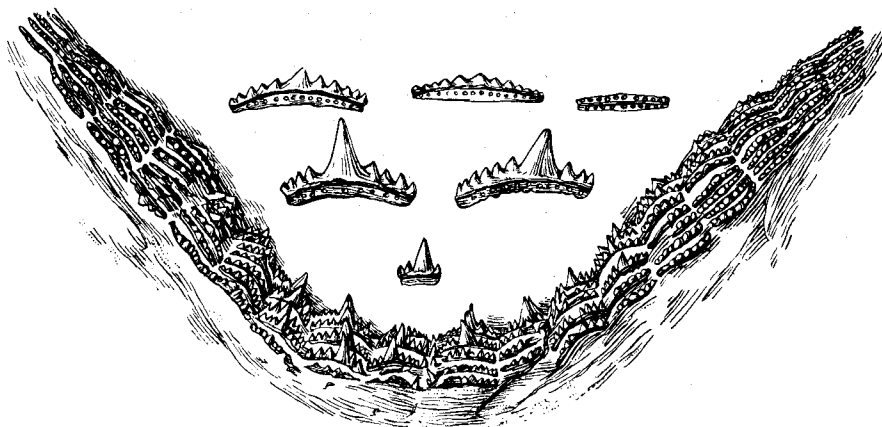


Рис. 27. *Synechodus dubrisiensis* (Mackie), $\times 1$ (Woodward, 1889)

обызвествленных колец. Два вида. В. мел (сенон) Сирии; эоцен Европы.

Pristiurus Bonaparte, 1841. Тип рода — *Galeus melanostomus* Rafinesque, 1810; соврем., С.-В. Атлантика, Средиземное море. Зубы мелкие, с 3—7 вершинами. Верхний край хвостового плавника с обеих сторон покрыт острыми кожными шипами. Несколько современных видов. Указание на в. юру (н. кимеридж) Баварии — явная ошибка.

Scyliorhinus Blainville, 1816 (*Scyllium* Cuvier, 1817). Тип рода — *Squalus caniculus* Linnaeus, 1758; соврем., В. Атлантика, Средиземное

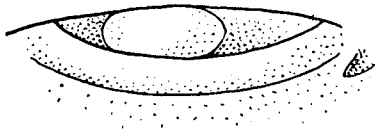


Рис. 28. Глаз *Scyliorhinus retifer* Jordan et Gilbert (White, 1937)

море. Хвост не зазубрен, но выше и сзади анального плавника расположены шипики, сходные с челюстными зубами. Зубы мелкие, с 3—5 вершинами (рис. 28; табл. III, фиг. 7). Много видов. В. мел — плиоцен З. Европы, Сирии, Африки, Поволжья, Приаралья.

? *Palaeoscyllium* Wagner, 1857. Тип рода — *P. formosum* Wagn., 1857; в. юра (н. кимеридж) Баварии. Зубы неизвестны. Хвост умеренной длины. Расположение плавников отличное от *Scyliorhinus*. Несколько видов. В. юра З. Европы.

? *Thyellina* Agassiz, 1843. Тип рода — *T. angusta* Ag., 1843; в. мел (сенон) З. Германии. Зубы неизвестны. Несколько видов. В. мел З. Европы.

? *Scylliodus* Agassiz, 1843. Тип рода — *S. antiquus* Ag., 1843; в. мел (турон) Англии. Зубы с тонкой коронкой и одной парой широко расставленных боковых зубчиков. Один вид.

? *Trigonodus* Winkler, 1876, nom. praeocc. Тип рода — *T. primus* Wink., 1876; в. эоцен Бельгии. Отдельные зубы, напоминающие симфизные зубы ламнид; боковые вершины отсутствуют. Несколько видов. Эоцен З. Европы.

СЕМЕЙСТВО TRIAKIDAE WHITE, 1936

Небольшие придонные и прибрежные акулы. Челюсти гиостилические. Зубы мелкие, конусовидные, притупленные или дробящие. Брызгальца маленькие. Хорошо развита мигательная складка (во всю длину глаза), мигательной перепонки нет. Рото-носовая бороздка иногда есть.

Рот нижний. Позвонки астероспондильные. Спинных плавников два. Плавниковых шипов нет. Олигоцен — ныне.

Triakis Müller et Henle, 1838. Тип рода — *T. scyllium* M. et H., 1841; соврем., Индийский и Тихий океаны. Несколько видов. В. мел — палеоцен Тринидада.

Mustelus Linck, 1790. Тип рода — *Squalus mustelus* Linnaeus, 1758; соврем., В. Атлантика, Средиземное море. Зубы многочисленные, дробящие, иногда многоконусные (конусы притуплены). Передний спинной плавник высокий, в передней части туловища. Много видов. В. мел — палеоцен Тринидада; олигоцен — плиоцен Европы.

СЕМЕЙСТВО CARCHARINIDAE GARMAN, 1913. ГОЛУБЫЕ АКУЛЫ

Мелкие и крупные хищники с гетеродонтным зубным аппаратом. Челюсти гиостилические. Зубы ножевидные, часто зазубренные по краям. Рото-носовая борозда отсутствует. Рот нижний. Глаза с хорошо развитой мигательной перепонкой (рис. 29). Позвонки астероспондильные. Плавниковых шипов нет. Эоцен — ныне.

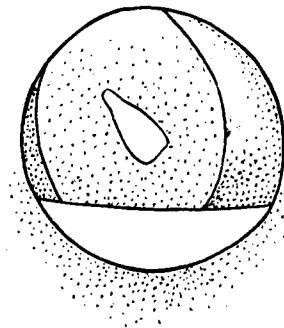


Рис. 29. Глаз *Carcharhinus sorrah* Müller et Henle (White, 1937)

Carcharhinus Blainville, 1816 (*Prionodon* Müller et Henle, 1841; *Eulamia* Gill, 1862). Тип рода — *Carcharias melanopterus* Quoy et Gaimard, 1824; соврем., Красное море, Индийский и Тихий океаны. Обычно один-два симфизных зуба в верхней челюсти и один в нижней. Зубы верхней челюсти зазубрены по краям, симфизные прямые, передние и особенно боковые наклонны. В нижней челюсти прямые, зазубренность слабая или ее нет. У молодых зубы могут быть гладкие в обеих челюстях. Брызгальца нет (рис. 29, 30). Много видов. Эоцен? — плиоцен З. Европы, Африки, Америки.

Physodon Müller et Henle, 1841. Тип рода — *Carcharias (Physodon) mülleri* (Valenciennes) M. et H., 1841; соврем., тропический и субтропи-

ческий пояс океанов. Зубы наклонные, цельнокрайние, основания их разросшиеся. Брызгальца нет (табл. I, фиг. 2; табл. III, фиг. 8). Несколько видов. Палеоген Казахстана, З. Европы и Африки.

Aprionodon Gill, 1861. Тип рода — *Carcharias (Aprion) isodon* Müller et Henle, 1841 (nom. subgen. praecoss.); соврем., Атлантика. Зубы верхней челюсти наклонны, нижней — прямые;

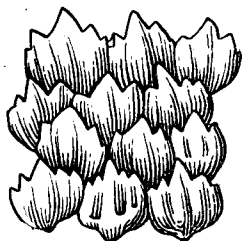


Рис. 30. Плакоидная чешуя *Carcharhinus (Prionodon) gangeticus* Müller et Henle (Broili u. Schlosser, 1923)

коронки гладкие, тонкие, основания широкие. Нет брызгальца. Несколько видов. Эоцен? — плиоцен З. Европы, С. Америки, Африки.

Scoliodon Müller et Henle, 1837 (*Alopiopsis* Lioy, 1865). Тип рода — *Carcharias sorrakowah* Cuvier, 1817; соврем., Япония и Индия. Зубы впереди прямые и узковершинные, боковые широкие и сильно наклонные; края гладкие или слегка волнистые у основания, латеральные глубоко вырезаны; основания не расширены. Один симфизный зуб в верхней челюсти и два в нижней. Нет брызгальца. Несколько видов. Эоцен? — миоцен Европы.

Hypoprion Müller et Henle, 1841. Тип рода — *Carcharias (Hypoprion) malcoti* M. et H., 1841; соврем., Индийский океан, Австралия. Верхние зубы прямые или наклонные, латеральные края вырезанные; вершины коронок с гладкими краями; основания часто зазубрены. Нижние зубы прямые, цельнокрайние. Брызгальца нет. Несколько видов. Миоцен.

Galeocerdo Müller et Henle, 1837. Тип рода — *Squalus arcticus* Faber, 1829; соврем., космополит (исключая бореальные воды). Зубы обеих челюстей с крупнозазубренными краями; латеральные края глубоко вырезаны. Один симфизный зуб в верхней челюсти, два в нижней. Брызгальца есть. Много видов (табл. III, фиг. 9). Эоцен — плиоцен Европы, Азии, С. Африки и Ю. Америки.

Galeorhinus Blainville, 1816 (*Eugaleus* Gill, 1864). Тип рода — *Squalus galeus* Linnaeus, 1758; соврем., Тихий и Атлантический океаны. Зубы косо сидящие. Латеральный край с выемкой, у основания которой несколько зубчиков. Два симфизных зуба в верхней челюсти, один в нижней. Брызгальца есть. Несколько видов. Палеоцен — олигоцен З. Европы, Африки.

Hemipristis Agassiz, 1843. Тип рода — *H. serra* Ag., 1843; миоцен З. Европы. Симфизные зубы прямые, зазубрены только у основания, два в верхней, три в нижней челюсти. Передние наклонны и зазубрены вдоль переднего и частично заднего краев. Боковые верхней челюсти широко лезвиевидны и крупно зазубрены по краям; нижней — шиловидные, изогнутые внутрь, без зубчиков или с одним-двумя маленькими. Брызгальца есть. Несколько видов. Эоцен? — плиоцен Европы, Явы, Африки, С. Америки.

Prionace Cantor, 1849. Тип рода — *Squalus glaucus* Linnaeus, 1758; плиоцен — ныне, космополит (исключая бореальные воды). Верхнечелюстные зубы с коронками, удлиненными и саблевидно изогнутыми к углам пасти, грубо зазубренными с обеих сторон. Нижнечелюстные слабо наклонны к углам пасти и слегка зазубрены или цельнокрайние. Нет брызгальца. Один вид.

СЕМЕЙСТВО SPHYRNIDAE GILL, 1872. МОЛОТ-РЫБЫ

Крупные хищные акулы с молотообразно приплюсненной головой. Черепные хрящи сильно разрастаются в стороны и глаза вынесены далеко от центральной оси тела, что предохраняет их от шипов скатов, служащих пищей этих акул. Зубы лезвиевидные. Челюсти гиостилические. Брызгальца нет. Нет носо-ротовой борозды. Мигательная перепонка хорошо развита. Рот нижний. Позвонки астероспондильные. Спинных плавников два. Плавниковых шипов нет. Эоцен? — ныне.

Sphyrna Rafinesque, 1810 (*Zygaena* Cuvier, 1817). Тип рода — *Squalus zygaena* Linnaeus, 1758; соврем., тропические и субтропические воды Тихого и Атлантического океанов, Средиземное море. Зубы без добавочных вершин, сильно наклонные, иногда слабо зазубренные по краям. Передний край коронок характерно изогнут, как у *Anacorax*. Хвост с высоко поднятой верхней лопастью. Много видов. Эоцен? — плиоцен Европы, С. Америки, Африки.

ИНФРАКЛАСС OSTEODONTI

Жаберных дуг пять. Глаза не окружены кольцом пластинок. Челюсти амфистилические у палеозойских представителей, десмостилические у современных. Зубы остеодентиновые, без пульпы и пульпарных каналов, покрыты эмалью; никогда не располагаются мозаично,

в соседних сериях не заходят друг за друга и отделены промежутками. В грудных плавниках хрящевые лучи сконцентрированы в три поддерживающих хряща (про-, мезо- и метаптеригий). Ср. девон — ныне. Три надотряда: *Ctenacanthi*, *Hybodonti*, *Lamnae*.

НАДОТРЯД CTENACANTHI

Морские акулы. Челюсти амфистилические. Зубы с очень тонким слоем эмали. Между эмалью и дентином отсутствует переходный «эмалеподобный» слой. Корни плоские. Тела позвонков не развиты. В спинных плавниках есть шипы и базальные пластинки; первый плавник

несет не более одной радиалии. Имеется мелко-сегментированная метаптеригиальная ось, вторичные вставочные радиалии отсутствуют. Копулятивные органы, возможно, есть. В. девон — пермь. Два отряда: *Ctenacanthida* и *Tristychiida*.

ОТРЯД CTENACANTHIDA

Зубы закрепляются в челюстях монолитными сериями, что достигается образованием на верхней и нижней поверхностях каждого зуба выпуклостей и углублений для сочленения с предыдущим и последующим. Грудной плавник трибазальный, метаптеригиальная ось не несет постаксиальных радиалий. Анальный плавник близко к хвостовому. В. девон — пермь. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО CTENACANTHIDAE DEAN, 1909

Передний спинной шип расположен под значительно меньшим углом к телу, чем задний. В. девон — карбон.

Ctenacanthus Agassiz, 1835 (*Sphenacanthus* Agassiz, 1837). Тип рода — *C. major* Ag., 1835; н. карбон 3. Европы. Род установлен по отдельным плавниковым шипам (*Ctenacanthus*)

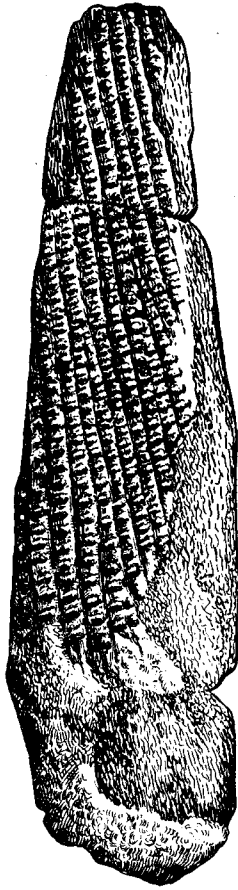


Рис. 31. Ихтиодорулит *Stenacanthus peregrinus* Chabakov, $\times 1$ (Хабаков, 1928)

и зубам (*Sphenacanthus*). Позднее к нему отнесены скелеты с кладодонтным озублением. Боковые поверхности шипов продольно ребристы, задняя обычно с рядом мелких зубчиков вдоль каждого края (рис. 18; 31; табл. III, фиг. 10—12, 22). Много видов. В. девон — пермь С. Америки и Евразии.

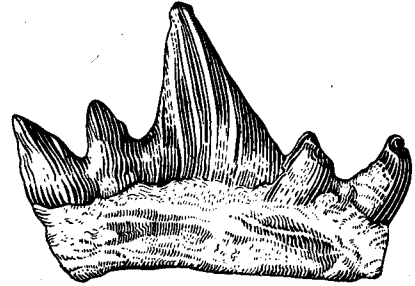


Рис. 32. Зуб *Goodrichthys eskdalensis* Moy-Thomas, $\times 5$ (Moy-Thomas, 1936)

Goodrichthys Moy-Thomas, 1951 (*Moythomasi-na* Fowler, 1959). Тип рода — *Goodrichia eskdalensis* Moy.-Th., 1936 (nom. gen. praecoc.); н. карбон Шотландии. Крупные акулы с кладодонтными зубами. Плавниковые шипы отличаются от шипов *Stenacanthus* тем, что лишь небольшая площадь их орнаментирована и выступает из плавника и они не имеют задних зубчиков (рис. 32, 33). Один вид.

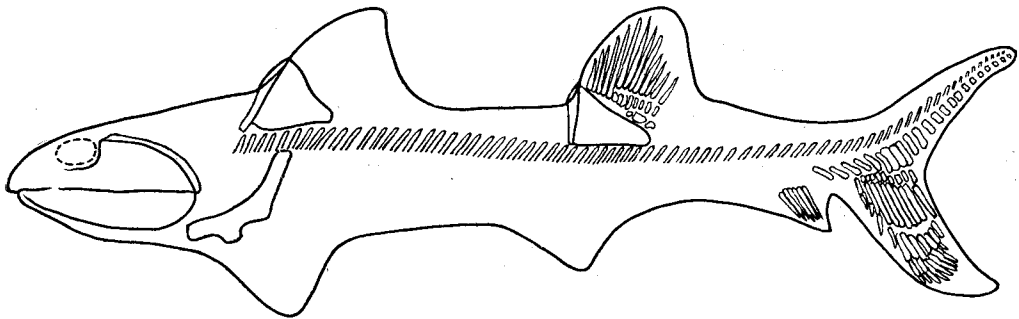


Рис. 33. Скелет *Goodrichthys eskdalensis* Moy-Thomas (Moy-Thomas, 1936)

ОТРЯД TRISTYCHIDA

Зубы более или менее обособленные в сериях. Грудной плавник дибазальный. Метаптеригий имеет зачаточные постаксиальные радиалии и не связан с плечевым поясом. Анальный плавник значительно впереди хвостового. Н. карбон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО TRISTYCHIDAE MOY-THOMAS, 1939

Оба спинных шипа наклонены одинаково. Н. карбон.

Tristychius Agassiz, 1837 (*Ptychacanthus* Agassiz, 1837). Тип рода — *T. arcuatus* Ag., 1837;

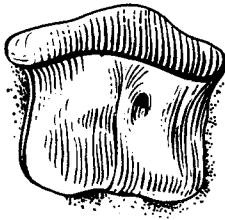


Рис. 34. Зуб *Tristychius arcuatus* Agassiz, $\times 10$
(Woodward, 1924)

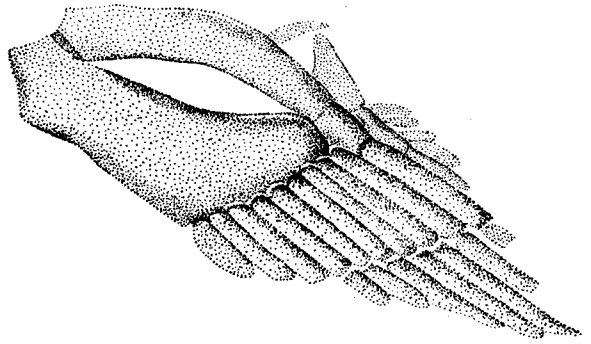


Рис. 35. Грудный плавник *Tristychius arcuatus* Agassiz
(Мой-Thomas, 1936)

н. карбон Шотландии. Коронки зубов нависают над очень высоким корнем и имеют несколько слабо приподнятых вершин. Симфизные зубы одновершинные, с низкими коронками. Спинной

плавниковый шип с тремя несколько заостренными ребрышками, по заднему краю ряды мелких зубчиков (рис. 12, 34, 35). Один вид.

INCERTI ORDINIS

Lambdodus St.-John et Worthen, 1875 (?*Dicentrodus* Traquair, 1888). Тип рода — *L. costatus* St.-J. et W., 1875; н. карбон США. Зубы кладодонтного типа, без боковых вершин или с рудиментарными. Пять видов. Н.— ср. карбон С. Америки и З. Европы.

Phoebodus St.-John et Worthen, 1875 (*Bathycheilodus* St.-John et Worthen, 1875; *Pternodus* Garman, 1885). Тип рода — *P. sophiae* St.-J. et W., 1875; ср. девон — н. карбон Айовы, США. Зубы с двумя боковыми вершинами, равными главному конусу, и 1—3 маленькими промежуточными. Восемь видов. Ср. девон ? — н. карбон США.

Carcharopsis Agassiz, 1843 (*Dicrenodus* Romapowsky, 1853; *Pristicladodus* McCoy, 1855). Тип рода — *C. prototypus* Ag., 1843; н. карбон Британских о-вов. Основание зубов толстое, расширенное под прямым углом к коронке. Режущие края коронки зазубрены. Два боковых конуса по бокам от главного или они отсутствуют. Немного видов. Н. карбон Русской платформы, З. Европы и С. Америки.

? *Hybocladodus* St.-John et Worthen, 1875. Тип рода — *H. plicatilis* St.-J. et W., 1875; н. карбон США. Зубы, подобные *Carcharopsis*, но без зазубренности по краям конусов. Дополнительные вершины отсутствуют. Пять видов. Н. карбон С. Америки.

? *Coelosteus* Newberry, 1889. Тип рода — *C. ferox* Newb., 1889; н. карбон Иллинойса, США. Громадные нижние челюсти, до 30 см длиной, поверхностно обызвествленные, меккелевы хрящи с рядом альвеол для зубов. Один вид.

Lepracanthus Owen, 1869. Тип рода — *L. colei* Owen, 1869; н. карбон Англии. Небольшой плавниковый шип, сжатый с боков и орнаментированный не совсем правильными продольными ребрами. Зубчики задней стороны крупные, но тонкие, число их меньше 10. Один вид.

Acondylacanthus St.-John et Worthen, 1875. Тип рода — *A. gracilis* St.-J. et W., 1875; н. карбон С. Америки. Плавниковые шипы длинные и тонкие, орнаментированные продольными прерывистыми ребрами. С задней стороны многочисленные мелкие зубчики. Несколько видов. Н. карбон СССР, Англии, С. Америки.

Asteroptychius McCoy, 1848. Тип рода — *A. semiornatus* McCoy, 1848; н. карбон Ирландии. Отличается от *Acondylacanthus* сплошными ребрами плавниковых шипов и мелкими бугорками между ребер. Несколько видов. Н.— ср. карбон Ирландии и США.

Chalazacanthus Davis, 1883. Тип рода — *C. verrucosus* Dav., 1883; н. карбон Англии. Плавниковый шип средних размеров, сжат с боков и орнаментирован сериями спирально расположенных бугорков. Один вид.

НАДОТРИД HYBODONTI

Первоначально пресноводные моллюскоядные дробящезубые акулы, начиная с поздней юры морские, главным образом прибрежные и придонные. Челюсти амфистилические. Хорда

постоянная; тел позвонков обычно нет. В спинных плавниках базальные пластинки и шипы. Метаптеригий слабо сегментирован. Копулятивные органы есть. В. пермь — мел.

ОТРИД HYBODONTIDA

В. пермь — мел. Два семейства: Hybodontidae и Ptychodontidae.

СЕМЕЙСТВО HYBODONTIDAE OWEN, 1846

Зубы покрыты тонким слоем эмали, овальные, иногда сильно вытянутые, преимущественно дробящие, с хорошо заметными одной или несколькими вершинами. Тел позвонков нет. У самцов на голове один или два больших крюковидных шипа, каждый на трехлучевом основании. Придонные и пелагические формы. В. пермь — мел.

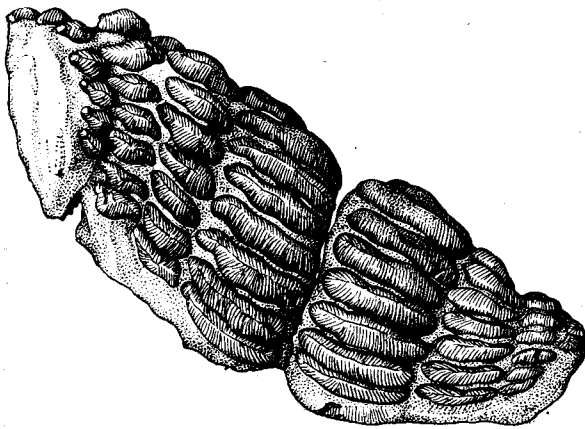


Рис. 36. *Acrodus nobilis* Agassiz, $\times 1$ (Woodward, 1889)

Wodnika Münster, 1843. Тип рода — *W. striatula* Münster, 1843; в. пермь Германии. Зубы мягкоокруглые, дробящие, гладкие. Плавниковые шипы продольно ребристые, ребрышки немногочисленные. Один вид.

Nemacanthus Agassiz, 1837 (*Desmacanthus* Quenstedt, 1858). Тип рода — *N. monilifer* Ag., 1837; н. юра (лейас) Англии. Известны только слабо изогнутые шипы, с многочисленными тонкими продольными ребрышками, дистально несколько продольных рядов мелких бугорков, вдоль заднего края двойной ряд мелких зубчиков. Несколько видов. Триас — юра З. Европы.

Bdellodus Quenstedt, 1882. Тип рода — *B. bol-lensis* Qu., 1882; н. юра (в. лейас) З. Европы. Зубы квадратные, с слабо дугообразной, но плоской коронкой, с сеткой ребрышек; симфизных несколько. Зубы увеличиваются от первой к четвертой серии. Плавниковые шипы неизвестны. Один вид.

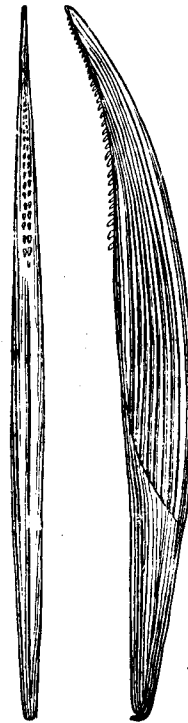


Рис. 37. Спинной плавниковый шип *Hybodus reticulatus* Agassiz (Broili u. Schlosser, 1923)

Acrodus Agassiz, 1838 (*Cestracion* auct.). Тип рода — *A. gaillardoti* Ag., in Geinitz, 1837; триас З. Европы. Зубы тупые, одновёршинные, вдоль коронки киль, с обеих сторон его поперечные, иногда ветвящиеся гребешки (рис. 36; табл. I, фиг. 1, 5; табл. III, фиг. 15). Много видов. Триас — мел Шпицбергена, Русской платформы, З. Европы, Америки.

Asteracanthus Agassiz, 1837 (*Strophodus* Agassiz, 1838). Тип рода — *A. ornatissimus* Ag.,

1837; в. юра З. Европы. Челюсти массивные. Зубы прямоугольные или неправильно-овальные, плоские или слабо выпуклые, без вершин, с мелкими ячейками, образованными гребешками эмали. Корни очень высокие. По-видимому, четыре серии зубов в каждой ветви челюстей и одна симфизная. Самые крупные зубы в предпоследней серии. Плавниковые шипы с многочисленными радиально-ребристыми бугорками, иногда частично сливающимися в продольные ребрышки. Много видов. Юра З. Европы, Японии, Мадагаскара, Египта; в. триас США.

Hybodus Agassiz, 1837 (*Leiacanthus* Agassiz, 1837; *Meristodon* Agassiz, 1843; *Orthybodus*, *Parahybodus* Jaekel, 1898). Тип рода — *H. plicatilis* Ag., 1843; триас З. Европы. Зубы конические, остроконечные или притупленные, многовершинные, с радиальными ребрышками. Плавниковые шипы с продольными ребрами и 1—2 рядами зубчиков по заднему краю. Головные шипы зазубренные (рис. 1, 37, табл. III, фиг. 14; табл. V, фиг. 23). Много видов; триас — мел Русской платформы, Европы, Азии, Шпицбергена, С. Америки и Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО PTYCHODONTIDAE JAEKEL, 1898

Зубы дробящие, без обособленных вершин, с очень толстым слоем эмали, преимущественно квадратные или прямоугольные. Позвонки астеро-тектоспондиальные. В спинных плавниках предполагается наличие шипов. Мел.

Ptychodus Agassiz, 1839 (*Aulodus* Dixon, 1850). Тип рода — *P. mammilaris* Ag., 1839; в. мел З. Европы. Коронка зуба нависает над корнем, покрыта большими поперечными или радиальными ребрами и гранулами, окруженными сравнительно гладкой краевой поверхностью. В нижней (?) челюсти средняя серия включает наибольшие зубы, в верхней (?) — наименьшие (табл. III, фиг. 13). Много видов. В. мел Евразии, С. Америки.

Heteroptychodus Yabe et Obata, 1930. Тип рода — *H. steinmanni* Yabe et Ob., 1930; в. мел Японии. Отличается от *Ptychodus* только отсутствием краевых зон коронок. Один вид.

НАДОТРЯД LAMNAE

Хищные пелагические акулы, сохранившиеся до настоящего времени благодаря прекрасно развитым нервной системе, органам движения и некоторым другим особенностям. Конвергентно сходны с *Sarcophaginae* из ортодонтов. Челюсти десмостилические. Слой эмали на зубах более тонкий, чем у гибодонтов, но значительно толще, чем у ктенакантов. «Эмалеподобный слой» развит. Корни у древних плоские, у новейших

арочные с ясно обособленными ветвями. Позвонки многочисленные. Всегда два спинных плавника, плавниковых шипов и базальных пластинок нет. Грудной плавник с длинным сегментированным метаптеригием, большая часть радиалий достигает свободного края. Копулятивные органы есть. Юра — ныне. Два отряда: *Orthacodontida* и *Odontaspida*.

ОТРЯД ORTHACODONTIDA

Корни зубов плоские и очень пористые (табл. IV, фиг. 1, 2, 3), соприкасаются или налегают сверху на последующие. Юра — ср. эоцен. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО ORTHACODONTIDAE GLÜCKMAN, 1958

(*Paraorthacodontidae* Glückman, 1958)

На корнях выделяются многочисленные питательные отверстия. Добавочные зубцы коронок развиты очень различно, главный конус расположен на сравнительно небольшом участке корня. Юра — ср. эоцен.

Sphenodus Agassiz, 1843 (*Orthacodus* Woodward, 1889). Тип рода — *Lamna* (*Sphenodus*) lon-

gids Ag., 1843; в. юра (оксфорд) Германии. Коронки зубов шиловидные, слабо лезвиевидные. Добавочные конуса, если есть, развиты слабо. Взаимопроникновение эмали коронки и дентина корня (табл. I, фиг. 4; табл. III, фиг. 16, 17). Несколько видов. Н. мел (баррем — апт) Крыма; юра З. Европы; в. юра (нижневолжский ярус) Московской обл.

Eychlaodus Glückman, 1957. Тип рода — *Oxyrhina lundgreni* Davis, 1890; в. мел (датский ярус) Скандинавии и Поволжья. Коронки зубов шиловидные, слабо S-образно изогнутые. Добавочных зубцов нет. Корни укорочены, борозды для сосудов на лабиальной поверхности. Взаимопроникновение эмали коронки и дентина корня. Один вид.

Paraorthacodus Glückman, 1957. Тип рода — *Sphenodus recurvus* Trautschold, 1877; в мел (сеноман) Поволжья. Борозды для сосудов на нижней поверхности корня. Коронки конусовидные. 1—3 пары хорошо развитых добавочных

вершин. Граница коронки и корня очень четкая (табл. IV, фиг. 1, 2, 3). Несколько видов. Н. мел (альб) — ср. эоцен Русской платформы и Казахстана.

ОТРЯД ODONTASPIDIDA

Аркообразные корни зубов. Корень первого зуба серии обычно охватывает корень следующего. Мел — ныне. Четыре надсемейства: Odontaspidoidea, Isuroidea, Scapanorhynchoidea, Anacoracoidea.

НАДСЕМЕЙСТВО ODONTASPIDOIDEA

Рыло не вытянуто в длинный ростр. Челюсти слабо подвижны. Корни зубов в сериях охватывают друг друга. Коронки симметричны к корню. Радиалии грудных плавников многосегментны (3—4 ряда). Мел — ныне. Шесть семейств: Odontaspidae, Jaekelodontidae, Otodontidae, Carcharodontidae, Cretoxyrhinidae, Alopiidae.

СЕМЕЙСТВО ODONTASPIDIDAE MÜLLER ET HENLE, 1839

Передние зубы с толстыми удлинёнными прямостоящими коронками; поперечное сечение округлое, шейка невысокая. Боковые и задние зубы слабо или умеренно лезвиевидны. Корни массивные. Задние зубы у большинства очень мелкие, тесно расположены и имеют тенденцию к редукции. Помимо главной вершины, обычно 1—2 пары боковых. Число зубов в ряде каждой стороны у большинства превосходит 10—12. Мел — ныне. Два подсемейства: Odontaspinae и Lamninae.

ПОДСЕМЕЙСТВО ODONTASPIDINAE MÜLLER ET HENLE, 1839

Имеются сравнительно мелкие симфизные зубы. Верхняя лопасть хвоста сравнительно длинная, нижняя развита слабо. Кили по бокам хвостового стебля отсутствуют. Н. мел — ныне.

Odontaspis Agassiz, 1838 (*Triglochis* Müller et Henle, 1837). Тип рода — *Carcharias ferox* Risso, 1826; соврем., В. Атлантика, Средиземное море. Симфизные зубы маленькие, равновеликие. Интермедиальных («глазных») зубов четыре пары. Две пары боковых зубчиков на передних зубах (табл. IV, фиг. 4,8; табл. V, фиг. 27). Много видов. Н. мел ? — ныне, космополитный род.

Synodontaspis White, 1931. Тип рода — *Carcharias taurus* Rafinesque, 1810; соврем., Средиземное море, Атлантика. Симфизные зубы верхней челюсти большие, нижней — маленькие; интермедиальных две пары. Одна пара боковых зубчиков на передних зубах. Один вид.

Parodontaspis White, 1931. Тип рода — *Odontaspis platensis* Lahille, 1928; соврем., Аргентина. Одна пара боковых зубчиков на передних зубах. Симфизные зубы умеренно большие, равновеликие в обеих челюстях. Две пары «глазных зубов». Один вид.

? *Pseudoisurus* Glückman, 1957. Тип рода — *P. tomosus* Glück., 1957; в мел (сеноман) Поволжья. Передние и боковые зубы рвущо-режущие, с толстыми коронками на массивных корнях. Высота корня с внутренней стороны у боковых зубов почти равна высоте коронки. Одна пара маленьких добавочных конусов на передних и боковых зубах, их нет на интермедиальных (?) уменьшенных зубах (табл. IV, фиг. 6). Несколько видов. В. мел (в. сеноман — сенон) Русской платформы и Ср. Азии.

? *Carcharoides* Ameghino, 1901. Тип рода — *C. totusserratus* Ameg., 1901; н. миоцен Патагонии. Зубы очень тонкие и широкие. Края коронки неравномерно зазубрены. Два вида. Н. миоцен Ю. Америки.

? *Priodontaspis* Ameghino, 1901. Тип рода — *P. valentini* Ameg., 1901; н. миоцен Ю. Америки. Зубы значительно уже, чем у *Carcharoides*, по форме подобны зубам *Odontaspis* и мелко зазубрены. Один вид.

Striatolamia Glückman, 1964. Тип рода — *Odontaspis macrota* Agassiz, 1843; ср. эоцен 3. Европы. Передние зубы шиловидные, боковые сильно расширены, особенно у верхне-эоценовых. От передних к задним зубы уменьшаются в размерах. Многочисленные серии мелких задних зубов отсутствуют. Коронки в верхней челюсти у большинства с внутренней стороны покрыты вертикальными бороздками, часто отсутствующими на нижнечелюстных (табл. IV, фиг. 5,7). Шесть видов, в том числе *O. koerti* Stromer. Палеоцен — в. эоцен 3. Европы, С. Америки, С. Африки, Поволжья, Украины, Ср. Азии, Казахстана.

ПОДСЕМЕЙСТВО LAMNINAE RICHARDSON, 1846.
СЕЛЬДЕВЫЕ АКУЛЫ

Симфизных зубов нет. Добавочные зубцы коронок развиты плохо. Хвост полулунный (нижняя лопасть почти равна верхней). По бокам хвостового стебля есть кили. Миоцен? — ныне.

Lamna Cuvier, 1817. Тип рода — *Squalus cornubicus* Gmelin, 1788; соврем., холодные, умеренные и субтропические воды С. полушария. Зубы конусовидные, слабо лезвиевидные. Корни умеренно развиты. Обычно пара маленьких добавочных зубцов по бокам главного конуса. Три вида. Миоцен? — ныне. Дно Тихого и Индийского океанов.

СЕМЕЙСТВО JAEKELOTODONTIDAE
GLÜCKMAN, 1964

Зубы с конусовидной главной вершиной и 1—3 парами боковых, шейка непропорционально низка. Ветви корней образуют крутую арку. Коронки боковых зубов сильно расширены, толстые, приспособленные к разрыванию. Число зубов в одном поперечном ряду по аналогии с современными у палеоценовых и нижнеэоценовых видов, вероятно, превосходит, а у геологически более молодых приближается к 10—12 (в половине челюсти). Передние зубы в отличие от *Odontaspidae* не сильно удлинены. Палеоцен — плиоцен.

Palaeohypotodus Glückman, gen. nov. Тип рода — *Odontaspis rutoti* Winkler, 1874; палеоцен Бельгии. Эмаль у основания наружной стороны коронки собрана в многочисленные вертикальные складки (табл. V, фиг. 11). Два вида. Палеоцен — н. эоцен Поволжья, Казахстана, З. Европы.

Hypotodus Jaekel, 1895. Тип рода — *Lamna verticalis* Agassiz, 1844; ср. эоцен З. Европы. Зубы более крупные и без складчатости эмали. Кроме типа: *H. robustus* Leriche и *H. sprayeri* Dart. et Casier. Палеоцен — эоцен Казахстана, Поволжья, Ср. Азии, З. Европы и Африки.

Jaekelotodus Menner, 1928. Тип рода — *Hypotodus trigonalis* Jaekel, 1895; ср. — в. эоцен Украины, Поволжья, Казахстана; в. эоцен Англии и Бельгии. Зубы более крупные, чем у *Hypotodus*. Боковые зубы верхней челюсти значительно шире, нижнечелюстные относительно тонкие (табл. V, фиг. 12). Один вид.

Anotodus Le Non, 1871. Тип рода — *A. agassizi* Le Non, 1871; миоцен Бельгии. Переднебоковые и боковые зубы сильно загнуты в сторону углов пасти. Боковые вершины отсутствуют. Два вида. Олигоцен — плиоцен З. Европы, Африки, С. Америки.

СЕМЕЙСТВО OTODONTIDAE
GLÜCKMAN, 1964

Зубы очень крупные, широкие и толстые: не столько разрезают, сколько разрывают добычу. Корни мощные. Шейка с внутренней стороны высокая, необычно большая по сравнению с зубами других ламноидных акул. Число зубов в одном ряду, вероятно, около 10—12 (для половины челюсти). Палеоцен — плиоцен.

Otodus Agassiz, 1843 (*Carcharocles* Jordan et Hannibal, 1923). Тип рода — *O. obliquus* Ag., 1843; эоцен З. Европы. Зубы палеоценовых цельнокрайние, у раннеэоценовых верхнечелюстные иногда зазубренные, начиная со среднего эоцена зазубренные в обеих челюстях. Шейка хорошо развита только у передних и переднебоковых зубов. Одна пара крупных добавочных зубцов (табл. I, фиг. 6—8; табл. III, фиг. 18, 21; табл. IV, фиг. 9). Несколько видов, в том числе *O. angustidens* Ag. и *O. turgidus* Ag. Палеоцен — ср. олигоцен Поволжья, Украины, Кавказа, Казахстана, Ср. Азии, З. Европы, С. Америки, Африки.

Palaeocarcharodon Casier, 1960. Тип рода — *Carcharodon orientalis* Sinzow, 1899 (= *C. landanensis* Leriche, 1920); палеоцен Поволжья, Казахстана, Туркмении, Африки. Верхнечелюстные коронки грубо и неравномерно зазубренные, особенно у основания; нижнечелюстные цельнокрайние. Корень очень низкий и тонкий. Шейка слабо развита (табл. III, фиг. 19; табл. IV, фиг. 11, 12). Один вид.

Megaselachus Glückman, 1964. Тип рода — *Carcharodon megalodon* Agassiz, 1843; миоцен Европы. Коронки всех зубов зазубрены; шейка сильно развита, добавочные зубцы отсутствуют у большинства зубов (табл. IV, фиг. 10). Два вида. В. олигоцен Венгрии; миоцен — плиоцен З. Европы, С. Америки, С. Африки, Индии.

СЕМЕЙСТВО CARCHARODONTIDAE
GILL, 1892

Зубы широкие, лезвиевидные. Коронки, особенно боковые верхнечелюстные, тонкие. Шейка небольшая, боковые вершины отсутствуют, корни низкие. Стебель хвостового плавника с киями. Миоцен — ныне.

Cosmopolitodus Glückman, 1964. Тип рода — *Oxyrhina hastalis* Agassiz, 1843; миоцен З. Европы. Зубы с цельнокрайними коронками (табл. V, фиг. 5—7). Три вида. Миоцен — плиоцен. Род космополитный.

Carcharodon Smith in Müller et Henle, 1838. Тип рода — *Squalus carcharias* Linnaeus, 1758; соврем., умеренные и тропические воды всех

океанов. Края коронок зазубрены (табл. V, фиг. 8). Один (?) вид. В. миоцен — ныне. Род космополитный.

СЕМЕЙСТВО CRETOXYRHINIDAE
GLÜCKMAN, 1958

Шейка зубов с внутренней стороны довольно высокая. Под эмалью параллельно поверхности зуба дентинные каналы (у других семейств более хаотичны) (табл. I, фиг. 3). Число зубов в одном ряду около 10—12 (для половины челюсти). Мел (альб—кампан).

Paraisurus Glückman, 1957. Тип рода — *Oxyrhina macrorhiza* Pictet et Campiche, 1858; н. мел (альб) Русской платформы и З. Европы. Коронка очень толстая и короткая, клыковидная. Боковые зубы расширены; у передних отсутствуют добавочные зубцы. Корни необычайно массивные (высота больше высоты коронки), ветви с лингвальной стороны сливаются (табл. V, фиг. 13). Один вид.

Cretoxyrhina Glückman, 1958. Тип рода — *Isurus denticulatus* Glück., 1957; в. мел (сеноман) Поволжья. Корни задних зубов широко расставлены, расстояние между ветвями в несколько раз превышает высоту коронки. Добавочные зубцы отсутствуют, по крайней мере у передних зубов (табл. I, фиг. 3; табл. V, фиг. 14). Кроме типа, *S. mantelli* (Agassiz, 1843). В. мел Поволжья, Казахстана, З. Европы и С. Америки.

? *Cretolamna* Glückman, 1958. Тип рода — *Lamna appendiculata* Agassiz, 1843; в. мел З. Европы. Коронки зубов узкие и тонкие на относительно широком, сжатом спереди назад корне. Боковые вершины развиты (табл. V, фиг. 15, 24). Несколько видов. В. мел СССР, З. Европы и С. Африки.

СЕМЕЙСТВО ALOPIIDAE GILL, 1885.
МОРСКИЕ ЛИСИЦЫ

Зубы умеренно ножевидные, корни относительно массивные. Задние ряды имеют тенденцию к редукции. Число зубов в ряде непостоянно (у *Alopias superciliosus* $\frac{20}{22}$, у *A. vulpinus* $\frac{40}{42}$). Могут быть две серии симфизных зубов в нижней челюсти. Края коронок изогнуты к углам пасти. Верхняя лопасть хвоста сильно удлинена, килей нет. В. эоцен — ныне.

Alopias Rafinesque, 1810 (*Alopecias* Müller et Henle, 1837). Тип рода — *A. macrourus* Raf., 1810; соврем., Атлантика. Коронки передних

зубов прямые, цельнокрайние. Боковых зубчиков нет. Ветви корней сильно расставлены (табл. V, фиг. 9, 10). Несколько видов. Эоцен — олигоцен Казахстана; эоцен — миоцен З. Европы, Африки, С. Америки.

НАДСЕМЕЙСТВО ISUROIDEA

Передние зубы с большей или меньшей асимметрией коронок, смещенных относительно плоскости корня; боковых вершин нет у современных, неогеновых и позднепалеогеновых видов. Н. эоцен — ныне. Два семейства: *Isuridae* и *Lamiostomatidae*.

СЕМЕЙСТВО ISURIDAE GREY, 1851

Одновременно функционируют 1—3 зуба в каждой серии. Коронки передних зубов сигмоидально изогнуты к углам челюсти, передние

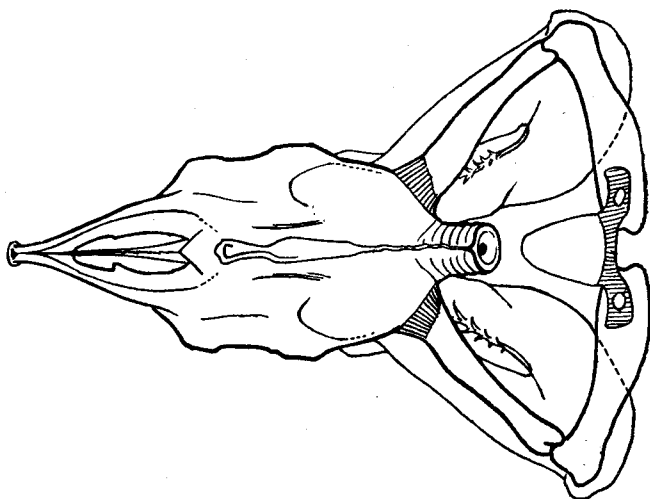


Рис. 38. Череп *Isurus oxyrinchus* Rafinesque сверху (ориг.)

края их сильно смещены наружу, на 30—45°. Самые задние зубы очень мелкие. Миоцен — ныне.

Isurus Rafinesque, 1810 (*Oxyrhina* Agassiz, 1843). Тип рода — *I. spallanzanii* Raf., 1810; соврем., Атлантика. Зубы с сравнительно короткими толстыми коронками. Корни хорошо развиты (рис. 8, 38; табл. V, фиг. 1). Несколько видов. Миоцен — ныне. Род космополитный.

Isuropsis Gill, 1862. Тип рода — *Oxyrhina glauca* Müller et Henle, 1841; соврем., Индийский и Тихий океаны. Зубы с удлинёнными сравнительно тонкими коронками и относительно слабыми корнями. Кроме типа, *I. tako* Phillips. В. миоцен — ныне. Род космополитный.



Рис. 39. *Scapanorhynchus lewisi* (Davis), $\times 0,65$ (Woodward, 1889)

СЕМЕЙСТВО LAMIOSTOMATIDAE
GLÜCKMAN, 1964

Одновременно функционируют несколько зубов в серии (4—8 в первой серии). Эоцен — ныне. Два подсемейства: *Lamiostomatinae* и *Xiphodolamiinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО LAMIOSTOMATINAE
GLÜCKMAN, 1964

Коронки передних зубов слабо асимметричны, добавочные зубцы только у эоценовых видов. Эоцен — ныне.

Macrorrhizodus Glückman, 1964. Тип рода — *Oxyrhina falcata* Rogovich, 1860; в. эоцен Украины. Коронки передних зубов массивные, у основания толстые; боковые — широкие и треугольные; вершины не загнуты к углам пасти (табл. V, фиг. 2). Много видов. Эоцен — миоцен СССР, С. Америки, Африки, З. Европы.

Lamiostoma Glückman, 1964. Тип рода — *L. beljaevi* Glück., 1964; в. миоцен — соврем., Тихий и Индийский океаны. Коронки передних зубов удлинённые, у основания тоньше, чем у *Macrorrhizodus*; боковые широкие, по бокам слабо выемчатые; вершины большей частью загнуты к углам пасти (табл. VI, фиг. 1, 2). Один вид.

ПОДСЕМЕЙСТВО XIPHODOLAMIINAE
GLÜCKMAN, 1964

Крайняя асимметрия коронок передних зубов (передний край смещен на 90° относительно продольной оси корня) (табл. V, фиг. 25). Режущий край серии передних зубов не перпендикулярен, а параллелен режущему краю ряда боковых. Передняя часть челюсти с режущими гребнями. Эоцен — плиоцен?

Xiphodolamia Leidy, 1877. Тип рода — *X. ensis* Leidy, 1877; плейстоцен (плиоцен?) С. Америки. Добавочные зубцы отсутствуют. Ветви корней слиты почти на всем протяжении (табл. V, фиг. 3, 4, 25, 26). Три вида. Эоцен СССР, З. Европы, С. Америки, С. Африки; плиоцен С. Америки и дна Тихого и Индийского океанов.

НАДСЕМЕЙСТВО SCAPANORHYNCHOIDEA

Рыло вытянуто в длинный ростр. Челюсти весьма подвижны. Корни зубов тонкие, высота более трех раз в высоте коронки. Радиалии грудных плавников многосегментны. Мел — ныне. Два семейства: *Scapanorhynchidae* и *Mitsukurinidae*.

СЕМЕЙСТВО SCAPANORHYNCHIDAE
BIGELOW ET SCHRÖDER, 1948

Ростральные хрящи сильно вытянуты, образуют нависающее над ртом длинное рыло (рис. 36). Зубы шиловидные, но коронки невысокие (не выдаются изо рта). Рот нижний. Плавники приспособлены к активному плаванию; сравнительно высокий первый спинной в передней половине тела, хвостовой с нижней лопастью. Мел.

Scapanorhynchus Woodward, 1889. Тип рода — *Rhinognathus lewisi* Davis, 1887 (пом. gen. praec.); в. мел Ливана. Зубы непрочные. Коронки на очень тонких корнях. Одна пара добавочных зубцов или они отсутствуют (рис. 39; табл. V, фиг. 16). Много видов. Мел. Род космополитный.

СЕМЕЙСТВО MITSUKURINIDAE
JORDAN, 1898

Ростральные хрящи вытянуты сравнительно слабо. Рот конечный. Зубы выдаются наружу. Плавники уменьшены, первый спинной приближается по размерам ко второму и выносится в хвостовой отдел, редуцируется нижняя лопасть хвоста. Ныне.

Mitsukurina Jordan, 1898. Тип рода — *M. owstoni* Jord., 1898; соврем., Япония. Глубководный род. Очень длинные игловидные зубы. Корни зубов тонкие, у боковых широко расставлены. Добавочные конуса отсутствуют. Несколько видов. Плиоцен дна Тихого и Индийского океанов.

НАДСЕМЕЙСТВО ANACORACOIDEA

Массивные корни зубов в сериях не охватывают друг друга, а только соприкасаются. В. мел. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО ANACORACIDAE
CASIER, 1947

Коронки зубов режущие, наклонные, передний край изогнут; добавочный зубец, если имеется, то только с одной стороны главного конуса. Корни высокие. Активные хищники. В. мел.

Palaeocorax Glückman, 1956. Тип рода — *Corax falcatus* Agassiz, 1843; в. мел (сеноман — турон) З. Европы, Ср. Азии, Русской платформы, С. Америки. Зубы мелкие (высота коронок в среднем 4—5 мм), вершинный угол незначительный (40—65°), коронки утолщенные, низкие, зубы многочисленные, в сериях закреплены. В области шейки многочисленные крупные входные отверстия кровеносных сосудов. Прибрежные формы, питавшиеся мелкими рыбами и беспозвоночными (табл. V, фиг. 18, 20). Один вид.

Anacorax White et Moy-Thomas, 1940. Тип рода — *Corax pristodontus* Agassiz, 1843 (пом.

ген. праеосс.); в. мел (турон-сеноман) З. Европы. Зубы крупные (высота коронок в среднем 7—8 мм), вершинный угол очень большой (60—85°), коронки режущие, приподнятые, зубцов много меньше, чем у *Palaeocorax*. В сериях зубы обособлены. Питательное отверстие у большинства одно, в центральной части лингвальной стороны корня. Обитатели открытого моря, питавшиеся крупной добычей (табл. V, фиг. 17, 19, 21). Несколько видов. В. мел (турон — датский ярус) Русской платформы, Казахстана, З. Европы, Африки и Америки.

Pseudocorax Priem, 1897. Тип рода — *Corax affinis* Agassiz, 1843; в. мел (маастрихт) З. Европы и С. Америки. Зубы подобны зубам *Palaeocorax*, но корни более высокие, с вертикальной бороздкой на лингвальной стороне, ведущей к питательному отверстию, и усечены по бокам. Один вид. В. мел.

INCERTAE SEDIS

Radamas Münster, 1843. Тип рода — *R. macrocephalus* Mün., 1843; в. пермь (медистые сланцы) В. Германии. В грудном плавнике 3—4 база-

лии. Радиалии, прикрепленные к самой задней базалии (метаптеригию), многосегментны. Череп сильно расширен, ростр широкий. Один вид.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. 1911. Рыбы. Фауна России, т. I. С-Петербург., стр. 1—337. Богачев В. В. 1939. Палеонтологические заметки. Труды Геол. ин-та Азерб. фил. АН СССР, т. 16, стр. 11—16.
- Гликлман Л. С. 1956а. Положение ламноидных акул в системе эласмобранхий. Докл. АН СССР, т. 108, № 3, стр. 555—557. — 1956б. О филогенетическом развитии рода *Anacorax*. Там же, т. 109, № 5, стр. 1049—1052. — 1957а. О генетической связи семейств Lamnidae и Scarapohynchidae и новых родах верхнемеловых ламнид. Труды Геол. музея им. А. П. Карпинского, т. 1, стр. 110—117. — 1957б. О систематическом значении добавочных зубцов на зубах акул семейств Lamnidae и Scarapohynchidae. Там же, стр. 103—109. — 1958а. О темпах эволюции ламноидных акул. Докл. АН СССР, т. 123, № 3, стр. 568—672. — 1958б. Диагностическое значение некоторых признаков зубов эласмобранхий. Сборник статей молод. научн. сотр. Ленинград. геол. учр. АН СССР, т. 1, стр. 163—171. — 1959. Направления эволюционного развития и экология некоторых групп меловых эласмобранхий. Труды 2-й сессии Всес. палеонтол. об-ва, стр. 52—62.
- Дейнега В. А. 1909. К познанию анатомии *Chlamydoselachus anguineus* Garm. I. Скелет. Труды Сравн. анат. ин-та Имп. Моск. ун-та, вып. 7, стр. 1—66.
- Зонов Н. Г. и Хабаров А. В. 1935. Акулы Подмосковной юры. Труды Центр. геол.-разв. ин-та, вып. 34, стр. 3—16.
- Иекель О. 1895. Нижнетретичные селяхии южной России. Труды Геол. ком-та, т. 9, в. 4, стр. 1—18.
- Линдберг Г. У. и Легеза М. И. 1959. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 2. Amphioxii, Petromyzones, Muxini, Elasmobranchii, Holoccephali. М.—Л., стр. 1—208.
- Меннер В. В. 1928. Селяхии палеогена Мангышлака, Эмбы и восточного Урала. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. геол., т. 6, в. 3—4, стр. 292—338.
- Никитин С. Н. 1890. Общая геологическая карта России. Лист 57. Тр. Геол. ком-та, т. 5, № 1, стр. 1—301.
- Рогович А. 1860. Об ископаемых рыбах губерний Киевского учебного округа. Вып. 1, рыбы широкочешуйчатые (Placoidi) и блестящечешуйчатые (Ganoidei). Киев, стр. 1—87.
- Савченко А. С. 1912. Elasmobranchii мангышлакского эоцена. Зап. Киевск. об-ва естествоиспыт., т. 22, ч. 2, стр. 149—186. Синцов И. Ф. 1872. Об юрских и меловых окаменелостях Саратовской губернии. Материалы геол. России, т. 4, стр. 1—127. — 1885. Общая геологическая карта России. Лист 93, западная часть. Камышин. Труды Геол. ком-та, т. 2, № 2, стр. 1—110.
- Хабаров А. В. 1928. Описание новых видов ихтиодорулитов рода *Ctenacanthus* Ag. из каменноугольных отложений СССР. Изв. Геол. ком-та, т. 47, № 1, стр. 23—31.
- Alessandri G. 1896. Contribuzione allo studio dei pesci terziarii del Piemonte e della Liguria. Mem. Reale Accad. Sci. Torino (2), v. 45, p. 262—294. Ameghino F. 1901. L'âge des formations sédimentaires de Patagonie. An. Soc. cien. argent., v. 51, p. 20—39, 65—91. — 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie. An. Mus. nac. Buenos-Aires (3), v. 8, p. 1—568. Arambourg C. 1935. Note préliminaire sur les Vertébrés fossiles des phosphates du Maroc. Bull. Soc. géol. France (5), v. 5, p. 413—434. — 1940. Le groupe des Ganopristines. Ibid., v. 10, p. 127—147. — 1952. Les Vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc, Algérie, Tunisie). Notes et Mém. Serv. mines et Carte géol. Maroc, N 92, p. 1—396.
- Bassani F. 1877. Nuovi squalidi fossili. Atti Soc. Toscana sci. natur., Mem., p. 77—82. — 1878. Ricerche sui pesci fossili del Miocene medio di Gahard in Francia. Atti Accad. sci. Veneto-Trent-Istria, v. 6, p. 43—70. Beaumont G. 1960. Contribution à l'étude des genres *Orthacodus* Woodw. et *Notidanus* Cuv. (Selachii). Mém. Soc. Paléontol. Suisse, v. 77, p. 1—46. Bertin L. 1939. Essai de classification et nomenclature des Poissons de la sous-classe des Sélaciens. Bull. Inst. Océanogr. Monaco, N 775, p. 1—24. Bigelow H. B. a Schroeder W. C. 1948—1953. Fishes of the Western Atlantic. Sears Found. Marine Res., Mem. 1, pt. 1, p. 1—576; pt. 2, p. 1—588.
- Casier E. 1943. Contributions à l'étude des Poissons fossiles de la Belgique. IV. Observations sur la faune ichthyologique du Landénien. Bull. Mus. Roy. Hist. natur. Belgique, v. 19, N 36, p. 1—16. — 1946. La faune ichthyologique de l'Ypresien de la Belgique. Mém. Mus. Roy. Hist. natur. Belgique, N 104, p. 3—267. — 1947. Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. Bull. Mus. Roy. Hist. natur. Belgique, v. 23, N 13, p. 1—15; N 14, p. 1—32; N 15, p. 1—45. — 1949. Contributions à l'étude des poissons fossiles de la Belgique. VIII. Les Pristidés éocènes. Bull. Inst. Roy. Sci. natur. Belg., v. 25, N 10, p. 1—52. — 1950. Idem. IX. La faune des formations dites «Paniséliennes». Ibid., v. 26, N 42, p. 1—52. — 1953. L'origine des Ptychodontes. Mém. Inst. Roy. Sci. natur. Belgique (2), N 49, p. 1—51. — 1954. Essai de paléobiogéographie des Euselachii. Volume jubilaire V. Van Straelen, Bruxelles, v. 1, p. 575—640. — 1958. Contribution à l'étude des Poissons fossiles des Antilles. Mém. Soc. Paléontol. Suisse, v. 74, p. 1—95. — 1960. Note sur la collection des Poissons Paléocènes et Eocènes de l'Enclave de Cabinda (Congo). Ann. Mus. Congo Belge A (3), v. 1, f. 2, p. 1—47. — 1961. Transformations des systèmes de fixation et de vascularisation dentaires dans l'évolution des Sélaciens du sous-ordre des Squaliformes. Mém. Inst. Roy. Sci. natur. Belg. (2), N 65, p. 1—61. Chapman E. 1909. On the occurrence of the selachian genus *Corax* in the Lower Cretaceous

of Queensland. Proc. Roy. Soc. Victoria (n. s.), v. 21, p. 452—453. Claypole E. W. 1893. The cladodont sharks of the Cleveland Shale. Amer. Geologist, v. 11, p. 325—331. Cope E. D. 1875. The vertebrates of the Cretaceous formations of the West. Rep. U. S. Geol. Surv. Territ., v. 2, p. 1—303.—1893. On *Symmorium* and the position of the cladodont sharks. Amer. Naturalist, v. 27, p. 999—1001. Costa O. G. 1853. Paleontologia del regno di Napoli, pt. 1. Atti Accad. pontana Napoli, v. 5, p. 233—433.

Dalinkevičius J. A. 1935. On the fossil fishes of the Lithuanian Chalk. I. Selachii. Mem. Fac. Sci. Univ. Kaunas, v. 9, p. 1—63. Dames W. B. 1881. Fischzähne aus der obersten Tuffkreide von Maastricht. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, 1881, S. 1—3. Daniel J. F. 1934. The elasmobranch fishes. Univ. California, p. 1—332. Dartevelle E. et Casier E. 1943—1959. Les Poissons fossiles du Bas-Congo et des régions voisines. Ann. Mus. Congo Belge (3), v. 2, f. 1 (1943), p. 1—20; f. 2 (1949), p. 201—260; f. 3 (1959), p. 261—563. Davis J. W. 1881. Notes on the fish-remains of the bone-bed of Aust. near Bristol etc. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 37, p. 414—426.—1885. Studies on fossil fishes of the Chalk of Mount Lebanon. Sci. Trans. Roy. Dublin Soc. (2), v. 3, p. 457—636.—1887. Note on a fossil species of *Chlamydoselachus*. Proc. Zool. Soc. London, p. 542—544.—1890. On the fossil fishes of the Cretaceous formations of Scandinavia. Sci. Trans. Roy. Dublin Soc. (2), v. 4, p. 363—434. Dean B. 1894. Contribution to the morphology of *Cladoseleache* (*Cladodus*). J. Morphol., v. 9, p. 85—114. Dixon F. 1850. The geology and fossils of the Tertiary and Cretaceous formations of Sussex. London, XVI + 422 p.—1878. Idem. n. ed., Brighton, XXIV + 469 p.

Eastman C. R. 1895. Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Oxyrhina*, mit besonderer Berücksichtigung von *Oxyrhina mantelli* Ag. Palaeontographica, Bd. 41, S. 149—191.—1897. *Tamiobatis vetustus*, a new form of fossil skate. Amer. J. Sci. (4), v. 4, p. 85—90.—1903. Shark's teeth and cetacean bones from the red clay of the Tropical Pacific («Albatross» Tropical Pacific Expedition). Mem. Mus. Compar. Zool., v. 26, p. 179—189.—1904. Systematic palaeontology of the Miocene deposits of Maryland. Maryland Geol. Surv., p. 71—93. Eichwald E. 1871. Geognostisch-palaeontologische Bemerkungen über die Halbinsel Mandschliak und die Aleutischen Inseln. S.-Petersb., S. 1—200.

Fossa-Mancini J. E. 1921. Alcune considerazioni sulla morfologia e sulla dietologia degli *Ptychodus*. Atti Soc. Toscana sci. natur., Mem., v. 33, p. 194—213. Fowler H. W. 1941. The fishes of the groups Elasmobranchii, Holocephali, Isospondyli and Ostariophysi obtained by the United States Bureau of Fisheries Steamer «Albatross» in 1907 to 1910, chiefly in the Philippines Islands and adjacent seas. U. S. Nat. Mus., Bull. 100, N 13, p. 1—879. Fraas E. 1896. Neue Selachier-Reste aus dem oberen Lias von Holzmaden in Württemberg. Jahresh. Vereins. Naturk. Württemberg, Bd. 52, Abh., S. 1—25.—1907. Säge von *Proprius schweinfurthi* Dames. Neues Jahrb. Mineral. Geol. Paläontol. (1), S. 1—6. Frenguelli G. 1928. A proposito di alcune incisioni sull'omero di uno Squalodontide de Miocene superiore della Patagonica. Boll. Soc. geol. ital., v. 47, N 1, p. 1—9. Fritsch A. 1883—1889. Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, Bd. 1, S. 1—182; Bd. 2, S. 1—114.

Garmann S. 1913. The Plagiostomia (sharks, skates and rays). Mem. Mus. Compar. Zool., v. 36, p. 1—528. Garrick J. A. F. 1956. Studies on New Zealand Elasmobranchii. Pt. 5. *Scymnodalotias* n. g. based on *Scymnodon sherwoodi* Archey, 1921 (Selachii). Trans. Roy. Soc. N. Zealand., v. 83, p. 555—571. Gervais P. 1852. Zoologie et paléontologie françaises. Paris, v. 2, IV + 271 p. Geyn W. A. E. Van de. 1937a. Les Elasmobranches du Crétacé marin du Limbourg Hollandais. Natuurhistor. maandbl., v. 26.—1937b. Das Tertiär der Niederlande mit besonderer

Berücksichtigung der Selachierfauna. Leidsche geol. Mededeel., v. 9, p. 177—361. Gibbs R. W. 1849. Monography of the fossil Squalidae of the United States. J. Acad. Natur. Sci. Philadelphia (2), v. 1, p. 139—147. Gill T. 1862. On the classification of the families and genera of the Squali of California. Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, v. 14, p. 483—501.—1864. Synopsis of the Eastern American sharks. Ibid., v. 16, p. 258—265.

Hasse C. 1879—1885. Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwicklung ihrer Wirbelsäule. Eine morphologische und palaeontologische Studie. Jena, 3 Bde. Haswell W. A. 1884. Studies on the elasmobranch skeleton. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, v. 9, p. 71—117.

Jaekel O. 1889. Die Selachier aus dem Oberen Muschelkalk Lothringens. Abhandl. geol. Spezialk. Elsass-Lothringen, Bd. 3, N 4, S. 273—332.—1890. Ueber die systematische Stellung und über fossile Reste der Gattung *Pristiophorus*. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 42, S. 86—120.—1898. Ueber *Hybodus*. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, S. 135—146.—1906. Neue Rekonstruktionen von *Pleuracanthus sessilis* und von *Polyacrodus (Hybodus) hauffianus*. Ibid., S. 155—159. Jordan D. S. 1898. Description of a species of fish (*Mitsukurina owstoni*) from Japan, the type of a distinct family of Lamnoid sharks. Proc. Calif. Acad. Sci. (3), v. 1, p. 199—202. Jordan D. S. a. Evermann B. W. 1896. The fishes of North and Middle America. Bull. U. S. Nat. Mus., v. 47, pt. 1, p. 15—93.

Kiprijanoff V. 1852—1860. Fisch-Ueberreste im Kurschen eisenhaltigen Sandsteine. Bull. Soc. Imper. Natur. Moscou, v. 25, p. 221—226, 483—495; v. 26, p. 286—294, 331—336, v. 27, p. 373—397; v. 30, p. 151—162; v. 33, p. 40—56, 601—670.—1880. Ueber fossile Fische des Moskauer Gouvernements. Ibid., v. 55, p. 1—7. Koken E. 1907. Ueber *Hybodus*. Geol. Paläontol. Abhandl. (NF), Bd. 5, S. 259—276.

Lawley R. 1877. Monografia dei resti del genere *Notidanus* etc. Atti Soc. Toscana sci. natur., Mem., v. 3, p. 57—76.—1881. Studi comparativi sui pesci fossili coi viventi dei generi *Carcharodon*, *Oxyrhina*, *Galeocercus*. Pisa, p. 1—151. Le Hon H. 1871. Préliminaires d'un mémoire sur les Poissons tertiaires de Belgique. Bruxelles, p. 1—15. Leidy J. 1873. Contributions to the extinct vertebrate fauna of the Western Territories. Rep. U. S. Geol. Surv. Territ. v. 1, p. 14—358.—1877. Descriptions of vertebrate remains chiefly from the phosphate beds of South Carolina. J. Acad. Natur. Sci. Philadelphia (2), v. 8, p. 209—261. Leigh-Sharpe H. 1920—1926. The comparative morphology of the secondary sexual characters of elasmobranch fishes. J. Morphol., Mem. 1, v. 34 (1920); Mem. 2, v. 35 (1921); Mem. 3, 4, v. 36 (1922); Mem. 6, 7, v. 39 (1924); Mem. 8—11, v. 42 (1926). Leriche M. 1902a. Revision de la faune ichthyologique des terrains Crétacés du nord de la France. Ann. Soc. géol. Nord, v. 31, p. 87—155.—1902b. Les Poissons paléocènes de la Belgique. Mem. Mus. Roy. Hist. natur. Belgique, v. 2, p. 161—284.—1905. Les Poissons éocènes de la Belgique. Ibid. v. 3, p. 49—228.—1906. Contribution à l'étude des Poissons fossiles du nord de la France et des régions voisines. Mem. Soc. géol. Nord, v. 5, p. 1—430.—1910. Les Poissons oligocènes de la Belgique. Mem. Mus. Roy. Hist. natur. Belgique, v. 5, p. 229—263.—1913. Les Poissons paléocènes de Landana (Congo). Ann. Mus. Congo Belge, Géol. (3), v. 1, p. 69—91.—1926. Les Poissons néogènes de la Belgique. Mem. Mus. Roy. Hist. natur. Belgique, v. 32, p. 367—472.—1926—1928. Les Poissons de la Molasse Suisse. Mem. Soc. Paléontol. Suisse, v. 46, p. 1—56; v. 47, p. 398—402.—1936. Sur l'importance des squales fossiles dans l'établissement des synchronismes de formations a grandes distances et sur la répartition stratigraphique et géographique de quelques espèces tertiaires. Mem. Mus. Hist. natur. Belgique (2), f. 3, p. 739—752.—1938. Contribution à l'étude des Poissons fos-

siles des pays riverains de la Méditerranée américaine (Venezuela, Trinité, Antilles, Mexique). *Mém. Soc. Paléontol. Suisse*, v. 61, p. 1—52.— 1942. Contribution à l'étude des faunes ichthyologiques marines des terrains tertiaires de la plaine côtière atlantique et du centre des États-Unis. Le synchronisme des formations tertiaires des deux côtés de l'Atlantique. *Mém. Soc. géol. France* (n. s.), v. 20, N 45, p. 3—110.— 1951. Les Poissons tertiaires de la Belgique (Supplément). *Mém. Inst. Roy. Sci. natur. Belgique*, 118, p. 474—600.

Mayer P. 1886. Die unpaaren Flossen der Selachier. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, S. 217—285. Mikluch o-M a c l a y N. 1867. Ueber ein Schwimmblasen-Rudiment bei Selachiern. *Z. Naturwiss. Halle*, Bd. 3, S. 448—453.— 1868. Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Gehirns. *Ibid.*, Bd. 4, S. 3—4.— 1870. Beiträge zur vergleichenden Neurologie der Wirbeltiere. I. Das Gehirn der Selachier. Leipzig, S. 1—74. Mikluch o-M a c l a y N. a. M a c l e a y W. 1879. Plagiostomata of the Pacific. Pt. 1. Fam. Heterodontidae. *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales*, v. 3, p. 306—334.— 1883. *Idem*. Pt. 2. *Heterodontus japonicus*. *Ibid.*, v. 8, p. 426—431.— 1885. *Idem*. Pt. 3. *Heterodontus zebra* (Grey). *Ibid.*, v. 10, p. 673—678. M i v a r t S. G. 1879. Notes on the fins of Elasmobranchs, with considerations on the nature and homologues of vertebrate limbs. *Trans. Zool. Soc. London*, v. 10, p. 439—484. M o y - T h o m a s J. A. 1936. The structure and affinities of the fossil elasmobranch fishes from the Lower Carboniferous rocks of Glencartholm, Eskdale. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 761—788.— 1939. The early evolution and relationships of the elasmobranchs. *Biol. Rev.*, v. 14, p. 1—26. M o y - T h o m a s J. A. a. W h i t e E. I. 1939. On the palatoquadrate and hyomandibula of *Pleuracanthus sessilis* Jordan. *Geol. Mag.*, v. 76, N 904, p. 459—463. M ü l l e r J. u. H e n l e J. 1838—1841. Systematische Beschreibung der Plagiostomen. Berlin, XXII + 200S. M ü n s t e r G. 1840. Ueber einige Placoiden im Kupferschiefer zu Richelsdorf. *Beitr. Petrefactenkunde*, N 3, S. 122—126.— 1842. Beschreibung einiger neuen Fische aus den lithographischen Schiefer von Bayern. *Ibid.*, N 5, S. 61—64.— 1843. Nachtrag zu der Beschreibung einiger merkwürdigen Fische aus den Kupferschiefern im V Heft. *Ibid.*, N 6, S. 47—56.— 1846. Ueber die in der Tertiär-Formation des Wiener Beckens vorkommenden Fisch-Überreste, mit Beschreibung einiger neuen merkwürdigen Arten. *Ibid.*, N 7, S. 1—31.

Norman J. R. 1926. A synopsis of the rays of the family Rhinobatidae, with a revision of the genus *Rhinobatus*. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 941—982.

Parker W. K. 1879. On the structure and development of the skull in sharks and skates. *Trans. Zool. Soc. London*, v. 10, p. 189—243.— 1887. Notes on *Carcharodon rondeletii*. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 27—40. P i c t e t F. J. e t C a m p i c h e G. 1858. Description des fossiles du terrain crétacé des environs de St.-Croix, pt. 1. *Mater. Soc. Paléontol. Suisse*, (2), p. 1—380.

Priem F. 1897a. Sur des dents d'Elasmobranches de divers gisements sénoniens. *Bull. Soc. géol. France* (3), v. 25, p. 40—56.— 1897b. Sur les Poissons de l'Eocène du Mont Mokattam (Égypte). *Ibid.*, p. 212—227.— 1908a. Note sur les Poissons fossiles de Madagascar. *Ibid.* (4), v. 7, p. 462—465.— 1908b. Étude des Poissons fossiles du bassin Parisien. *Ann. Paléontol.*, v. 6, p. 1—144. P r u v o s t P. 1922. Description de *Denaëaournieri*, Sélacien nouveau du marbre noir de Denée. *Bull. Acad. Roy. Belgique*, (5) v. 8, N 5, p. 213—218.

Quaas A. 1902. Die Fauna der Overwegischichten und der Blätterthone in der Libyschen Wüste. *Palaeontographica*, Bd. 30, T. 2, S. 153—336.

Regan C. T. 1906. A classification of selachian fis-

hes. *Proc. Zool. Soc. London*, pt. 2, p. 722—758.— 1908a. A synopsis of the sharks of the family Cestracanthidae. *Ann. Mag. Natur. Hist.* (8), v. 1, p. 493—497.— 1908b. A synopsis of the sharks of the family Squalidae. *Ibid.*, v. 2, p. 39—57. R e i s O. M. 1897. Das Skelett der Pleuracanthiden und ihre systematischen Beziehungen. *Abhand. Senckenberg. naturforsch. Ges.*, Bd. 20, T. 1, S. 57—156. R e u s s A. 1845—1846. Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation. Stuttgart, IV + 58 S.

Saint-Seine P. de. 1946. Les Squales de Cerin (Ain) et l'origine des Squales de l'ordre des Galea. *Compt. rend. Acad. Sci. Paris*, v. 222, N 12, p. 673—784. S i g n e u x J. 1949. Notes paléochthyologiques. *Bull. Mus. nat. Histoire natur.* (2), v. 21, p. 633—638. S i s m o n d a E. 1849. Descrizione dei pesci i dei crostacei fossili nel Piemonte. *Mem. Reale Accad. Sci. Torino* (2), v. 10, p. 1—88. S t e f a n o G. de. 1910. Osservazioni sulla ittiofauna pliocenica di Orciano e San Quirico in Toscana. *Boll. Soc. geol. ital.*, v. 28, p. 539—648. S t e n s i ö E. 1937. Notes on the endocranium of a Devonian *Cladodus*. *Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala*, v. 27, p. 128—144. S t r o m e r E. 1905. Die Fischreste des mittleren und oberen Eocäns von Aegypten. *Beitr. Palaeontol. Geol. Österr.-Ungarns*, Bd. 18, S. 163—192.— 1910. Reptilien und Fischreste aus dem marinen Alttertiär von Südtogo (West Afrika). *Z. Dtsch. geol. Ges.*, Bd. 62, S. 478—505.— 1927. Wirbeltierreste der Baharje-Stufe (Unterstes Cenoman). Die Plagiostomen, mit einem Anhang über käno- und mesozoische Rückenflössens-tacheln von Elasmobranchiern. *Abhandl. Bayer. Akad. Wiss.*, Bd. 31, N 5, S. 1—64.

Tomes C. S. 1898. Upon the structure and development of the enamel of elasmobranch fishes. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, v. 190, p. 443—464. T r a u t s c h o l d H. 1860a. Die Kalkbrüche von Mjatschkowa. *Nouv. Mém. Soc. Imper. Natural. Moscou*, v. 13, N 4, p. 275—324.— 1860b. Recherches géologiques aux environs de Moscou. *Bull. Soc. Imper. Natural. Moscou* (2), v. 33, p. 338—361.— 1861. Der Moskauer Jura verglichen mit dem Westeuropäischen. *Z. Dtsch. geol. Ges.*, Bd. 13, S. 361—452.— 1880. Über Fischzähne des Moskauer Jura. *Bull. Soc. Imper. Natural. Moscou* (1), v. 55, p. 193—197.

White E. G. 1937. Interrelationships of the elasmobranchs with a key to the order Galea. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, v. 74, N 2, p. 25—138. W i n k l e r T. C. 1874. Mémoire sur les dents de Poissons du terrain Bruxellien. *Arch. Mus. Teyler*, v. 3, N 1, p. 295—304. W o o d w a r d A. S. 1888. A synopsis of the vertebrate fossils in the English Chalk. *Proc. Geol. Assoc.* v. 10, p. 273—338.— 1915. The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck formations, pt. 1. *Mem. Palaeontogr. Soc.*, p. 1—48.— 1919. On two new elasmobranch fishes (*Crossorhinus jurassicus* sp. nov. and *Protospinax annectens* gen. et sp. nov.) from the Upper Jurassic Lithographic Stone of Bavaria. *Proc. Zool. Soc. London* (1918), p. 231—235.— 1924. A hybodont shark (*Tristychius*). *Quart. J. Geol. Soc. London*, v. 80, pt. 3, p. 338—342.

Yabe H. a. O b a t a T. 1930a. Discovery of *Ptychodus rugosus* Dixon from the Upper Cretaceous of the Japanese Saghalin. *Japan. J. Geol. Geogr.*, v. 7, p. 43—44.— 1930 b. On some fossil fishes from the Cretaceous of Japan. *Ibid.*, v. 8, p. 1—7.

См. также в общем списке по позвоночным: Goodrich E. S. 1930; Jaekel O. 1911; в списке, общем для бесчелюстных и рыб: Берг Л. С. 1940; 1955; Agassiz. L. 1833—1843; Dean B. 1909; Goodrich E. S. 1909; Holmgren N. 1940—1943; Jordan D. S. 1923; Regan C. T. 1929; Thomasset J. J. 1930; Woodward A. S. 1889—1901; 1902—1912; по Acanthodei: Nielsen E. 1932; по Sarcopterygii (Crossopterygii): Schmidt W. J. 1959; по Palaeonisci и Chondrostei: Stensiö E. 1921; в списке по Teleostei: Arambourg C. 1927.

ПОДКЛАСС HOLOCERPHALI. ЦЕЛЬНОГОЛОВЫЕ, ИЛИ ХИМЕРЫ

Д. В. Обручев

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Небноквадратный хрящ слит с черепом (голостилия). Гиоидная дуга не служит подвеском и представлена полностью. Четыре жаберных щели прикрыты складкой кожи, наружное жаберное отверстие одно. Брызгальце у взрослых отсутствует. Челюсти с немногочисленными зубными пластинками из трубчатого дентина, без эмали. Есть этмоидный канал — вторично перекрытое пространство снаружи передней части черепа. Слуховая капсула с неполной медиальной стенкой. Есть межглазничная перегородка. Губные хрящи хорошо развиты и снабжены мышцами. Хорда сохраняется, окружена кольцевидными телами позвонков. Ребер нет. Половины тазового пояса не слиты. Нет клоаки (самостоятельные мочеполовое и анальное отверстия). Кожа голая или частично покрыта плакоидными зернами или пластинками. Каналы боковой линии на голове окружены обызвествленными хрящевыми кольцами. У самцов птеригоподии.

Современные химеры — четыре рода, живущих главным образом на значительных глубинах океанов, питающихся моллюсками и ракообразными. На ранних стадиях их развития голостилия черепа выражена менее резко, имеется брызгальце, ряд мелких конических зубов и следы плакоидных чешуй. В. девон — ныне. Три отряда: *Bradyodonti*, *Chondrenchelyida*, *Chimaerida*.

История изучения

Впервые распознал природу «ископаемых клювов» из юры и мела Англии У. Бакленд (*Buckland*, 1836), который отнес их к нынежи-

вущему роду *Chimaera*. После этого остатки химер описывались из мезозоя и третички Англии (*Agassiz*, 1838; *Egerton*, 1843—1872; *Howes*, 1890; *Newton*, 1876; *Riley*, 1833; *Woodward A.*, 1886—1921; *Woodward A. a. White*, 1930), С. Америки (*Cope*, 1869—1875; *Dean*, 1909; *Fowler*, 1911; *Hibbard*, 1942; *Hussakof*, 1912; *Leidy*, 1873; *Marsh*, 1870; *Romer*, 1942), Бельгии и Франции (*Casier*, 1959; *Leriche*, 1948, 1951; *Sauvage*, 1867), Германии (*Ammon*, 1896, 1899; *Fraas*, 1910; *Heiberg*, 1949; *Jaekel*, 1901; *Meyer*, 1863; *Münster*, 1841; *Quenstedt*, 1856—1858; *Reis*, 1895), Австралии (*Chapman a. Pritchard*, 1904). С территории СССР химер описывал только Н. Н. Боголюбов (1912). Сравнительная немногочисленность работ по химерам объясняется относительной редкостью их ископаемых остатков, связанной с глубоководным образом жизни.

Особо можно отметить несколько работ, посвященных еще более редким находкам яйцевых капсул химер: *Вахрамеев и Пущаровский*, 1954; *Воронец*, 1952; *Bessels*, 1869; *Bock*, 1949 (проблематика, вероятно, ошибочно отнесенная сюда); *Brown*, 1946; *Dean*, 1906, 1909; *Gill*, 1905; *Jaekel*, 1901, 1911.

Другую группу ископаемых рыб, характерную для верхнего палеозоя, особенно карбона, относили к акулам, но *А. С. Вудвард* (*Woodward*, 1921) выделил их в особый отряд *Bradyodonti*, а *Дж. Мой-Томас* (*Moy-Thomas*, 1936b, 1939) показал их близость к цельноголовым. Большое количество родов и видов брадиодонтов (осо-

бенно многочисленных в местонахождении Армах в Ирландии) описано с Британских островов (Agassiz, 1838; Barkas, 1868, 1881; Davis, 1883; Etheridge, 1875; Hancock a. Atthey, 1868—1872; McCoy, 1848—1855; Moy-Thomas, 1933—1938; Owen, 1867; Traquair, 1885—1905; Woodward, 1900, 1903, 1920) и С. Америки (Branson C. C., 1930; Branson E. V., 1905, 1916; Bryant a. Johnson, 1936; David, 1944; Eastman, 1896—1902; Etheridge, 1875; Hussakof, 1913; Miller, 1957; Miller a. Mann, 1958; Newberry a. Worthen, 1866, 1870; St. John, 1902; St. John. a. Worthen, 1875, 1883; Whiteaves, 1881). Из других стран описано немного брадиодонтов — из Бельгии, Франции, Германии и Польши (Demantet, 1938, 1941; Ewald, 1848; Jaekel, 1898, 1899; Koninck, 1842—1878; Reis, 1895b; Weigner, 1938), Индии (Waagen, 1880), Китая (Young, 1950), Австралии (Teichert, 1943). В СССР брадиодонты описаны главным образом из Подмосковного карбона, отчасти из Донецкого и Кузнецкого бассейнов, Прионежья и Поволжья (Балеева, 1927, 1932; Боголюбов, 1915а,б; Иностранцев, 1888; Кротов, 1904; Обручев, 1963; Семенов и Меллер, 1864; Толмачев, 1924; Хабаков, 1939б, 1941; Чернышев, 1926; Штукенберг, 1905; Щуровский, 1878; Romanowsky, 1864; Semenov u. Möller, 1864; Trautschold, 1874—1881, 1890).

К брадиодонтам близко примыкает группа едестид и геликоприонид, хотя это отрицается некоторыми авторами. Истинная природа зубных дуг и спиралей этой группы была расшифрована А. П. Карпинским (1899). Остатки их описаны из карбона и перми Союза (Карпинский, 1899—1930, 1945; Обручев, 1951—1953; Фредерикс, 1912, 1915; Хабаков, 1939а; Karpinsky, 1899—1925; Missuna, 1907, 1908; Trautschold, 1884—1891), Англии (Newton, 1904; Watson, 1930; Woodward, 1917), Гренландии (Nielsen, 1932, 1952; Stensiö, 1961), С. Америки (Eastman, 1902—1905; Hay, 1907—1912; Dean, 1897; Lambe, 1917; Larson a. Scott, 1955; Leidy, 1856—1857; Mülleried, 1945; Newberry, 1888; St. John, 1902; Thomas a. McClure, 1951; Wheeler, 1939; Williams a. Dunkle, 1948), Индии и Ирана (Branson C. C., 1935; Douglas, 1950; Koken, 1901), Японии (Yabe, 1903) и Австралии (Teichert, 1940; Woodward H., 1886).

Имеются общие работы по морфологии и систематике Holocerphali (de Beer a. Moy-Thomas, 1935; Dean, 1906; Garman, 1904, 1911). Разные группы их описаны в ряде каталогов, руководств и сводок (Eastman, 1917; Hay, 1902, 1929; Hussakof, 1908; Hussakof a. Bryant, 1918; Jaekel, 1911; Moy-Thomas, 1939; Newberry, 1889; Woodward, 1889—1901, 1932; Zittel, 1887—1890).

Морфология

Нынеживущие химеры имеют своеобразную форму — с крутолобой головой, часто с длинным ростром, высоким первым спинным плавником с длинным эректильным шипом и длинным нитевидным кончающимся хвостом. Рот очень небольшой, окружен губообразными складками, поддерживаемыми губными хрящами. Гиоидная дуга поддерживает лучи жаберной складки, закрывающей жаберные щели, оставляя по одному отверстию с каждой стороны. Функционирующих

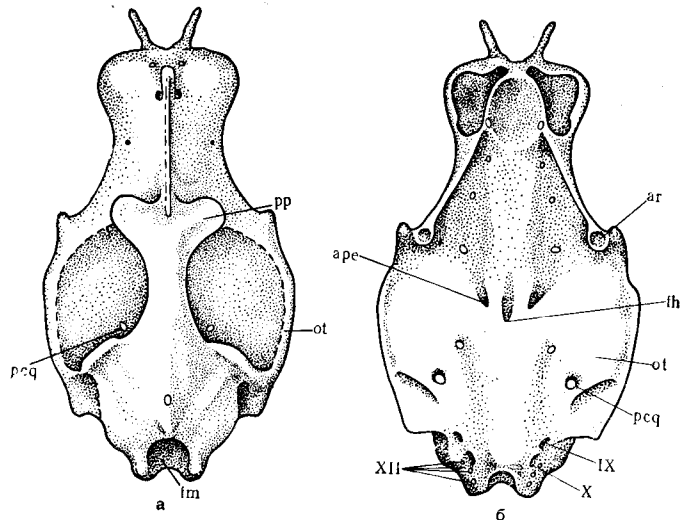


Рис. 1. Череп химеры, *Chimaera colliei* Lay et Bennett

а — сверху; б — снизу; *ape* — выносящая псевдобранхиальная артерия; *ar* — сочленение для нижней челюсти; *fh* — гиоидное отверстие; *im* — iugamen magnum; *ot* — processus oticus; *pcq* — кранио-квадратный проход; *pp* — преорбитальный отросток; *IX* — языкоглоточный нерв; *X* — блуждающий нерв; *XII* — подъязычный нерв (Moy-Thomas, 1939)

жаберных щелей четыре. Мочеполовое отверстие позади анального, общей клоаки нет.

Короткий первый спинной плавник начинается длинным шипом, шарнирно-сочлененным с высокой пластинкой, образованной слиянием верхних дуг передних позвонков. Пластинка из сросшихся радиалий несет цератотрихии, быстро уменьшающиеся в высоту. Второй спинной плавник обычно длинный и низкий. Хвостовой дифили или гетероцеркный, всегда с нитевидным концом. Парные плавники большие, с метаптериальной осью, на переднем крае и конце которой сидят веером радиалии. У самцов копулятивные органы трех родов: палочковидные птеригоподии на брюшных плавниках, невыясненного значения пластинка перед ними и крючковидный лобный придаток.

Сильно развита система боковой линии и чувствительных ямок на голове. Кожа почти без

твердых образований. Позвоночник состоит из постоянной хорды и хрящевых верхних и нижних дуг. В оболочке хорды многочисленные обызвествленные кольца.

Череп (рис. 1, 3) сильно сжат с боков в передней части. Небноквадратный хрящ полностью сросся с черепом, к выдающемуся вниз

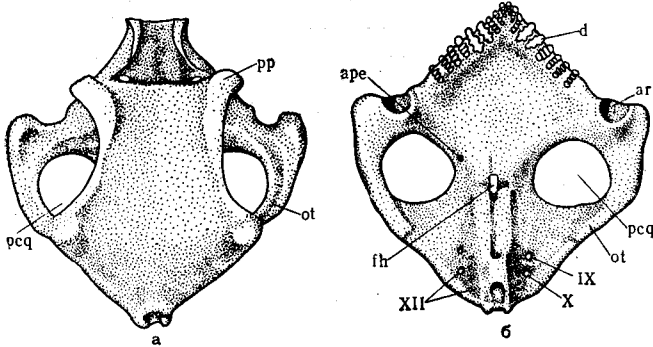


Рис. 2. Череп *Helodus simplex* Agassiz

a — сверху; *б* — снизу, $\times 0,6$. Обозначения как на рис. 1; *d* — зубы (Moy-Thomas, 1939)

мягкое, поддерживается тремя хрящевыми палочками — непарной рostrальной и парой вертикальных впереди верхних челюстей.

Половины тазового пояса не срастаются, а соединены связкой. Желудок почти не обособлен, в кишке — хорошо развитый спиральный клапан, в сердце — венозная пазуха, предсердие, желудочек и артериальный конус с тремя рядами клапанов. Головной мозг вытянутый, с длинными обонятельными стеблями. Оплодотворение внутреннее, зародыши заключены в роговую скорлупу, до 25 см длиной.

Наиболее важны для палеонтолога часто сохраняющиеся в ископаемом состоянии зубы химер. Это толстые пластинки с острым режущим краем, состоящие из остеодентина с участками особенно твердого трубчатого дентина — триторами разного числа, величины и формы. На них основывается систематика ископаемых зубов. В верхней челюсти две пары зубных пластинок — сошниковая и небная, в нижней — одна. Ископаемые химеры известны с юры — большей частью это отдельные зубные пластинки, шипы, изредка яйцевые капсулы и иногда цельные скелеты (в юре). Древние химеры мало отличаются от нынеживущих. У них могут быть гораздо сильнее развитый лобный отросток самцов, обычно более длинный череп и менее укороченные челюсти, у некоторых длинный ростр.

quadratum причленяется нижняя челюсть. Челюсти очень короткие, не достигают вертикали переднего края глаза. Нуомандибulare редуцировано до маленького хряща на *epihyale*. Рыло

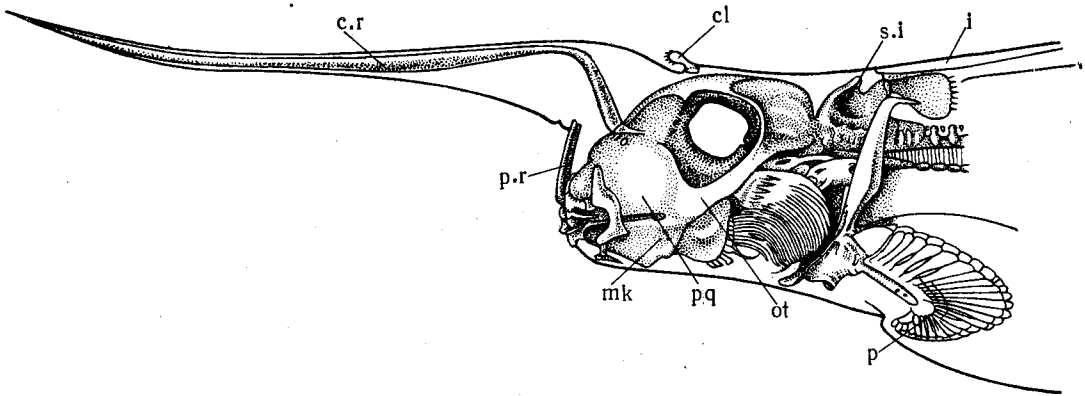


Рис. 3а. Череп *Rhinochimaera pacifica* Garman сбоку, $\times 0,3$

cl — головной шип; *c. r.* — рostrальный хрящ; *i* — спинной шип; *mk* — меккелев хрящ; *ot* — processus oticus; *p* — грудной плавник; *pq* — небноквадратный хрящ; *p. r.* — рostrальные отростки; *s. i.* — сочленение для спинного шипа (Orvig, 1962)

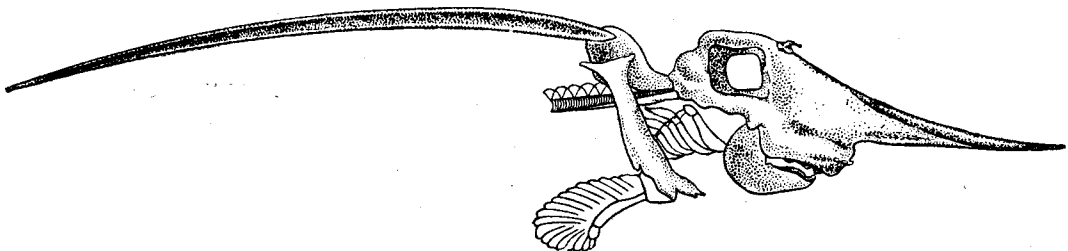


Рис. 36. *Acanthorhina jaekeli* Fraas сбоку, $\times 0,25$ (Fraas, 1910)

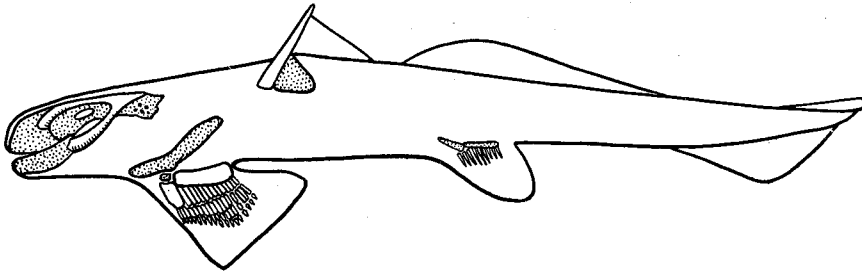


Рис. 4. *Helodus simplex* Agassiz, реконструкция, $\times 0,25$; н. карбон, Англия (Moy-Thomas, 1939)

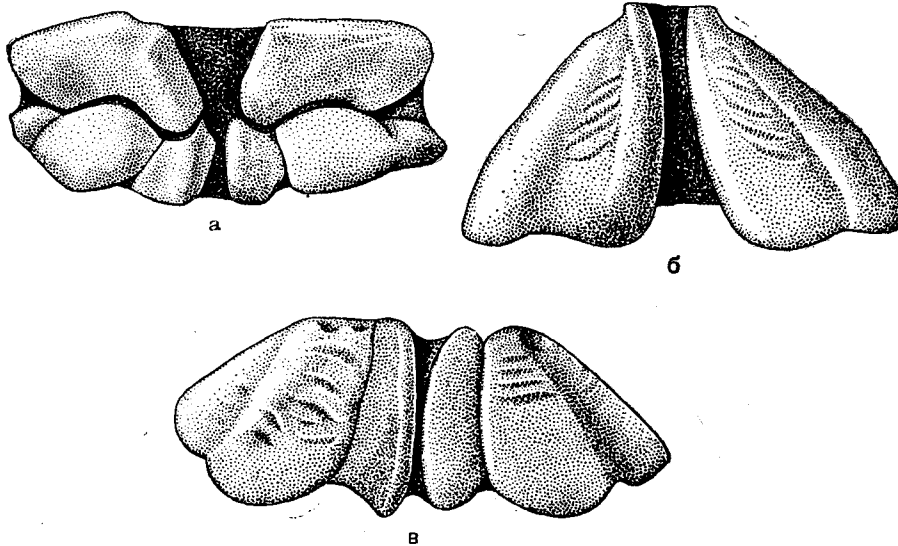


Рис. 5. *Deltodus mercurii* Newberry

а — озубление спереди; б — верхняя челюсть снизу; в — нижняя челюсть сверху, $\times 0,5$; н. пермь, США (Branson, 1916)

В палеозое цельноголовые представлены брадиодонтами, которых относили к селакхиям, пока Мой-Томас не показал сходство в строении черепа между брадиодонтом *Helodus* и химерами (рис. 1 и 2). У *Helodus* также нижняя челюсть подвешена к сросшемуся с черепом palatoquadratum, хотя череп в передней части не сдавлен с боков и глазницы не сближены друг с другом, как у химер. В переднем спинном плавнике также имеется шип (рис. 4) и опорная пластинка, а второй спинной длинный и низкий, хвост неравнолопастной, но ось его не загнута вверх и не имеет нитевидного окончания. В парных плавниках радиалии прикрепляются к метаптеригию, но не приобрели еще веерообразного расположения.

У большинства брадиодонтов наблюдается слияние зубов в пластинки, но в последних нет дифференцированных триторов, а вся поверхность построена из трубчатого дентина и только корень из остеодентина. Число зубов или зуб-

ных пластинок самое разнообразное. У *Helodus* имеется девять серий по четыре зуба в каждой половине челюсти, две из которых сливаются в пластинки, у других слияние зубов заходит много дальше, например у *Deltodus* (рис. 5) всего одна пара зубных пластинок в верхней и две — в нижней челюсти, у *Oracanthus* в нижней одна пара, в верхней — тоже одна, но впереди нее сохраняется несколько отдельных зубов.

У петалодонтид коронки зубов приобретают режущий край, на лингвальной стороне развивается терка из поперечных складок дентина; зубы предыдущих генераций не выпадали, а оставались под новыми зубами, образуя вместе с ними массивный клюв (рис. 16).

Наконец, у геликоприонид число серий и число зубов в них сильно увеличено, а зубы симфизного ряда постепенно становятся сдавленными с боков, приобретают режущие коронки и, переставая выпадать, срастаются в спираль, выдвигающуюся изо рта.

У многих брадиодонтов, видимо, как у *Helodus*, имеется шип в первом спинном плавнике — находки отдельных шипов достаточно многочисленны. Однако у некоторых шипов не было (*Janassa* и, может быть, другие петалодонтиды), а у *Menaspidae* имелось три пары шипов на голове (рис. 10). Как и для химер, находки полных скелетов очень редки и поэтому строение большинства брадиодонтов неизвестно.

Принципы систематики

Поскольку цельноголовые, как и акулы, сохраняются преимущественно в виде отдельных зубов и плавниковых шипов, систематика их поневоле сводится к классификации зубов или ихтиодорулитов. Однако сравнение с нынеживущими видами и с немногими известными экземплярами цельных рыб или скелетов и полностью сохранившихся озублений помогает ставить зубы разной формы в ряды, соответствующие поперечным рядам челюстей, воздерживаясь от описания их в качестве отдельных родов (например, зубы одного ряда были описаны как *Dactylodus* и *Polyrhizodus* (рис. 13, 14). Некоторое представление об изменении формы зубов в челюсти дает озубление *Climaxodus* (рис. 11). Но с учетом этой изменчивости систематика цельноголовых все еще остается зубной.

Большинство старых авторов объединяло цельноголовых с акулами в качестве подотряда в отряде *Elastobranchii* или *Chondropterygii* или подкласса в отделе хрящевых рыб, *Chondrichthyes*. Однако в последнее время преобладает тенденция считать их группой самостоятельной, следующей непосредственно за акулами — подклассом в классе *Pisces* (Паркер и Гасвель, 1908; Broili и Schlosser, 1923; Павлова, 1929; Никольский, 1954) или особым классом (Берг, 1940, 1955).

Три семейства брадиодонтов включались непосредственно в *Selachii* (например, Broili и Schlosser, 1923), а после установления этого отряда (Woodward, 1921) — в качестве такового в подкласс *Elastobranchii* (Woodward, 1932) или в класс *Chondrichthyes*, наряду с отрядами *Elastobranchii* и *Holosephali* (Romer, 1933; Romer, 1939). После работ Дж. Мой-Томаса (Мой-Thomas, 1936, 1939) их стали объединять уже с химерами (Берг, 1940, 1955; Romer, 1945; Обручев, 1953). При этом род *Chondrenchelys* был выделен в особый подкласс (Берг) или отряд (Никольский, 1954), а остальные брадиодонты объединены с химерами в одном отряде. Недавно Т. Орвиг (Ørvig, 1962) воскресил старую точку зрения, что химеры происходят от девонских птиктодонтов, которая была оставлена после того, как Л. Долло (Dollo, 1907) доказал, что

птиктодонты относятся к артродирам. Брадиодонтов Орвиг склонен исключить из *Holosephali*.

Действительно между птиктодонтами (если не обращать внимания на их костный наружный скелет) и химерами имеется большое сходство в строении эндокrania, висцерального скелета и плавников. Но некоторые черты этого сходства известны только по реконструкции *Ctenurella* из птиктодонтов, на которую, возможно, оказала влияние сама мысль о родстве птиктодонтов с химерами. Считать птиктодонтов непосредственными предками химер и исключить из этих предков брадиодонтов мы отказываемся по следующим соображениям.

1. Птиктодонты известны только из среднего и позднего девона, химеры — только начиная с ранней юры. Отсутствие остатков потомков птиктодонтов или предков химер в верхнем палеозое нельзя объяснить неполнотой геологической летописи и неполнотой известных нам находок. Даже если бы потомки птиктодонтов утратили наружный скелет, их челюстные пластинки с триторами из трубчатого дентина должны были бы сохраняться в ископаемом состоянии. Этого нет, но зато верхнепалеозойские отложения изобилуют зубными пластинками брадиодонтов, также состоящими из трубчатого дентина.

2. В отношении строения зубного аппарата птиктодонты оказываются более специализированными, чем химеры, так как у них имеется только по одной паре зубных пластинок в каждой челюсти и по одному тритору в зубной пластинке, тогда как у химер в нижней челюсти одна пара, но в верхней две, а у юрских даже три пары.

3. Нам представляется убедительным показанное Дж. Мой-Томасом сходство в строении черепа и плавников между *Helodus* и химерами. Наблюдающаяся у брадиодонтов тенденция к слиянию зубов в пластинки, приводящая к такому же числу и форме их как у химер (например, *Menaspis* с двумя парами в верхней и одной в нижней челюсти), говорит о возможности происхождения химер от брадиодонтов. Имеющийся в триасе пробел между известными находками тех и других скорее может быть заполнен, чем пробел карбон — триас.

Исходя из этих соображений, мы оставляем брадиодонтов в качестве особого отряда, равнозначного с отрядом химер, в составе подкласса *Holosephali* и считаем, что сходство в строении птиктодонтов и химер вызвано конвергентными изменениями в связи с приспособлением к одинаковому способу питания — склерофагии.

Вместе с тем мы возвращаемся к старому представлению о родстве *Holosephali* и *Elastobranchii*, объединяя их в качестве подкласса в классе *Chondrichthyes*. Если исключить признаки спе-

циализации и регресса, связанные с переходом к склерофагии и независимо приобретаемые разными группами склерофагов (например, удлинение тела и непарных плавников, укорочение челюстей, голостилия, редукция наружного скелета у *Dipnoi*, *Ptyctodontida*, *Hybodonti*), то остается достаточно черт, связывающих химер и акул — отсутствие кости, обызвествление хряща, плакоидные чешуи и птеригоподии, строение мозга у химер и *Scyliorhinus*, наличие ростра и, наконец, зубная система. Последняя у химер и специализированных брадиодонтов, конечно, совсем не похожа на акульную, но у таких форм, как *Helodus*, *Campodus*, *Agassizodus*, очень сходна с нею. Она состоит из серий последовательно образующихся зубов, сменяющих ряд, находящийся на крае челюсти. В режущих озублениях работает только один наружный ряд — внутренние вступают в действие после его выпадения, в перетирающих одновременно действуют все ряды, что наблюдается, например, и у скатов. Зубы упомянутых брадиодонтов поразительно похожи на зубы мезозойских акул *Hybodontidae*, а зубы *Psammodus* на зубы *Strophodus* (отличаясь строением из трубчатого дентина). Это, конечно, конвергенция, но обусловленная общностью происхождения. Ни у каких других групп рыб нет этой серийности зубов. Поэтому, хотя ныне живущие химеры и акулы резко различны, их необходимо объединять в одном классе, так как древние их представители очень сближаются. Недаром А. С. Вудвард (*Woodward*, 1921) писал, что брадиодонты «кажутся образующей естественную группу, промежуточную между примитивными эласмобранхиями и химерами».

Подкласс *Holocerphali* мы делим на три отряда — *Bradyodonti*, *Chondrenchelyida* и *Chimaerida*, разделение на семейства принимаем согласно большинству авторов, отказавшись от возведения семейств брадиодонтов в ранг отрядов, сделанного раньше (Обручев, 1953). В отношении собственно химер делается одно нововведение. Обычно все меловые и третичные химеры относятся к семейству *Chimaeridae*. Это неправильно, так как типовой род этого семейства, *Chimaera*, отличается от них: ее озубление не перетирающее, а кусающее, ростр редуцирован, кайма яйцевых капсул почти исчезла; словом, *Chimaera* — род молодой, уклоняющийся. Ископаемые химеры много ближе к ныне живущим семействам *Rhinochimaeridae* и *Callorhynchidae* (яйцевые капсулы из мела не отличимы от капсул *Rhinochimaera*, а юрские — от *Callorhynchus*). Однако, поскольку большинство известных из мела и третички зубных пластинок сильно отличается от пластинок и этих двух семейств, мы восстанавливаем для них старое семейство Оуэна — *Edaphodontidae*.

Первые немногочисленные брадиодонты из сем. *Cochliodontidae* известны из верхнего девона. С началом нижнекаменноугольной трансгрессии моря появляются все семейства брадиодонтов, кроме геликоприонид и едестид, известных со среднего карбона. В раннем и среднем карбоне брадиодонты достигают расцвета, а к концу перми исчезают, за исключением геликоприонид, последние представители которых встречаются в нижнем триасе.

Как сказано выше, сведения об общей организации брадиодонтов очень ограничены и судить об их историческом развитии можно только по изменениям в озублении. Это развитие шло, видимо, в пяти направлениях.

1. Из примитивного озубления типа *Helodus* с зубами, умеренно вытянутыми по длине челюсти и с небольшой верхушкой в середине, путем слияния одной, двух или нескольких серий получились все разнообразные пластинки кохлиодонтид, загибавшиеся на лабиальную сторону челюсти. *Menaspidae* имеют такое же озубление, отличаясь шипами на голове.

2. Крупные плоские прямоугольные пластинки псаммодонтид, расположение которых мало известно, вероятно, происходят из того же типа путем дальнейшего приспособления к перетирающей функции.

3. В линии петалодонтид (от *Climaxodus* до *Janassa*) из зуба типа *Helodus* постепенно вырабатывается все более высокий зуб с острой коронкой и длинным корнем, выполняющий сразу две функции: кусания (краем коронки) и перетираания (складками дентина на лингвальной стороне).

4. В линии геликоприонид количество зубов в сериях и рядах сильно увеличивается, появляются дополнительные вершинки, выступы в одну или обе стороны и многочисленные морщинки дентина. Симфизный ряд зубов приобретает режущий в сагиттальной плоскости край коронки и превращается в своеобразную дугу, а потом спираль, выдвигавшуюся изо рта наружу и служившую, видимо, для защиты.

5. Наконец, у коподонтид происходит редукция боковых зубов и, видимо, остается по одному плоскому симфизному зубу в верхней и нижней челюстях.

Химеры произошли, вероятно, от кохлиодонтид с сильно продвинувшимся слиянием зубов в пластинки. Остальные семейства брадиодонтов специализированы в других направлениях. У химер пластинки стали выше и приобрели острый кусающий край, а поверхность усложнилась благодаря присутствию трубчатого дентина только на некоторых участках — здесь осу-

ществлен тот же принцип, что и в зубах лошадей, с чередованием твердых и мягких участков.

Появившись в ранней юре, химеры так же как в карбоне брадиодонты, сразу дали ряд форм, но расцвета достигли в мелу, когда существовали и наиболее крупные формы (*Edaphodon*). Нынеживущие четыре рода трех семейств представляют явные реликты этой группы.

Экология и тафономия

Все цельноголовые — морские рыбы, нынеживущие преимущественно глубоководные. Ископаемые остатки связаны с шельфовыми морями, некоторые, например едестиды и многие другие брадиодонты, встречаются в областях развития каменноугольных бассейнов карбона, тогда как род *Helicoprion* связан исключительно с геосинклиналями.

Как обычно для морских рыб, ископаемые цельноголовые встречаются спорадически, в виде разрозненных зубов, шипов, кожных бляшек и очень редко в более или менее связанном состоянии.

Все цельноголовые — склерофаги, нынеживущие питаются моллюсками, ракообразными, иглокожими и реже мелкой рыбой. Примерно таким же должно было быть питание вымерших групп. Однако в устройстве озубления имеются некоторые различия. У *Helodus* зубы скорее дробящего типа, также у *Campodus*, *Orodus*, *Agassizodus*, у большинства кохлиодонтид, у псаммодонтид; у коподонтид эта функция ограничена передними концами челюстей (или челюсти сильно укорочены), у петалодонтид на первый план выступает кусанье, так же и у химер. С какой конкретно специализацией питания это связано, можно только предполагать.

Форма тела известна для немногих. У вымерших химер она примерно такая же, как у современных. *Helodus* имеет еще обычный рыбий облик, *Janassa* уплощена дорзо-вентрально, с нижним ртом; нижний рот и у части нынеживущих химер. Все представители группы в той или иной степени являлись и являются бентофагами.

Биологическое и геологическое значение

Изучение вымерших представителей необходимо для решения вопроса о происхождении химер и их родственных связях. В частности, решение вопроса в пользу их происхождения от птиктодонтов связано с проблемой возможности редукции наружного скелета вплоть до исчезновения способности образования кости, заменившейся обызвествлением хряща. Та же проблема возникает и при поисках предков акулых рыб среди артродир. Интересно проследить на примере цельноголовых возникновение склерофагии и связанных с ней изменений. К сожалению, законы тафономии не благоприятствуют изучению этих рыб.

Геологическое значение цельноголовых велико. Спорадичность находок, разрозненность остатков, большая изменчивость зубов в пределах челюстей не дают возможности использовать их в качестве «руководящих» форм при дробной корреляции. В отсутствие других ископаемых они могут определить систему или отдел — вряд ли больше. Систематические сборы в определенных местонахождениях, в частности повторные сборы в ломках известняков, могут помочь уточнению систематики ископаемых цельноголовых и выяснить их стратиграфическую приуроченность.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД BRADYODONTI

СЕМЕЙСТВО COCHLIODONTIDAE

OWEN, 1867

Парные плавники с метаптеригиальной осью, к которой, так же как к проптеригию; причленяются радиалии. Непарные плавники не образуют сплошной складки. Хвост слабо эпицеркный. Хорда сохраняется. Настоящих тел позвонков нет. Перетирающие или дробящие, реже режущие зубы, часто сливающиеся в пластинки, сравнительно многочисленны, не обладают постоянным ростом, их коронки построены целиком из трубчатого дентина. Есть плакоидные чешуи. В девон — н. триас. Девять семейств: *Cochliodontidae*, *Menaspididae*, *Petalodontidae*, *Psammodontidae*, *Copodontidae*, *Orodontidae*, *Helicoprionidae*, *Edestidae*, *Pseudodontichthyidae*.

Тело несколько уплощенное, ноне скатообразное, с умеренно большими грудными плавниками. Рот конечный. Зубы дробящие, выпуклые или плоские, не более 6—7 в каждой серии. Одна или две серии в каждой ветви челюсти обычно слиты в сплошные пластинки, у лабиального края образующие завиток. Между этими пластинками и симфизом не более трех серий зубов. Может быть шип в первом дорзальном плавнике. Парных шипов на голове нет. Парные плавники с длинным и широким метаптеригием,

небольшим проптеригием и сливающимися радиалиями. В. девон — н. пермь.

Helodus Agassiz, 1838 (*Pleurodus* Hancock et Atthey, 1872; *Diclitodus* Davis, 1883; *Pleuroplax* Woodward, 1889). Тип рода — *H. simplex* Ag., 1838; ср. карбон Англии. Небольшие рыбы, около 30 см длиной, несколько уплощенные, покрытые мелкими чешуйками в виде полых конусов. Череп короткий, этмоидный канал неполный. Краниоквадратный проход под орбитами без хрящевого дна. Грудные плавники дибазальные, членистые радиалии далеко не доходят до края плавника, передние радиалии слиты. Есть шип в переднем, коротком дорзальном плавнике, второй дорзальный длинный, грудные — большие. Хвост слегка эцицеркный. Зубы поперечно-вытянутые, в 8—9 серий в каждой ветви челюстей, около пяти зубов в серии. В средних (четвертой или пятой) сериях каждой ветви зубы самые крупные и обычно сливаются в пластинки типа «*Pleurodus*» (рис. 2, 4; табл. II, фиг. 5). Много видов. В. девон — н. пермь США; н. карбон Кузбасса; н. — ср. карбон Русской платформы, Франции, Бельгии, Англии; н. пермь Приуралья, Австралии.

Thoralodus Lehman, 1952. Тип рода — *T. cabrieri* Lehm., 1952; в. девон (фамен) Ю. Франции. Крупные (8 см длины) выпуклые зубные пластинки неправильной формы, с частью выпуклым корнем, выступающим за край коронки. Один вид.

Cochliodus Agassiz, 1838 (*Streblodus* Morris et Roberts, 1862). Тип рода — *C. contortus* Ag., 1838; н. карбон Ирландии. Две последних серии зубов каждой челюстной ветви слиты в жгутообразно-изогнутые пластины, образующие завитки на лабиальном крае. Симфизные зубы мелкие. Много видов. Н. карбон Бельгии, Британских островов, США.

Psephodus Morris et Roberts, 1862 (*Aspidodus* Newberry et Worthen, 1866). Тип рода — *Cochliodus magnus* McCoy, 1855; н. карбон Ирландии. По крайней мере одна серия зубов в каждой челюстной ветви сливается в большую слабо-изогнутую пластинку треугольной или четырехугольной формы, без ребрышек на коронке или выраженного завитка на лабиальном крае. Латеральные края коронки зазубрены. Другие боковые зубы с округлыми коронками и зазубренными краями. Симфизные зубы мелкие, слегка заостренные (табл. II, фиг. 6, 7). Много видов. Н. — ср. карбон Русской платформы, Кузбасса, Бельгии, Британских островов, США; в. карбон — н. пермь Приуралья; в. пермь Соляного кряжа?

Sandalodus Newberry et Worthen, 1866 (*Trigonodus* Newberry et Worthen, 1866; *Vaticinodus*

St. John et Worthen, 1883). Тип рода — *S. angustus* Newb. et W., 1866; н. карбон Иллинойса, США. Удлиненно-треугольные зубные пластинки разных размеров, до очень крупных, толстые, слегка выпуклые по длинной оси. 1—2 тупых ребра к узкому концу (табл. III, фиг. 4). Много видов. Н. карбон Бельгии, Британских островов; ср. карбон Русской платформы; н. — ср. карбон США.

Poecilodus McCoy, 1855. Тип рода — *P. jonesii* McCoy, 1855; н. карбон Британских островов. Зубы двух серий в каждой челюстной ветви слиты в одну сильно закругленную и изогнутую, удлиненную спереди назад пластинку с поперечными гребешками и бороздками. Два расширяющихся гребня (представляющих собою макушки двух серий слившихся зубов) проходят от лабиального к лингвальному краю; задний из них много больше. Много видов. Н. карбон Русской платформы?, Бельгии, Британских островов, США.

Deltodus Morris et Roberts, 1862 (*Stenoptero-*
rodus, *Deltodopsis*, *Taeniodus* St. John et Worthen, 1883). Тип рода — *Poecilodus sublaevis* McCoy, 1855; н. карбон Ирландии. Две задних серии зубов каждой челюстной ветви представлены двумя отдельными треугольными закрученными пластинками с многочисленными поперечными валиками и бороздками параллельными лингвальному краю. Передне- и заднелабиальные края обычно длиннее лингвального. Составленный макушками слившихся зубов гребень один, широкий, закругленный (рис. 5, табл. II, фиг. 10, 11). Много видов. Н. карбон Кузбасса, Британских островов; н. — ср. карбон США; ср. карбон Русской платформы (*Poecilodus concha* Trautschold).

Platyxystrodus Hay, 1899 (*Xystrodus* Morris et Roberts, 1861, nom. praecoc.). Тип рода — *Cochliodus striatus* McCoy, 1855; н. карбон Британских о-вов. Небольшие тонкие вытянуто-треугольные зубные пластинки с более или менее закругленным наружным углом. Поры трубок дентина расположены поперечными рядами (ср. *Ptyctodus*). Передне-латеральная часть коронки приподнята и утолщена. Несколько видов. Н. карбон Британских о-вов, Бельгии; н. — ср. карбон США.

Enniskillen Whitley, 1951 (*Eutomodus* White et Moy-Thomas, 1941, nom. praecoc.). Тип рода — *Tomodus convexus* Davis, 1883; nom. gen. praecoc.; н. карбон Англии. Толстые, треугольные немного изогнутые зубные пластинки с закрученным наружным углом и гладкой корональной поверхностью. Одна из латеральных сторон прямая, как обрубленная, в противоположащем углу выступает корень. Один вид.

Chitonodus St. John et Worthen, 1883 (*Cyrtodontus* Davis, 1884). Тип рода — *C. springeri* St. J. et W., 1883; н. карбон Айовы и Иллинойса, США. Зубные пластинки, выпуклые вдоль передне-бокового края, с вогнутым задне-боковым крылом, часто покрытым бороздками. Пять видов. Н. карбон США, Англии.

Diplacodus Davis, 1884. Тип рода — *D. bulboides* Davis, 1884; н. карбон Англии. Вытянутые зубы с двумя поперечными валиками. Сомнительный род. Один вид.

Lophodus Romanovsky, 1864, nom. praecoc. (*Venustodus* St. John et Worthen, 1875; *Tomodus* Trautschold, 1879; *Oxytomodus* Trautschold, 1881; ?*Rhamphodus* Davis, 1883). Тип рода — *L. marginalis* Rom., 1864; н. карбон Подмосковья. Симметричные и несимметричные передние зубы (принадлежащие, вероятно, разным родам кохлиодонтид) с заметной верхушкой, морщинками на коронке и двуветвистым или плоским корнем с вертикальными балками остеодинтина (табл. I, фиг. 10). Много видов. Н.— ср. карбон Русской платформы, Бельгии, Британских островов, США.

Cranodus Trautschold, 1879. Тип рода — *C. zonatus* Trd., 1879; ср. карбон Мячкова под Москвой. Коронка шлемовидная, корень короткий, суженный, как ножка гриба (рис. 6). Один вид.

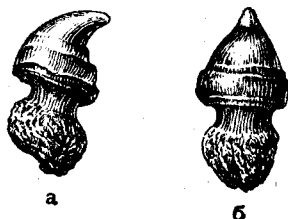


Рис. 6. *Cranodus zonatus* Trautschold, зуб сбоку и сзади, $\times 2$; ср. карбон, Мячково под Москвой (Trautschold, 1879)

Petrodus McCoy, 1848 (*Ostinaspis* Trautschold, 1874). Тип рода — *P. patelliformis* McCoy, 1848; н. карбон Англии. Плакоидные бляшки конической формы с радиальными ребрышками на коронке, принадлежащие, вероятно, разным кохлиодонтидам и другим карбоновым брадиодонтам (табл. I, фиг. 7—9). Несколько видов. Н.— ср. карбон Русской платформы, США; н. карбон Бельгии, Британских о-вов.

?*Cymatodus* Newberry et Worthen, 1870. Тип рода — *C. oblongus* Newb. et W., 1870; в. карбон Иллинойса, США. Удлиненный зуб с поперечными валиками и торчащим сзади из-под коронки корнем. Один вид и экземпляр.

Crassidonta E. Branson, 1916. Тип рода — *C. stuckenbergi* Brans., 1916; н. пермь Самарской Луки и Уайоминга (США). Зубные пластинки до 4 см длины и 1,5 см толщины, состоящие из широкого среднего валика, сильно выпуклого поперечно и слегка выпуклого продольно, и более узких пониженных крыльев. На крупных пла-

стинках появляются поперечные морщины, более заметные на крыльях (рис. 7). Два вида, второй — артинский ярус 3. Австралии

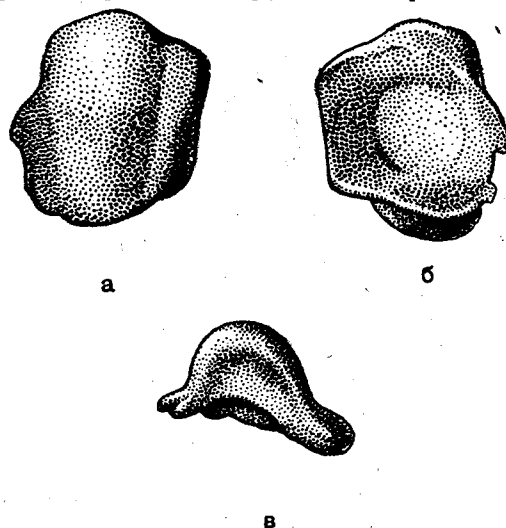


Рис. 7. *Crassidonta stuckenbergi* Branson, зуб а — сверху; б — снизу; в — сзади, nat. вел.; н. пермь, Самарская Лука (Штукенберг, 1905)

Helodopsis Waagen, 1879. Тип рода — *H. elongata* Waag., 1879; в. пермь Соляного кряжа. Несимметричные зубы со вздутой боковой и вогнутой медиальной частью. Два вида. Пермь Соляного кряжа.

СЕМЕЙСТВО MENASPIDIDAE

Голова уплощенная, с 1—4 парами шипов. Парные плавники нормально развиты. Рот конечный. Пара треугольных зубных пластинок в нижней челюсти, пара удлиненных и иногда серия не слившихся удлиненных зубов в верхней. Тело покрыто разной формы бляшками и пластинками. Н. карбон — пермь.

Oracanthus Agassiz, 1837 (*Platyacanthus* McCoy, 1848; *Deltoptychius* Morris et Roberts, 1862; *Prigeacanthus* St. John et Worthen, 1875; *Phoderacanthus* Davis, 1883). Тип рода — *O. milneri* Ag., 1837; н. карбон Британских островов. В верхней челюсти сохраняются две серии не слившихся зубов. Пара головных и пара угловых нижнечелюстных шипов, сильно расширяющихся к основанию, с большой полостью украшенных косыми поперечными рядами сливающихся бугорков. Тело покрыто удлиненными плакоидными бляшками и короткими ребристыми колючками (рис. 8; табл. I, фиг. 11). Несколько видов. Н. карбон Кузбасса, Бельгии, Британских о-вов, США.

Erismacanthus McCoy, 1848 (*Cladacanthus* Agassiz, 1843, nom. nud.; *Dipriacanthus* McCoy, 1848;

Gampsacanthus, *Lecracanthus* St. John et Worthen, 1875). Тип рода — *E. jonesii* McCoy, 1848; н. карбон Ирландии. Небольшие парные головные шипы с широким основанием, раздваивающиеся на две ветви, более или менее изогнутую

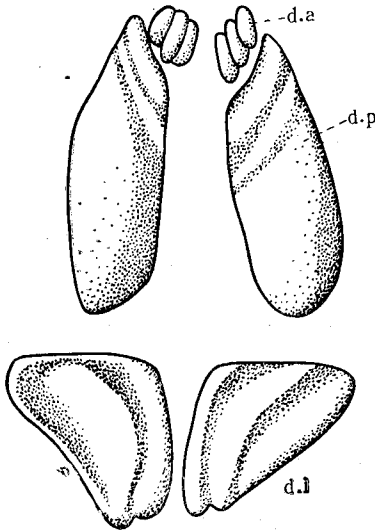


Рис. 8. *Oracanthus armigerus* Traquair

d. a — передние; d. p — задние верхнечелюстные; d. l — нижнечелюстные зубные пластинки, X 1,5; н. карбон, Англия (Moy-Thomas, 1936)

и длинную заднюю, с зазубренным вогнутым краем и булавовидным концом, и более короткую, сильно изогнутую переднюю. Обе покрыты бугорками и бороздами. Внутренняя полость вдоль всего шипа (рис. 9). Четыре вида. Н. карбон Донбасса, Британских о-вов, США.

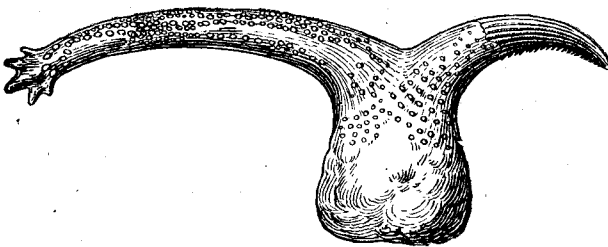


Рис. 9. *Erisacanthus jonesii* McCoy, боковой головной шип, X 0,75; н. карбон, Англия (реконструкция по Davis, 1883)

?*Stichacanthus* Koninck, 1878. Тип рода — *S. coemansi* Kon., 1878; н. карбон Бельгии. Парные изогнутые шипы до 25 см длиной, с большой полостью, не открывающейся на заднем крае; стороны покрыты гладкими бугорками, сидящими на продольных ребрах. На заднем

крае — небольшие шипики. Два вида. Н. карбон Бельгии и Англии.

? *Macrodontacanthus* Romer, 1942. Тип рода — *M. kingi* Rom., 1942; н. пермь (вичита) Техаса, США. Симметричные ? шипы около 20 см длиной, цилиндрической формы, с глубокой бороздой на задней стороне и крупными зубцами на боковых близ верхушки. Один вид.

Menaspis Ewald, 1848 (*Dichelodus* Giebel, 1857; *Chalcodus* Zittel, 1887). Тип рода — *M. armata* Ewald, 1848; в. пермь (медистый сланец) Мансфельда, Германия. На голове четыре пары шипов, из них первая пара — треугольные, с широким полым основанием, покрытые бугорками, три задних — тонкие, гладкие, дугообразные. В верхней челюсти одна пара удлиненных зубных пластинок. Тело покрыто продольными рядами плакоидных бляшек и маленьких зерен шагрени (рис. 10). Один вид.

СЕМЕЙСТВО PETALODONTIDAE NEWBERRY ET WORTHEN, 1866

Тело, где известно (*Janassa*), уплощенное, скатообразное, с большими грудными плавниками. Рот нижний. Зубы поперечно-вытянутые, вертикально сжатые, с заостренным режущим краем, коронки в разрезе сигмовидно изогнутые. Нижняя часть коронки с лингвальной стороны несет поперечные ребрышки. Корень лопастевидный, иногда зубчатый. У форм с коротким корнем, видимо, функционировали одновременно все зубы (см. *Climaxodus*, рис. 11); у форм с длинным корнем функционировал только один ряд зубов в каждой челюсти, тогда как более старые зубы каждой серии не выпадали, а оставались под функционирующими, служа им опорой и образуя внешнюю поверхность мощного клюва. (*Janassa*, рис. 16). При этом ребрышки лингвальной стороны коронки играли роль терки. Карбон — пермь.

Climaxodus McCoy, 1848. Тип рода — *C. imbricatus* McCoy, 1848; н. карбон Британских о-вов. Корни зубов короче коронок, толстые, с короткими зазубринами. Край коронки выпуклый, гладкий или слегка зубчатый, обычно стертый. В нижней ? челюсти зубы более многочисленны. Есть мелкая, слегка ребристая шагрень на теле (рис. 11). Несколько видов. Н. карбон Британских о-вов и США.

Chomatodus Agassiz, 1838 (*Antliodus* Newberry et Worthen, 1866, *Tanaeodus* St. John et Worthen, 1875). Тип рода — *C. cinctus* Ag., 1838; н. карбон Англии. Край коронки зазубренный. Корни короткие, без зубцов, тонкие (рис. 12). Несколько видов. Н. карбон Бельгии, Британских о-вов, США.

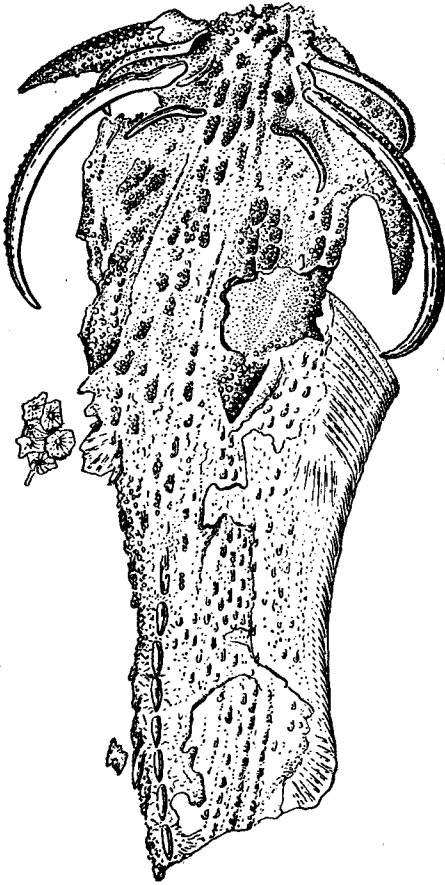


Рис. 10. *Menaspis armata* Ewald, $\times 0,7$; в. пермь, Германия (Jaekel, 1911)

Polyrhizodus McCoy, 1848 (*Dactylodus* Newberry et Worthen, 1866, ? *Rhomboderma* Chabakov, 1927). Тип рода — *P. magnus* McCoy, 1848; н. карбон Британских островов. Край коронки равномерно выпуклый. Поперечно-ребристая часть коронки значительно уже гладкой. Корень недлинный, пальчато-расщепленный. Зубы боковых серий очень вытянутые поперек (длина в 4 раза больше высоты) (рис. 13, 14; табл. I, фиг. 2). Более 20 видов. Н.—ср. карбон Русской платформы, Британских о-вов, США. О шипах «*Dactylodus rossicus*» Inostranzeff см. ниже под названием *Metaxyacanthus*.

Lisgodus St. John et Worthen, 1875 (? *Calopodus* St. John et Worthen, 1875). Тип рода — *L. curtus* St. J. et W., 1875; н. карбон Иллинойса и Миссури, США. Толстые в разрезе зубы. Коронка простая, корень прямоугольных очертаний, короче или немного длиннее коронки. Четыре вида. Н. — ср. карбон США.

Petalodus Owen, 1840—1845 (*Sicarius* Leidy, 1866; *Glyphanodus* Davis, 1882). Тип рода — *Chomatodus acuminatus* Agassiz, 1838; н. кар-

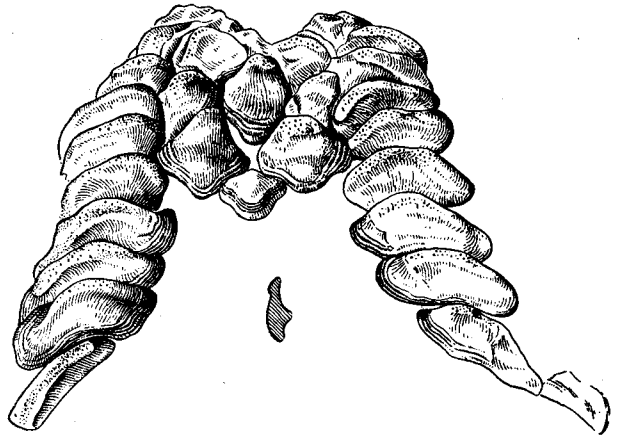


Рис. 11. *Climaxodus wisei* Woodward, озубление верхней челюсти и поперечный разрез зуба, $\times 1,5$; н. карбон, Англия (Woodward, 1920)

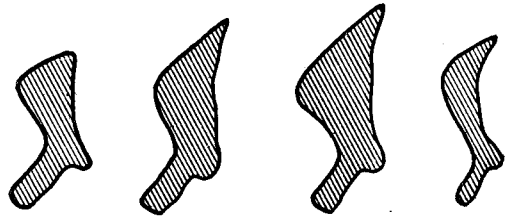
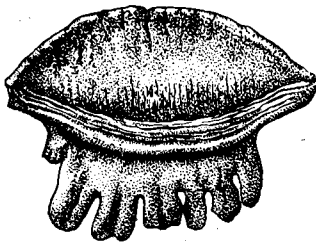


Рис. 12. *Chomatodus scoiticus* (Moy-Thomas), поперечные разрезы зубов, $\times 7$; н. карбон, Англия (Moy-Thomas, 1938)

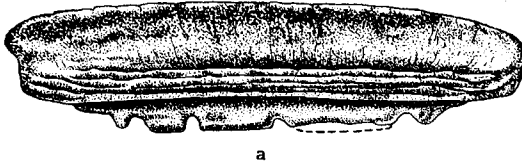
бон Британских о-вов. Коронка лепестковидная, с выраженной макушкой на режущем крае. Поперечно-ребристая часть коронки уже гладкой. Корень языкообразный. Боковые зубы сильно вытянутые (табл. I, фиг. 3). Более 30 видов. Н. — ср. карбон Русской платформы, Бельгии, Британских о-вов; н. карбон — пермь? США.

Euglossodus White et Moy-Thomas, 1940. Тип рода — *Glossodus linguabovis* McCoy, 1848; н. карбон Ирландии. Зубы языковидные. Коронка очень толстая, край ее тупой, округлый. Корень длинный, такой же ширины как коронка, немного раздвоен на конце. Один вид.

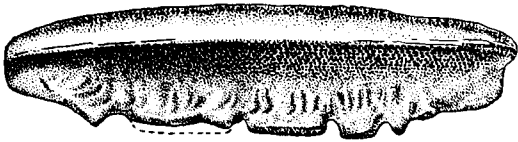
Petalorhynchus Morris et Roberts, 1862. Тип рода — *Petalodus psittacinus* McCoy, 1855; н. карбон Ирландии и Англии. Коронка тонкая, выпукло-вогнутая, лепестковидная, сравнительно высокая и узкая. Несколько складок у ее основания. Корень длинный, узкий, заостренный. Озубление состоит из трех или более серий. Коронки среднего ряда очень высокие и узкие сравнительно с боковыми (табл. II, фиг. 2, 3). Шесть видов. Н. карбон (визе) Подмосковного бассейна; н. карбон Британских о-вов и США.



13



a



b

14

Рис. 13—14. *Polyrhizodus concavus* Trautschold

13 — один из передних зубов с лингвальной стороны; 14 — один из задних зубов: а — с лингвальной и б — с лабиальной сторон, нат. вел.; ср. карбон, Мячково под Москвой (Jaekel, 1899)

Fissodus St. John et Worthen, 1875 (*Peltodus*, *Cholodus* St. John et Worthen, 1875). Тип рода — *F. bifidus* St. J. et W., 1875; н. карбон (честер) Иллинойса, США. Мелкие тонкие зубы с простой (*Peltodus*) или дву- трехраздельной коронкой и суженным язычковидным корнем (*Fissodus*, *Cholodus*). Семь видов. Н.—ср. карбон Шотландии и США.

Mesolophodus Woodward, 1891. Тип рода — *M. problematicus* Woodw., 1889; н. карбон Ирландии. Мелкие, толстые, неизогнутые зубы с чуть двураздельной коронкой и не суженным корнем не длиннее коронки. Один вид.

? *Pristodus* Davis, 1883 (?*Petalodopsis* Davis, 1883). Тип рода — *P. falcatus* Davis, 1883; н. карбон Англии. Сильно изогнутые двусторонне-симметричные зубы с утолщенным корнем. В верхней ? челюсти один зазубренный зуб, в нижней ? — один цельнокрайний. Три вида. Н. карбон Великобритании.

Ctenoptychius Agassiz, 1838 (*Ctenopetalus*, *Harpacodus* Morris et Roberts, 1862; *Peripristis* St. John et Worthen, 1870; *Serratodus* Koninck, 1878; *Cymatodus* Trautschold, 1879; *Paracymatodus* Bogolubow, 1915). Тип рода — *C. apicalis* Ag., 1838; ср. карбон Англии. Край коронки зазубрен, корень длинный, суженный у передних зубов (как у *Petalorhynchus*), короткий у задних. Около 20 видов. Н.—ср. карбон Подмо-

сковья, Бельгии, Британских о-вов, США; ? н. пермь Приуралья.

Ageleodus Owen, 1867 (*Callopristodus* Traquair, 1888). Тип рода — *Ctenoptychius pectinatus* Agassiz, 1838; н.—ср. карбон Великобритании. Зубы с низкой грубо-зубчатой коронкой, без поперечной ребристости у ее нижнего края. Очень длинный волокнистый корень, часто подразделенный. Один вид.

Janassa Münster, 1832 (*Dictea* Münster, 1840; *Byzenos* Münster, 1843; *Strigilina* Cope, 1878; *Thoracodus* Cope, 1883). Тип рода — *Trilobites bituminosus* Schlotheim; в. пермь Германии и С. Англии. Зубы с тупым режущим краем, очень высокие и сильно сигмовидно-изогнутые, поперечно-ребристая часть коронки много шире гладкой, корень языковидный. Зубы в 5—7 серий, до 10 в серии. Мелкая шагреня на коже (рис. 15, 16). Несколько видов. Ср. карбон — пермь Русской платформы, Германии, Британских о-вов, Гренландии, С. Америки.

? *Megactenopetalus* David, 1944. Тип рода — *M. kaibabanus* David, 1944; ср. пермь Аризоны, США. Большая зубная пластинка вышиной 9 и длиной 9,6 см, состоящая из пяти слившихся зубов, была отнесена к петалодонтидам, но истинное положение ее неясно. Один вид и экземпляр.

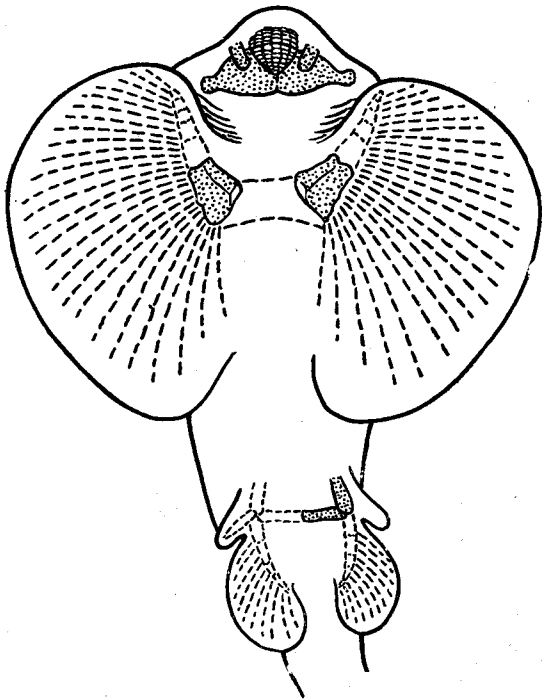
СЕМЕЙСТВО PSAMMODONTIDAE KONINCK, 1878

Известны только зубы жернового типа в виде плоских или слегка выпуклых, обычно удлиненно-четырёхугольных, иногда удлиненно-треугольных (боковые?) пластинок, число и расположение которых в челюстях неизвестно, несмотря на различные реконструкции (рис. 17). Корни примерно такой же толщины, как коронки. Карбон.

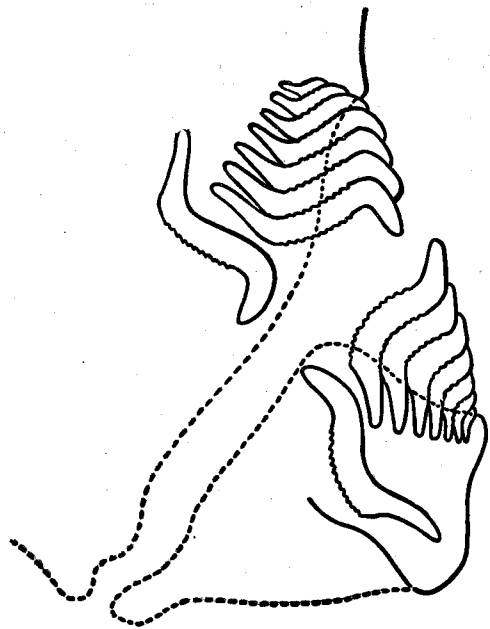
Psammodus Agassiz, 1838 (*Archaeobatis* Newberry, 1878; *Homalodus* Davis, 1883; *Astrabodus* Davis, 1884). Тип рода *P. rugosus* Ag., 1838; н.—ср. карбон Британских о-вов. Зубы крупные, толстые, плитовидные, обычно четырёхугольные (до треугольных), с толстым корнем, гладкие или слегка морщинистые (рис. 17; табл. II, фиг. 8). Около 20 видов. Н.—ср. карбон Русской платформы, Кузбасса, Бельгии, Британских о-вов, С. Америки.

Lagarodus Jaekel, 1898. Тип рода — *Psammodus angustus* Romanovsky, 1864; н. карбон Подмосковья. Зубы небольшие, более узкие, часто на концах загнуты вниз (табл. I, фиг. 1). Несколько видов. Н.—ср. карбон Русской платформы, Бельгии, Британских о-вов.

? *Brachyrhizodus* Romer, 1942. Тип рода — *B. wichitaensis* Rom., 1942; н. пермь (вичита



15



16

Рис. 15—16. *Janassa bituminosa* (Schlotheim)
15 — реконструкция, $\times 0,25$; 16 — разрез озубления, нат. вел.;
в. пермь, Германия (Jaekel, 1899)

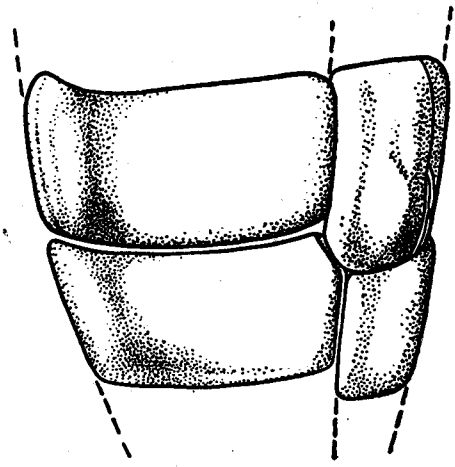


Рис. 17. *Psammodus rugosus* Agassiz, реконструкция озубления, нат. вел.; н. карбон, Англия (Мой-Thomas, 1939)

Техаса, США. Похожий по форме на зубы *Myliobatis* плоский зуб с пятираздельным корнем. Один вид и экземпляр.

СЕМЕЙСТВО COPODONTIDAE DAVIS, 1883

Озубление, видимо, сводится к двум сидящим друг за другом зубам в обеих челюстях. Н. карбон.

Copodus Morris et Roberts, 1862 (*Labodus*, *Pleurogomphus*, *Mesogomphus*, *Rhymodus*, *Characodus*, *Pinacodus*,? *Dimyleus*, *Mylax*, *Mylacodus* Davis, 1883). Тип рода — *Psammodus cornutus* Portlock, 1843; н. карбон Ирландии и Англии. Двусторонне-симметричные плоские зубы, с оттянутыми назад задне-боковыми углами корня, а иногда и коронки. Передний край прямой или выпуклый, более короткий, чем вогнутый задний. В нестертом виде поверхность коронки шероховата. Корень вдвое толще коронки (рис. 18). До 15 видов. Н. карбон Ирландии, Англии, США

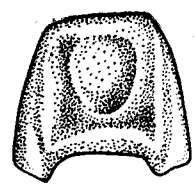


Рис. 18. *Copodus spatulatus* Davis, зубная пластинка, нат. вел.; н. карбон, Англия (Мой-Thomas, 1939)

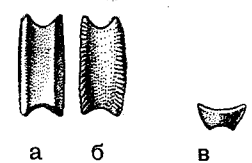


Рис. 19. *Solenodus crenulatus* Trautschold, зубная пластинка?
а — сверху; б — снизу; в — разрез, нат. вел.; ср. карбон. Мячково под Москвой (Trautschold, 1874)

? *Solenodus* Trautschold, 1874 Тип рода — *S. crenulatus* Trd., 1874; ср. карбо Мячкова под Москвой. Боковые края тонко-зазубрены сверху

и параллельны друг другу. Передний и задний край вогнуты, так же как верхняя и задняя поверхности (рис. 19; табл. I, фиг. 4). Один вид.

СЕМЕЙСТВО ORODONTIDAE KONINCK, 1878

Длинные боковые зубы с возвышением по середине длины и продольным гребешком, от которого в обе стороны отходят ветви. Специализованные симфизные зубы неизвестны. Карбон.

Orodus Agassiz, 1838 (*Mesodmodus*, *Leiodus* St. John et Worthen, 1875; *Scoliorhiza* Raymond, 1925). Тип рода — *O. cinctus* Ag., 1838; н. карбон Англии. Дополнительные вершины (помимо главной) и боковые выступы не развиты. Сильно развиты продольный гребешок и ветви в обе стороны от него (рис. 20). Много видов. Н.—ср. карбон Русской платформы, Бельгии, Британских о-вов, С. Америки.

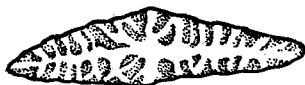


Рис. 20. *Orodus ramosus* Agassiz, зуб сверху, нат. вел.; н. карбон, Англия (Мой-Thomas, 1939)

Campodus Koninck, 1844. Тип рода — *C. agassizianus* Kon., 1844; н. карбон (намюр) Бельгии. Боковые зубы с выступами в обе стороны. Один? вид. Подобные же зубы из более молодых отложений (например, артинский ярус Приуралья) могут принадлежать разным родам сем. Edestidae и Helicoprionidae (рис. 21; табл. I, фиг. 6).

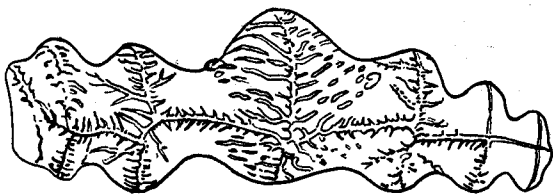


Рис. 21. *Campodus* sp., зуб, × 5; н. пермь (артинский ярус), Приуралье (Карпинский, 1904)

Chiastodus Trautschold, 1879. Тип рода — *C. obvallatus* Trd. 1879; ср. карбон Мячкова под Москвой. Зубы с высоким главным конусом, сжатым с боков и наклоненным назад, с резкими сближенными выступами в обе стороны (рис. 22). Один вид и экземпляр. Может быть симфизный зуб *Orodus*?

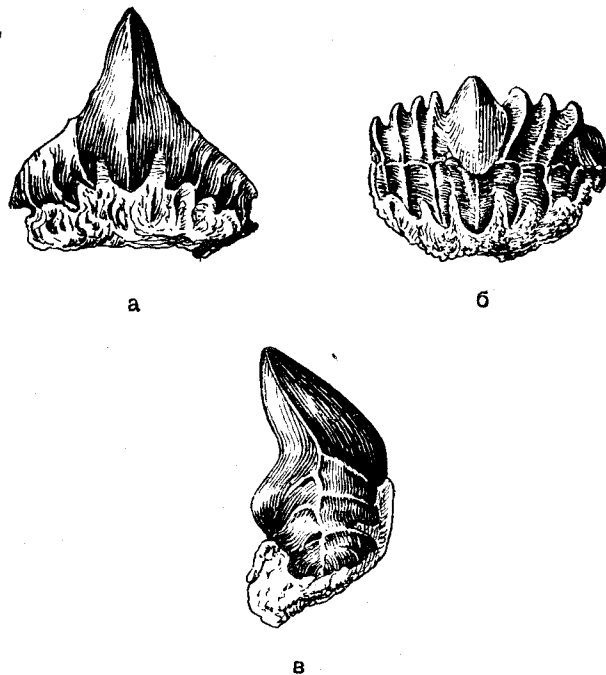
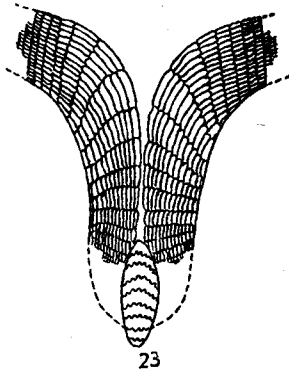


Рис. 22. *Chiastodus obvallatus* Trautschold, зуб
а — сзади; б — сверху; в — сбоку, нат. вел.; ср. карбон. Мячково под Москвой (Trautschold, 1879)

СЕМЕЙСТВО HELICOPRIONIDAE KARPINSKY, 1911

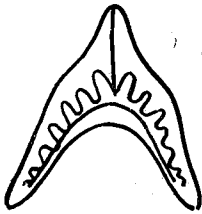
Зубы не сливаются в пластинки. Боковые зубы в многочисленных (до 20) сериях в каждой челюстной ветви, в каждой серии до 25 и больше. Зубы сильно вытянуты поперечно, с прямым или выпуклым верхним краем коронки, с многочисленными выступами на лабиальной стороне и морщинками на лингвальной. Корень такой же высоты, как коронка, с прямым нижним краем, прямой или дугообразный. Симфизная серия зубов с дробящей или режущей коронкой, сжатой в сагиттальной плоскости, сидящих седлом на выступающих назад корнях предыдущих зубов. Боковые части зубов превращаются в вытянутые вперед «шпоры». У самых специализованных родов симфизный ряд срастается в спираль, содержащую до 130 зубов. Ср. карбон — н. триас.

Agassizodus St. John et Worthen, 1875 (*Arpagodus* Trautschold, 1879). Тип рода — *Lophodus variabilis* Newberry et Worthen, 1870; ср. карбон США. Симфизные зубы (в обеих челюстях?) дробящие, с высоким средним конусом и еще длинными боковыми крыльями, направленными вперед и снабженными выступами на переднем крае. Боковые зубы очень многочисленные и сильно вытянутые поперечно (рис. 23—25;



23

24



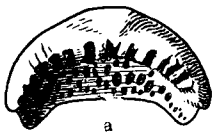
25

Рис. 23—25. *Agassizodus variabilis* (Newberry et Worthen)

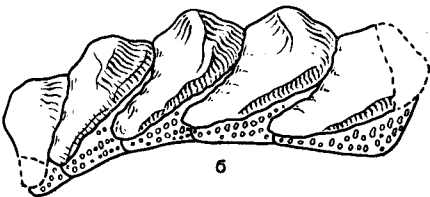
23 — озубление нижней челюсти с симфизной дугой, сильно уменьш.; ср. карбон, США (Мой-Томас, 1939); 24 — зуб симфизной дуги спереди, $\times 0,5$; 25 — он же сбоку, $\times 0,75$ (Карпинский, 1924)

табл. I, фиг. 5). Несколько видов. В. карбон Подмосковья и Приуралья; ср. — в. карбон США.

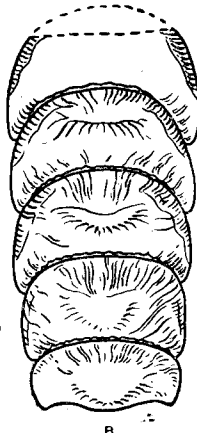
Erikodus Nielsen, 1952. Тип рода — *Agassizodus groenlandicus* Niels., 1932; в. пермь (казанский ярус) В. Гренландии. В обеих челюстях



а



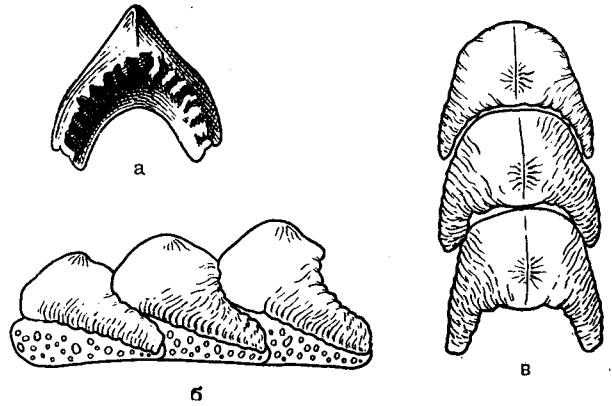
б



в

Рис. 26. *Erikodus groenlandicus* (Nielsen), симфизные зубы

а — спереди; б — сбоку; в — сверху, $\times 0,5$; в. пермь, В. Гренландия (Nielsen, 1952)



а

б

в

Рис. 27. *Fadenia crenulata* Nielsen, симфизные зубы; а — спереди; б — сбоку; в — сверху, нат. вел.; в. пермь, В. Гренландия (Nielsen, 1952)

по симфизному ряду широких плосковыпуклых зубов с очень короткими слабо зазубренными спереди крыльями. Боковые зубы типа *Agassizodus*. Плакоидные чешуи с несколькими зубцами сзади (рис. 26). Один вид.

Fadenia Nielsen, 1932. Тип рода — *F. crenulata* Niels., 1932; в. пермь (казанский ярус) В. Гренландии. Более высокие и менее широкие симфизные зубы с гребневидным конусом. В остальном, как *Erikodus* (рис. 27). Один вид.

Sarcoprion Nielsen, 1952. Тип рода — *S. edax* Niels., 1952; в. пермь (казанский ярус) В. Гренландии. Еще более высокие симфизные зубы с выраженным, но тупым гребнем. Крылья более длинные, чем у *Fadenia*, зазубренные спереди и слегка сзади. В верхней челюсти прямой симфизный ряд, в нижней — дугообразный, с мозаикой мелких плоских зубов по бокам. Многочисленные боковые зубы типа *Agassizodus*. Рыло и нижняя челюсть очень удлинены (рис. 28). Один вид.

Syntomodus Obruchev, gen. nov. Тип рода — *S. abbreviatus* Obr. sp. nov.; в. пермь, р. Эчий, басс. р. Яны, Якутия. Мелкие формы. Симфизная дуга из невысоких зубов с прямостоящими зазубренными режущими коронками и короткими не суживающимися, как бы обрезанными внизу крыльями (табл. IV, фиг. 3). Один вид и экземпляр.

Parahelicoprion Karpinsky, 1924. Тип рода — *Helicoprion clerci* Karp., 1916; н. пермь (артинский ярус) Приуралья. Очень высокие симфизные зубы режущего типа, с незазубренным краем. Боковые крылья длинные, параллельные друг другу; между ними глубокая выемка, передний край зубчатый, задний — мелкозазубренный. Корень выдается назад на всю ширину следующей коронки. Боковые зубы неизвестны (рис. 29, 30). Один вид.

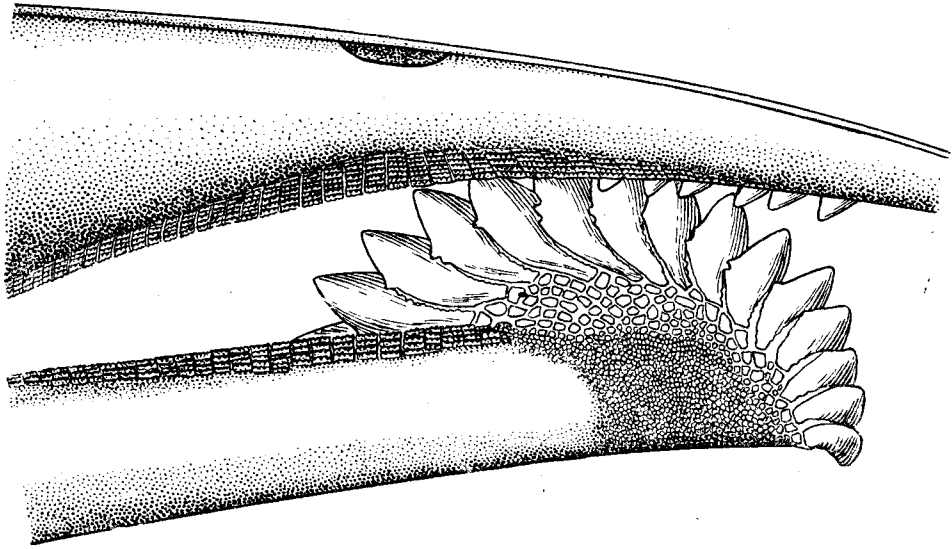


Рис. 28. *Sarcoprion edax* Nielsen, реконструкция челюстей, $\times 0,3$; в. пермь, В. Гренландия (Nielsen, 1952)

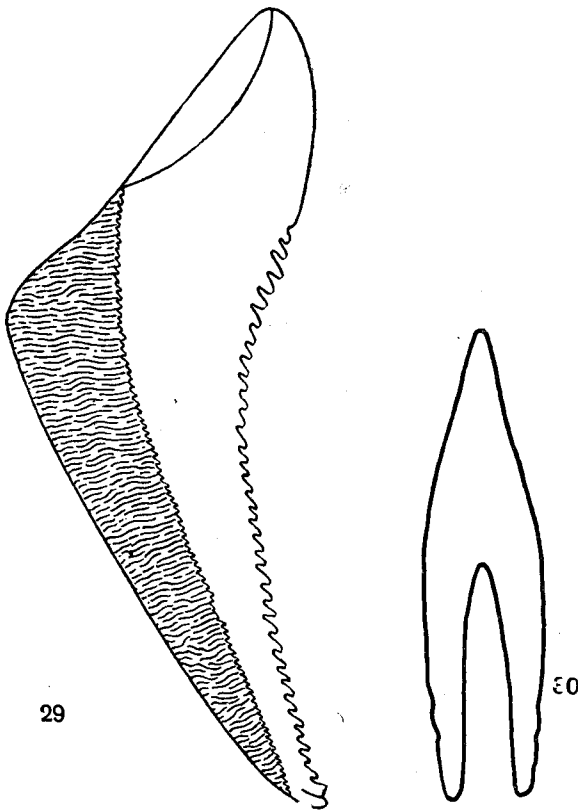


Рис. 29—30. *Parahelicoprion clerci* Karpinsky, симфизный зуб

29 — сбоку, $\times 0,75$; 30 — вертикальный разрез, $\times 0,5$; н. пермь (артинский ярус), Красноуфимск, Приуралье (Карпинский, 1924)

Toxoprion Hay, 1909. Тип рода — *Edestus lecontei* Dean, 1897; в. карбон Невады, США. Крючкообразная симфизная дуга из сросшихся

незазубренных режущих зубов. В конце дуги коронки короткие, широкие и закругленные, к основанию переходят в удлиненные и заостренные типа *Helicoprion*. Направленные вперед шпоры коронок короче, чем у последнего (рис. 31). Один вид и экземпляр.

Campyloprion Eastman, 1902. Тип рода — *C. annectans* Eastm., 1902; ср.— в. карбон ? США. Очень крупные формы, высота наружного оборота симфизной зубной спирали до 10 см.

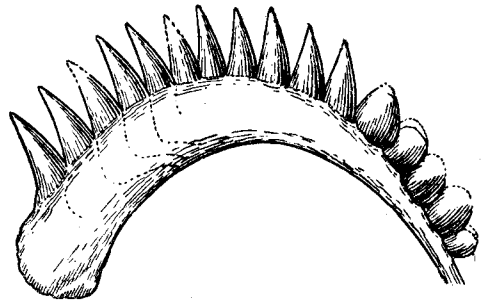
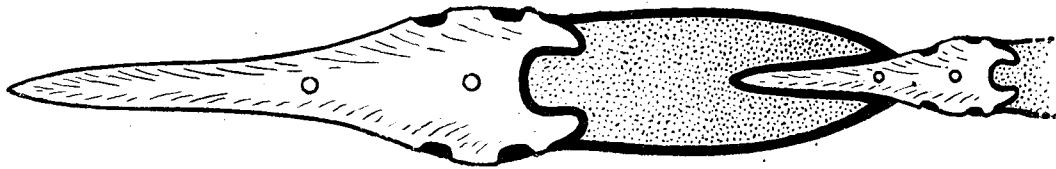


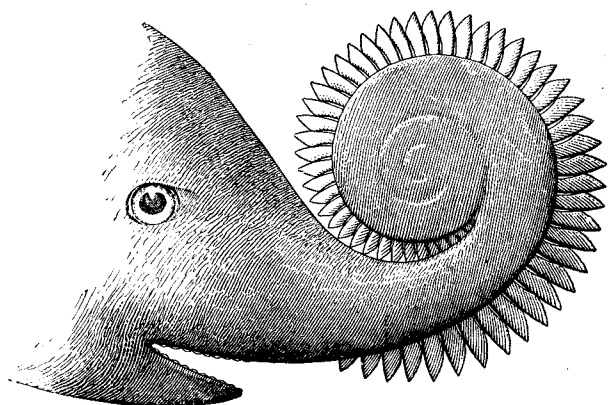
Рис. 31. *Toxoprion lecontei* (Dean), симфизная зубная дуга; в. карбон, Невада, США (Dean, 1896)

Длинные шпоры достигают вертикали 3—6-го зуба впереди. Желоб вогнутого края спирали глубокий. Задний край коронки наклонный, зубчики несут вторичную зазубренность (табл. III, фиг. 2). Два вида, второй — *Helicoprion ivanovi* Karpinsky, гжельский ярус в. карбона Подмосковья.

Helicoprion Karpinsky, 1899 (*Lissoprion* Hay, (1907). Тип рода — *H. bessonowi* Kagr., 1899; н. пермь (артинский ярус) Приуралья. Симфизная



32



33

Рис. 32—33. *Helicoprion bessonowi* Karpinsky

32 — реконструкция разреза двух оборотов симфизной спирали, нат. вел.; 33 — реконструкция головы; н. пермь (артянский ярус), Красноуфимск, Приуралье (Обручев, 1953)

спираль в 2—3 оборота из сросшихся режущих зазубренных зубов (до 130), с корнями, обнажающимися между длинными шпорами коронок и образующими неглубокий желоб на вогнутом крае спирали. Высота наружного оборота 6—7 см. Шпоры не переходят за вертикаль третьего зуба впереди. Задний край коронки вертикальный, зубчатость простая. Боковые зубы неизвестны. Вероятно, была только одна спираль в верхней челюсти (рис. 32, 33; табл. III, фиг. 1). Несколько видов. Н. пермь Приуралья, Японии, Ирана?, Австралии, запада США.

Helicampodus C. C. Branson, 1935. Тип рода — *H. kokeni* Br., 1935; в. пермь (чидру) Соляного Кряжа. Симфизная спираль из сравнительно низких и широких сросшихся зубов с короткими шпорами коронок. Края коронок и шпоры мелко зазубрены. Наибольшая толщина спирали в основании зубов, желоб на вогнутой стороне широкий (рис. 34; табл. IV, фиг. 1, 2). Два вида. В. пермь Пакистана; н. триас Армении.

Parahelicampodus Nielsen, 1952. Тип рода — *P. sparcki* Niels., 1952; н. триас В. Гренландии. Симфизная спираль толще, зубы ниже и тупее, чем у *Helicampodus*, основание выше. Срастание зубов, видимо, не совсем прочное. Один вид.

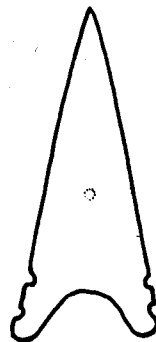


Рис. 34. *Helicampodus kokeni* C. C. Branson, вертикальный разрез симфизного зуба, нат.вел.; в. пермь, Соляной Кряж (Branson, 1935)

СЕМЕЙСТВО EDESTIDAE LEIDY, 1857

(*nom. correct.* Jaekel, 1899,
ex Edestina Leidy, 1857)

Боковые зубы типа «*Orodus*» и «*Campodus*». По одной симфизной зубной дуге (до 10 зубов в каждой) в верхней и нижней челюстях (рис. 35). Передние зубы постепенно выпадали.

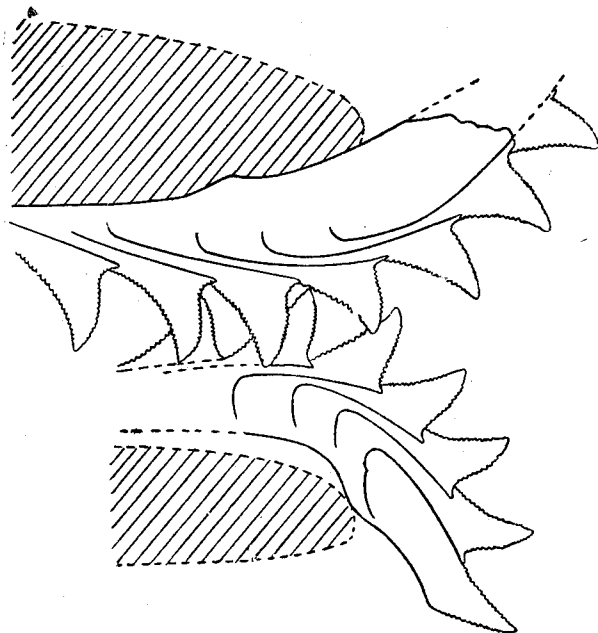


Рис. 35. *Edestodus mirus* (Hay), положение симфизных зубных дуг в челюстях, $\times 0,5$; ср. карбон, Айова, США (Nielsen, 1952)

Коронки режущего типа (в сагиттальной плоскости), зазубренные. Шпоры коронок направлены назад. Корни длинные, направлены назад,

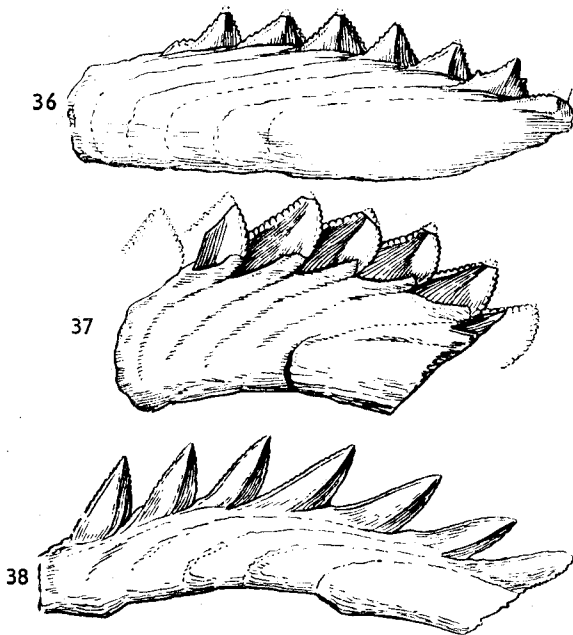


Рис. 36—38. Симфизные зубные дуги едестид

36 — *Protopirata heinrichsi* Newberry et Worthen, $\times 0,2$; 37 — *Edestus giganteus* Newberry, $\times 0,14$; 38 — *Edestodus minor* Newberry, $\times 0,3$; ср. карбон (н. пенсильван), США (Dean, 1896)

желобообразные сверху (в желоб помещается следующий сзади зуб, в противоположность геликоприонидам) (рис. 39). Ср.— в. карбон.

Protopirata Trautschold, 1888 Тип рода — *Edestus protopirata* Trd., 1879; ср. карбон Мячкова под Москвой. Рыбы средних размеров. Симфизная дуга со слабо выпуклым верхним краем и прямым или немного выпуклым нижним. Коронки широкотреугольные (вершинный угол $70-90^\circ$), слабо наклонены вперед, высота их меньше высоты отдельных корней. Корень переднего зуба охватывает снизу 5—6 следующих (рис. 36, 39; табл. IV, фиг. 4, 5). Четыре вида. Ср. карбон Подмосковья и США.

Edestus Leidy, 1856. Тип рода — *E. vorax* Leidy, 1856; ср. карбон Арканзаса, США. Гигантские формы. Симфизная дуга со слабо выпуклым верхним и вогнутым нижним краем. Коронки широкие, черепицеобразно налегающие друг на друга; передний край их выпуклый, задний слабо вогнут, вершинный угол около 70° . Коронки немного наклонены вперед, высота их меньше высоты отдельных корней. Корень переднего зуба охватывает снизу три следующих (рис. 37). Два вида. Ср. карбон (н. пенсильван) США.

Edestodus Obruchev, 1953. Тип рода — *Edestus minor* Newberry, 1866; ср. карбон (пенсильван) Индианы, США. Крупные рыбы. Симфизная дуга более или менее изогнута. Коронки остроотреугольные, с выпуклым передним и вогнутым задним краем, сильно наклонены вперед, вершинный угол $25-35^\circ$, высота их равна или больше высоты отдельных корней. Корень переднего зуба охватывает снизу 2—3 следующих зуба (рис. 38). Четыре вида. Ср. карбон Подмосковья, Англии, США.

Lestrodus Obruchev, 1953. Тип рода — *Edestus newtoni* Woodward, 1917; ср. карбон Англии. Средней величины рыбы. Симфизная дуга сильно изогнута (до половины круга). Коронки высокотреугольные, вертикальные, вершинный угол $40-45^\circ$, высота их вдвое больше высоты отдельных корней. Корень переднего зуба охватывает снизу только один следующий зуб (рис. 40) Один вид и экземпляр.



Рис. 39. *Protopirata protopirata* Trautschold, поперечный разрез зубной дуги, нат. вел.; ср. карбон, р. Ока (Обручев, 1953)

СЕМЕЙСТВО PSEUDODONTICHTHYIDAE OBRUCHEV, FAM. NOV.

По два челюстных элемента в верхней и нижней челюстях вооружены каждый пятью «зубами», из которых четыре конических, иногда с двумя, вершинками, а пятый — с тремя поперечными гребнями. «Зубы» состоят из тонкого слоя трубчатого дентина. Ср. девон — н. карбон.

Pseudodontichthys Skeels, 1962. Тип рода — *P. whitei* Skeels, 1962; ср. девон (свита силика) Огайо, США. Челюстные элементы слабо изогнуты, 25—35 мм длиной (табл. II, фиг. 9). Два вида. Ср. девон США; н. карбон Караганды.

INCERTAE FAMILIAE

В литературе описано много самых разнообразных ихтиодорулитов, принадлежность которых к тем или другим видам, родам, семействам и даже отрядам и подклассам еще не выяснена. К брадиодонтам неопределенного семейства здесь отнесены ихтиодорулиты, непохожие на известные шипы акул (типа «*Ctenacanthus*») или парные (у акул только непарные), или загнутые

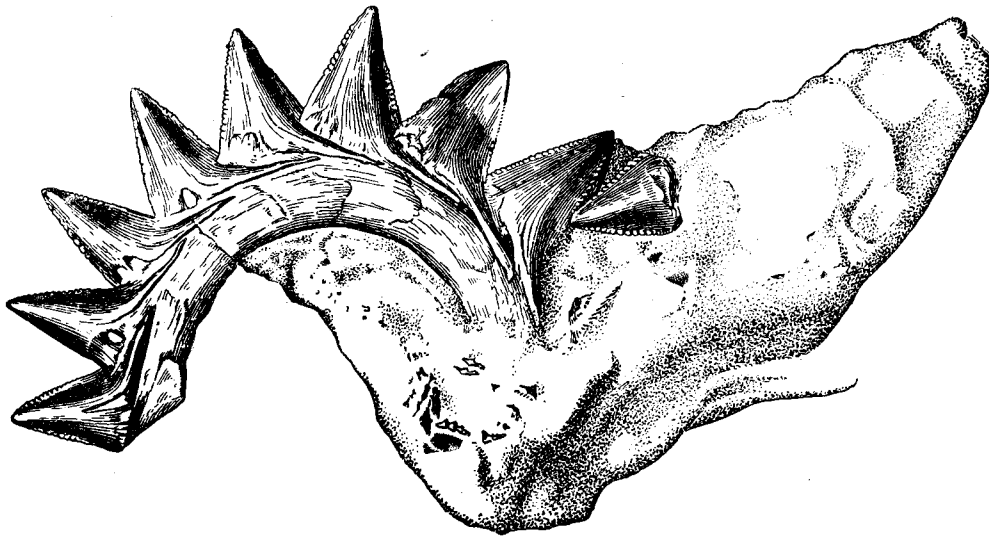


Рис. 40. *Lestrodus newtoni* (Woodward), симфизная зубная дуга с нижнечелюстным хрящом, $\times 0,7$; ср. карбон, Йоркшир, Англия (Woodward, 1917)

вперед, или с полостью пульпы, открывающейся не на заднем крае шипа, а в его основании, или, наконец, несущие необычный для акул орнамент из крупных ребристых бугорков. Все эти ихтиодорулиты найдены в отложениях времени расцвета брадиодонтов (в. палеозой, особенно карбон) и, весьма вероятно, в большинстве принадлежали представителям этой группы, может быть, уже известным по находкам зубов. Однако отождествлять шипы с зубами только по совместности нахождения опрометчиво (например, отнесение шипа *Xystracanthus* к *Parahelicorion clerci*, Карпинский, 1924, или шипа, выделяемого ниже в новый род *Metaxyacanthus*, к *Dactylodus rossicus*, Иностранцев, 1888).

Physonemus McCoy, 1848 (*Xystracanthus* Leidy, 1859; *Drepanacanthus* Newberry et Worthen, 1866; *Batacanthus* St. John et Worthen, 1875). Тип рода — *P. arcuatus* McCoy, 1848; н. карбон Ирландии и Англии. Дугообразно изогнутые вперед ихтиодорулиты, симметричные, с пульпарным каналом, открывающимся на выпуклом заднем крае. Свободная поверхность покрыта продольными рядами бугорков, иногда сливающихся в ребрышки. Передний край с одним-двумя рядами крупных бугорков, задний на $\frac{2}{3}$ длины без бугорков (здесь прикреплялся спинной плавник) (табл. II, фиг. 4). До 20 видов. Н. карбон Британских о-вов и Бельгии; ср. карбон Русской платформы; карбон США; пермь Приуралья и Соляного Кряжа.

Metaxyacanthus Obruchev, gen. nov. Тип рода — *Dactylodus rossicus* Inostranzeff, 1888; ср. карбон Прионежья. Как *Physonemus*, но

свободная часть покрыта поперечными рядами сливающихся бугорков, проксимально снабженных гребешками, необыкновенно напоминающих орнамент шипов *Oracanthus milleri* и бронхиальных пластинок *Psammosteus falcatus*. На переднем крае один продольный ряд крупных бугорков (табл. II, фиг. 1). Один вид. Ср. карбон Русской платформы.

Antacanthus Dewalque, 1877. Тип рода — *A. insignis* Dewalque, 1877; н. карбон Бельгии. Ихтиодорулит гигантской рыбы, достигающий 55 см, стоявший под углом 50° , двусторонне-симметричный, довольно плоский. Передний край немного вогнут, толстый и закругленный, задний выпуклый, тонкий, несет ряд крупных конических бугорков. Боковые стороны покрыты гладкими бугорками, образующими продольные и поперечные ряды. Внутренняя полость очень большая и почти достигает вершины. Между ней и задним краем идет продольный канал. Один вид.

Marracanthus St. John et Worthen, 1875. Тип рода — *Homacanthus ? rectus* Newberry et Worthen, 1866; н. карбон Иллинойса и Миссури, США. Маленькие ихтиодорулиты, почти прямые, треугольные в сечении, основание расширено в пластинку. Бока покрыты бугорчатыми ребрами, бугорки двух передних ребер в дистальной части превращены в крючковатые шипики. Один вид.

Amacanthus St. John et Worthen, 1875. Тип рода — *Homacanthus gibbosus* Newberry et Worthen, 1866; н. карбон Миссури, США. Небольшие спинные шипы с узким каналом, несколько

уплощенные, задний край широкий, с зазубренным килем, передний с рядом острых зубчиков. Боковые стороны с продольными ребрами, несущими бугорки, снабженные радиальными гребешками. Один вид.

Geisacanthus St. John et Worthen, 1875. Тип рода — *G. stellatus* St. J. et W., 1875; н. карбон Миссури, США. Небольшие спинные ихтиодорулиты, с длинным основанием, сильно наклоненные и немного изогнутые назад, без зубчиков, стороны покрыты продольными рядами крупных радиально-ребристых бугорков. Киль вдоль переднего края. Шесть видов. Н. карбон Ирландии и США.

Lispacanthus Davis, 1883. Тип рода — *L. retrogradus* Davis, 1883; н. карбон Ирландии. Ихтиодорулиты до 12 см длиной, сильно наклоненные и изогнутые назад, гладкие. Полость пульпы открывается широким отверстием в основании, а не желобом на заднем крае. Два вида. Н. карбон Ирландии; ср. карбон Англии.

Gnathacanthus Davis, 1883. Тип рода — *G. triangularis* Davis, 1883; н. карбон Ирландии. Треугольные в сечении, симметричные небольшие ихтиодорулиты с большой пульпой. На боках по 5—8 продольных ребер, иногда с рядами бугорков между ними. Задне-боковые края острые, с рядом зубчиков каждый, задняя поверхность вогнутая и гладкая. На переднем крае ряд более крупных зубцов. Два вида. Н. карбон Ирландии.

Bythiacanthus St. John et Worthen, 1875. Тип рода — *B. vanhornei* St. J. et W., 1875; н. карбон Иллинойса, США. Симметричные ихтиодорулиты около 20 см длиной, с очень длинной открытой сзади погруженной частью и короткой, почти горизонтальной сидевшей свободной (не выдававшейся своим концом), несущей беспорядочно расположенные радиально-ребристые бугорки. Один вид.

? *Margaritacanthus* White et Moy-Thomas, 1940. Тип рода — *Euacanthus margaritatus* Trautschold, 1884, nom. gen. praecoss.; ср. карбон Мячкова под Москвой. Слабо изогнутый ихтио-

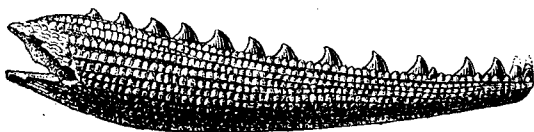


Рис. 41. *Margaritacanthus margaritatus* (Trautschold), ихтиодорулит?, нат. вел.; ср. карбон, Мячково под Москвой (Trautschold, 1884)

дорулит 6 см длины, с большой полостью (основание неизвестно). Бока покрыты продольными рядами (до 14 с каждой стороны) округлых бугорков. На заднем (?) крае закругленный киль и два резких канта, на переднем (?) — крупные, загнутые к основанию, ребристые, сплюснутые с боков бугорки, по очереди наклонные вправо (семь) и влево (шесть) (рис. 41). Один вид и экземпляр.

Thaumatacanthus Waagen, 1880. Тип рода — *T. blandfordi* Waag., 1880; в. пермь (н. триас?) Соляного Кряжа. Непарный ихтиодорулит, около 17 см длиной, немного изогнутый вперед, но сильно наклоненный назад, с большой полостью пульпы, открывающейся узкой щелью между двух выдающихся назад пластинок. Бока покрыты косыми рядами бугорков. Основание представляет сложную суставную выпуклую поверхность, с парными углублениями над ней впереди и сзади, служившими для фиксации поднятого шипа. Один вид и экземпляр.

Cyrtacanthus Newberry, 1873. Тип рода — *C. dentatus* Newb., 1873; ср. девон Огайо, США. Некрупные хватательные головные шипы до 10 см длиной, крючковидно загнутые вперед на конце и несущие здесь постепенно увеличивающиеся в размерах треугольные крючки. Один вид.

Harpacanthus Traquair, 1886. Тип рода — *Tristichius fimbriatus* Stock, 1883; н. карбон Шотландии. Отличается от *Cyrtacanthus* меньшей величиной, более сильным изгибом, одинаковыми размерами и большей остротой крючков и выпуклостью на границе первой трети длины (рис. 42). Три вида. Н. девон Шотландии и США.

? *Stethacanthus* Newberry, 1889. Тип рода — *Physonemus altonensis* St. John et Worthen, 1875; н. карбон США. Описанные как ихтиодорулиты парные образования, сильно сплюснутые,



Рис. 42. *Harpacanthus fimbriatus* (Stock), головной шип, нат. вел.; н. карбон, Шотландия (Traquair, 1886)

с длинным основанием, на котором сидит плавник, и шипом, расположенным медиально от плавника. Может быть плечевой пояс неизвестной рыбы? Девять видов. В. девон — н. карбон США.

ОТРЯД CHONDRENCHELYIDA

Грудные плавники типа бисериального архиптеригия, с короткой осью, к которой с обеих сторон прилегают радиалии. Брюшные плавники только с преаксиальными радиалиями в два ряда. Есть тела позвонков в виде обызвествленных колец. Спинного шипа нет. Есть кожные зубы. Непарные плавники в виде сплошной складки, поддерживаемой на спине двумя рядами неслитных радиалий. Хвост дифицеркный. Н. карбон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО CHONDRENCHELYIDAE BERG, 1940

Небольшие рыбы удлинённой формы (макруриморфные). Н. карбон.

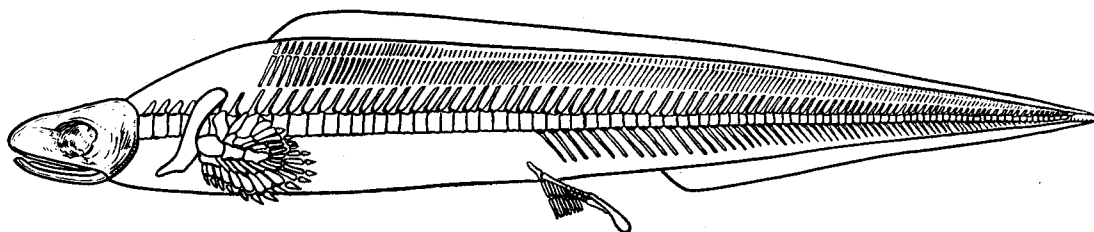


Рис. 43. *Chondrenchelys problematica* Traquair, реконструкция, $\times 0,6$; н. карбон, Шотландия (Мой-Thomas, 1939)

Chondrenchelys Traquair, 1888. Тип рода — *Ch. problematica* Traq., 1888; н. карбон Шотландии. Длиннохвостые рыбы до 22 см длиной. Около 100 позвонков. В обеих челюстях по две пары крупных перетирающих зубных пластинок и по несколько мелких впереди них. Тело покрыто немногочисленными кожными зубами (рис. 43). Один вид.

? *Eucenturus* Traquair, 1905. Тип рода — *E. paradoxus* Traq., 1905; н. карбон Шотландии. Рыба 6 см длиной, из которых на хвост приходится около половины. Два ряда крупных колючих кожных зубов вдоль тела. Один вид и экземпляр.

ОТРЯД CHIMAERIDA. ХИМЕРЫ

Парные плавники селажиевого типа, не архиптеригии, обычно очень большие. Непарные не образуют сплошной складки. Хвост эпицеркный или дифицеркный, бичевидный. Хорда сохраняется, обычно окружена многочисленными хрящевыми кольцами, по несколько на каждый сегмент, частью обызвествленными. Настоящих позвонков нет. Зубные пластинки в числе одной пары в нижней челюсти, одной — трех пар в верхней, образуют подобие кусающего клюва, состоят из остеодентина с включенными в него триторами из трубчатого дентина и обладают постоянным ростом. Самцы с хватательным лобным отростком. Кожа голая или с кожными зубами, иногда сливающимися в пластинки. Юра — ныне. Шесть семейств: *Squalorajidae*, *Myriacanthidae*, *Edaphodontidae*, *Callorhynchidae*, *Rhinochimaeridae*, *Chimaeridae*.

СЕМЕЙСТВО SQUALORAJIDAE WOODWARD, 1886

Тело уплощенное и длинное. Голова вытянута в плоское рыло. Озубление из тонких, поперечно изогнутых пластинок, без дифференцированных триторов; одна пара соединяющихся в симфизе пластинок в нижней челюсти, две

пары в верхней, задние сближены впереди, расходятся сзади. Дорзального плавникового шипа нет. Самцы с длинным хватательным шипом на рыле. Н. юра.

Squaloraja Riley, 1833 (*Spinacorhinus* Agassiz, 1837). Тип рода — *S. dolichognathos* Riley, 1833; н. юра (н. лейас) Англии. Ростральный хрящ очень длинный, с зубчиками по бокам, хвост постепенно сужается в острие. Зубные пластинки с рядом твердых, параллельных, продольных складок. Ростральный шип самца из волокнистого хряща, стройный и заостренный, с расширенным основанием, с зубчиками на дорзальной стороне. Кожные бугорки конические, радиально-ребристые, расположены редко. Позвонковые кольца хорошо обызвествленные, из нескольких концентрических пластинок (рис. 44). Один вид.

СЕМЕЙСТВО MYRIACANTHIDAE WOODWARD, 1889

Тело удлинённое, передний спинной плавник над грудными, с длинным прямым крепким шипом. В нижней челюсти пара больших зубных пластинок, соединяющихся в симфизе, и медиальный резцеобразный зуб впереди; в верх-

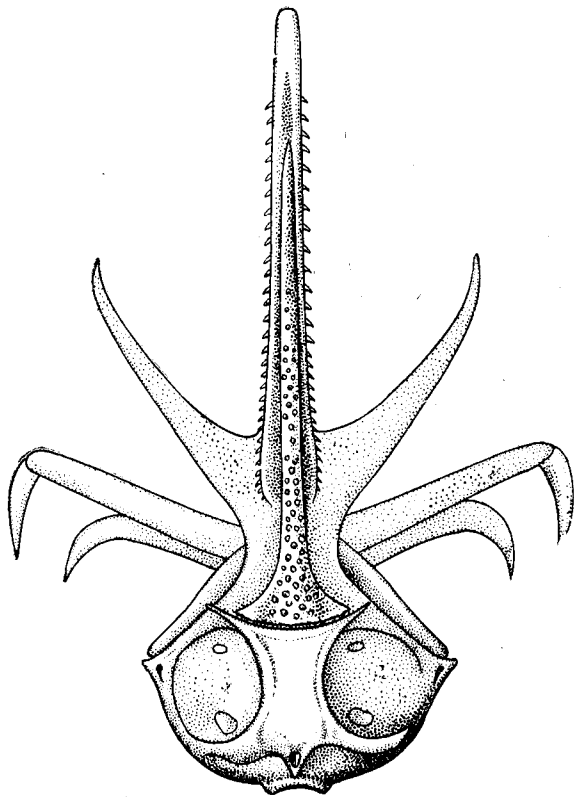


Рис. 44. *Squaiaoraja dolichognathos* Riley, реконструкция черепа сверху, $\times 0,6$; н. юра (н. лейас), Дорсетшир, Англия (De Beer a. Moy-Thomas, 1935)

ней две (или три?) пары тонких пластинок, задние утончаются медиально и не сближены. Несколько кожных пластинок на голове. Самцы с большими хватательными шипами на голове. Юра.

Myriacanthus Agassiz, 1837 (*Leptacanthus* Agassiz, 1837; *Prognathodus* Egerton, 1872; *Metopacanthus* Zittel, 1887). Тип рода — *M. paradoxus* Ag., 1837; н. юра (н. лейас) Англии. Ростральный хрящ несколько удлинен, на конце кожная лопасть. Нижнечелюстные пластинки тонкие, с волнистой оральной поверхностью, покрыты обширным тритором, почти сплошным. Пресимфизный зуб высокий, сжатый спереди назад, выпуклый спереди. Небные пластинки тонкие, треугольные или субквадратные, оральная поверхность покрыта сплошным тритором. Сошниковые пластинки меньше небных, треугольные, широкие в задней части и снабжены длинным отростком или отдельным маленьким зубом впереди. Тритор подразделен на округлые пятна. Дорзальный шип длинный, стройный, немного сдавленный с боков, с большой полостью, бока с мелкими бугорками. На

задней стороне два ряда шиповидных бугорков, дистально переходящих в один ряд. На переднем крае один ряд таких бугорков. Ростральный шип самца длинный, заостренный, с расширяющимся основанием, несущим по бокам бугорки. Кожные пластинки туберкулированы. Три вида. Н. юра (лейас) Англии и Вюртемберга.

Acanthorhina Fraas, 1910. Тип рода — *A. jaeckeli* Fraas, 1910; н. юра (в. лейас) Вюртемберга. Ростр уплотнен в заостренный шип. Три пары верхних зубных пластинок. Дорзальный шип стройный, без бугорков. Ростральный шип самцов небольшой, загнутый и острый (рис. 36). Один вид.

Chimaeropsis Zittel, 1887. Тип рода — *C. paradoxo* Zit., 1887; в. юра (литогр. сланцы) Баварии. Нижнечелюстные зубные пластинки слегка выпуклые, с большим тритором, симфизный зуб снаружи выпуклый, внутри плоский или вогнутый. Обе пары верхнечелюстных пластинок треугольные, передние не меньше задних; передние сужаются вперед, задние — назад. Дорзальный шип как у *Myriacanthus*. Тело покрыто мелкими коническими, радиально ребристыми плакоидными чешуями. Кожные пластинки туберкулированы. Два вида. Юра Баварии и Бельгии.

СЕМЕЙСТВО EDAPHODONTIDAE OWEN, 1846

Тело удлиненное, не уплощенное. Передний спинной плавник над грудными, снабжен длинным подвижным шипом, сочлененным с хрящевым основанием. Хорда окружена многочисленными узкими хрящевыми кольцами. Второй спинной плавник низкий, длинный. Анальный слит с нижней лопастью хвостового. Череп удлиненный, ротовая щель горизонтальная. Озубление дробящее. В нижней челюсти одна пара высоких зубных пластинок с клювовидным передним концом, смыкающихся в симфизе. В верхней челюсти две пары пластинок, сошниковая и небная (первая немного меньше второй), тесно сближенных по средней линии. Зубные пластинки с несколькими широкими триторами каждая. Юра — миоцен.

Ischyodus Egerton, 1843 (*Chimaeracanthus* Quenstedt, 1858; *Auluxacanthus* Sauvage, 1867). Тип рода — *Chimaera egertoni* Buckland, 1835; в. юра Англии. Нижние зубные пластинки высокие, наружная сторона сверху покрыта плотным дентином и оральный край острый, с четырьмя или более триторами. Сошниковые пластинки квадратные, с триторами на оральном крае, небные треугольные, сужающиеся вперед, с плотным слоем дентина над оральным краем

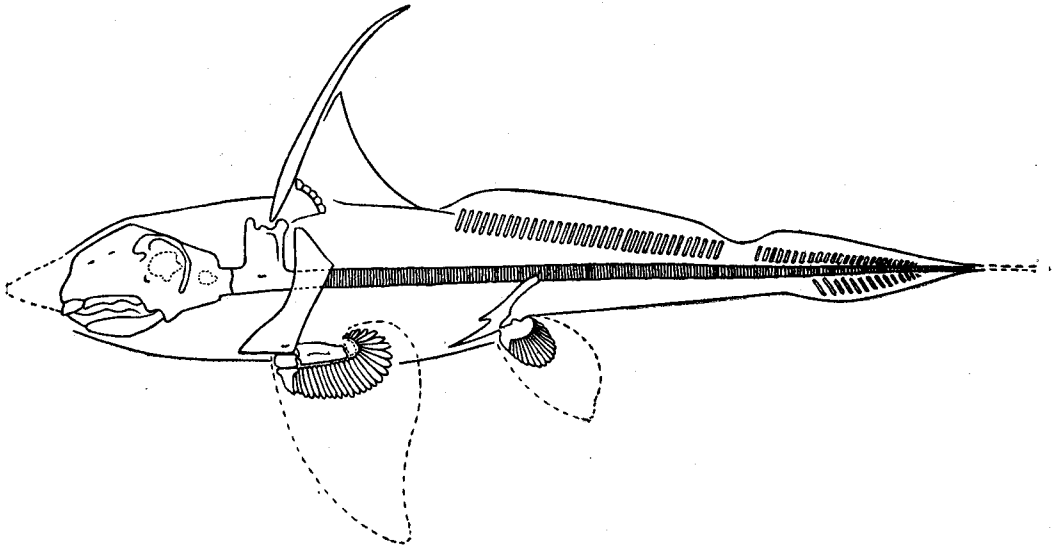


Рис. 45. *Ischyodus schuebleri* Quenstedt, реконструкция, $\times 0,1$; в. юра, Вюртемберг, З. Германия (Heimberg, 1949)

и четырьмя триторами. Дорзальный шип сжатый с боков, гладкий или продольно-полосатый, с двойным рядом зубчиков на заднем крае. Самцы с коротким загнутым головным шипом, несущим пучок зубчиков на конце (рис. 45, 46а, 47а; табл. III, фиг. 5). Около 20 видов. Ср. юра З. Сибири; ср. юра — в. мел Англии, Франции, Германии, Швейцарии; в. юра Русской платформы; мел Н. Зеландии.

Ganodus Agassiz, 1843. Тип рода — *G. oweni* Ag., 1843; ср. юра Англии. Мелкие формы. Задний край небной пластинки глубоко вырезан, наружный тритор узкий, длинный, продолжается по переднему и внутреннему краю рядом мелких триторов (рис. 47е). Один вид.

Pachymylus Woodward, 1892. Тип рода — *P. leedsii* Woodw., 1892; ср. юра Англии. Нижнечелюстные пластинки массивные, с хорошо развитым твердым слоем на наружной поверхности под оральным краем и с очень широкой симфизной фасеткой. Только один (средний) тритор в виде выдающейся шишки. Задний наружный тритор представлен несколькими мелкими пятнами. Небные пластинки мощные, с одним крупным выдающимся тритором. Один вид.

Brachymylus Woodward, 1892 (*Aletodus* Jaekel, 1901). Тип рода — *B. minor* Woodw., 1892; ср. — в. юра Англии. Нижнечелюстные пластинки короткие и высокие, сжатые с боков, симфизная фасетка узкая. Симфизный, средний и задний наружные триторы высокие и узкие, передний наружный отсутствует. Два вида. Ср. — в. юра Англии и Вюртемберга.

Edaphodon Buckland, 1838 (*Passalodon* Buckland, 1838; *Psittacodon* Agassiz, 1843; *Mylog-*

nathus Leidy, 1856; *Dipristis* Marsh, 1869; *Eumylodus* Leidy, 1873; *Bryactinus*, *Diphriassa* Cope, 1875). Тип рода — *E. bucklandi* Agassiz, 1843; эоцен Англии. Крупные и мелкие формы с очень массивными зубными пластинками. Нижнечелюстные пластинки с широкой симфизной фасеткой. Один передний тритор, иногда один меньший ниже его, иногда разделенный вдоль средний и два наружных. Сошниковые пластинки почти треугольные (сбоку), с рядом триторов вдоль орального края. Небные вытянуто-треугольные, с одним наружным и двумя внутренними триторами (рис. 46б, 47б). Много видов. Мел Поволжья; н. олигоцен В. склона Урала; мел — миоцен З. Европы; мел — эоцен С. Америки.

Leptomylus Cope, 1869. Тип рода — *L. densus* Cope, 1869; в. мел Нью Джерси, США. Нижнечелюстные зубные пластинки с режущим оральным краем и одним тритором. Три вида. В. мел США.

Isotaenia Cope, 1875. Тип рода — *I. neocassariensis* Cope, 1875; в. мел Нью Джерси, США. Небная пластинка, отличающаяся от *Edaphodon* отсутствием вогнутости на верхней стороне и наличием всего двух триторов. Один вид и экземпляр.

Elasmodus Egerton, 1843 (*Psaliodus* Egerton, 1843). Тип рода — *E. hunteri* Egert., 1843; эоцен Англии и Германии. Нижнечелюстные пластинки с узкой симфизной фасеткой, вертикально сжатые, с большим пластинчатым передним тритором и 1—2 маленькими на симфизе, наружный передний слит с большим средним, а задний разделен на несколько маленьких. Сошниковые пластинки широкие, с несколькими пла-

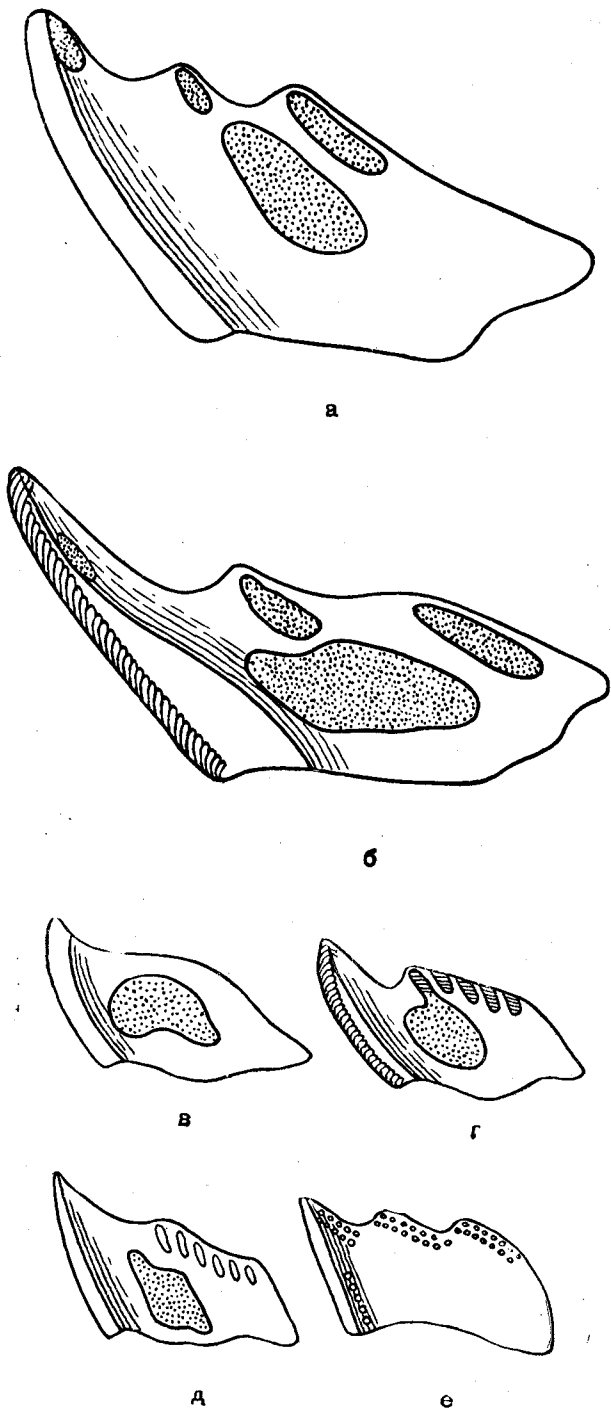


Рис. 46. Нижнечелюстные зубные пластинки химер снаружи
 а — *Ischyodus*; б — *Edaphodon*; в — *Callorhynchus*; г — *Elasmodus*; д — *Chimaera*; е — *Elasmodectes* (Woodward, 1891)

стинчатые триторами. Небные с четырьмя триторами, частью слившимися, наружный очень длинный, пластинчатый (рис. 46г, 47в). Два вида. В. мел Бельгии; эоцен Англии и Германии.
 ? *Ichthyriapus* Hibbard, 1942. Тип рода.—

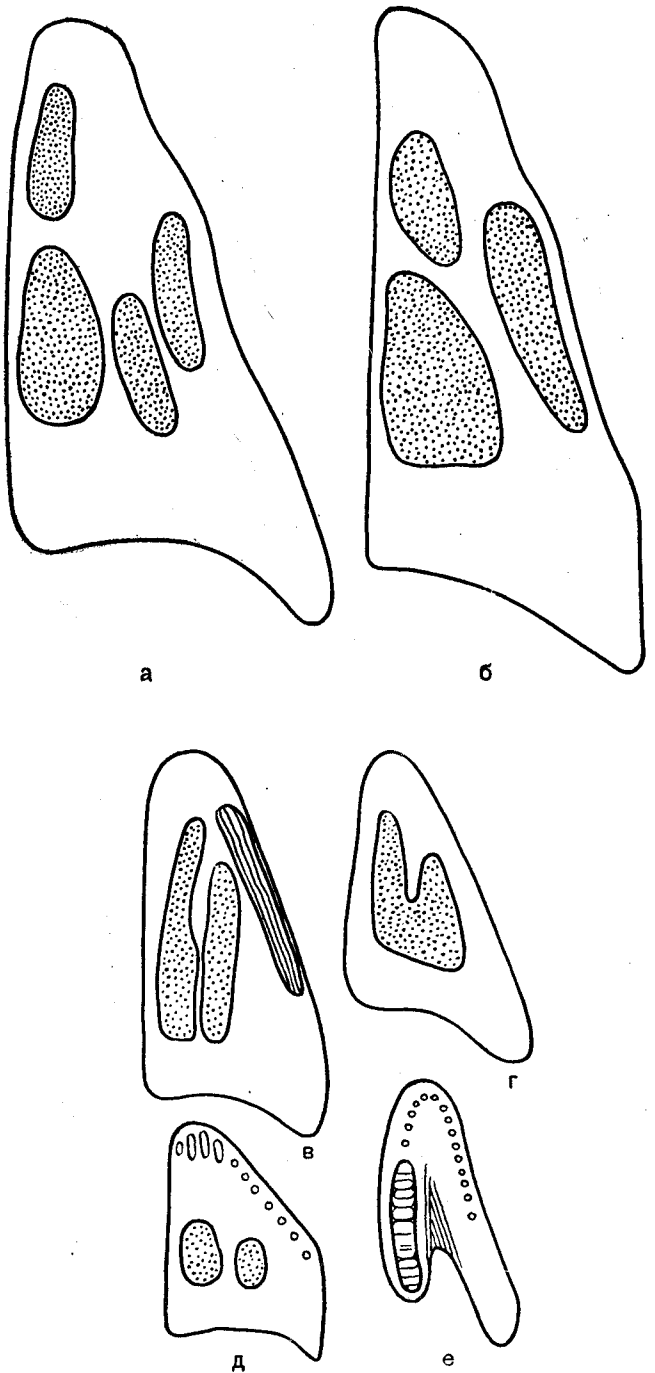


Рис. 47. Небные зубные пластинки химер
 а — *Ischyodus*; б — *Edaphodon*; в — *Elasmodus*; г — *Callorhynchus*; д — *Chimaera*; е — *Ganodus* (Woodward, 1891)

I. hubbsi Hibb., 1942; в. мел Канзаса, США. Большой головной шип ?, 15 см длиной, сигмовидно изогнутый, с шарнирными сочленениями на одном конце и посредине. Один вид и экземпляр.

СЕМЕЙСТВО CALLORHYNCHIDAE
GARMAN, 1901

Голова короткая, заостренная, рыло с гибким хоботом, с листовидным загнутым концом. Тело сжато с боков, хвост эпицеркный. Грудные плавники большие. Первый спинной короткий, с сильным подъемным шипом. Второй спинной короткий, анальный дальше назад, отдельный. Хорда без колец. Полушария мозга ближе к зрительным долям, чем к обонятельным, соединения тонкие. Птеригоподии простые, как бы свернутые в тонкую трубку. Боковая линия трубчатая. Озубление дробящее. Зубные пластинки с большими триторами. Яйцевые капсулы эллиптические, с широкой мембраной, покрытой радиальными бороздками, на границе передней трети сильные борозды. Ср. юра — ныне.

Callorhynchus Gronovius, 1754. Тип рода — *Chimaera callorhynchus* L., 1758; соврем., берега Ю. Америки. Сошниковые зубные пластинки в отличие от *Chimaera* без палочковидных триторов. Нижнечелюстные и небные с 1—2 триторами (рис. 46в, 47г). Пять соврем. видов. Южные моря. Зубные пластинки: в. мел Новой Зеландии; палеоген Аргентины; эоцен Англии. Яйцевые капсулы: ср. юра Вюртемберга; в. юра Якутии.

СЕМЕЙСТВО RHINOSCHIMAERIDAE GARMAN, 1901

Голова удлиненная, рыло сильно вытянуто, заострено. Грудные плавники большие. Первый спинной короткий, с подъемным сильным шипом. Второй спинной низкий. Анальный слит с хвостовым. Хвостовой сужается назад до нитевидного. Хорда окружена узкими хрящевыми кольцами, несегментирована. Полушария мозга отдалены от обонятельных и зрительных долей, с очень тонкими соединениями. Птеригоподии простые, тонкие, с крючковидным шипом. Самцы с лобным и предтазовым придатками. Яйцевые капсулы удлиненные, с широкой мембраной, покрытой параллельными поперечными бороздками, с роstralной трубкой. В. мел — ныне.

Rhinochimaera Garman, 1901. Тип рода — *R. pacifica* Garman, 1901; соврем., Тихий океан. Рыло сжато с боков, с почти прямым лбом. Озубление режущее. Зубные пластинки без триторов или углублений на режущих краях. Надосевая лопасть хвостового плавника вооружена шипами. Лобный придаток с коротким и прямым стеблем (рис. 3а). Один соврем. вид. Зубные пластинки: в. олигоцен Бельгии (*Amylodon* Storms, 1895). Яйцевые капсулы с длинной роstralной трубкой (табл. III, фиг. 3): н. мел С. Кавказа; в. мел. США; олигоцен Аляски (*Chimaerotheca* Brown, 1946).

Harriotta Good et Bean, 1894. Тип рода — *H. raleighana* G. et B., 1894; соврем., С. Атлан-

тика. Рыло удлиненное, несколько уплощенное лоб выпуклый. Надосевая лопасть умеренной высоты, без шипов. Лобный придаток с длинным изогнутым стеблем. Озубление дробящее. Зубные пластинки с многочисленными мелкими триторами и вырезками на режущих краях. Яйцевые капсулы с более короткой и широкой роstralной трубкой. Один соврем. вид.

СЕМЕЙСТВО CHIMAERIDAE
RAFINESQUE, 1815

(nom. corr. Bonaparte, 1831,
ex *Chimeria Rafinesque*, 1815)

Голова умеренно заострена, без хобота. Тело сжатое, утончающееся к хвосту. Грудные плавники очень большие, веерообразные. Первый спинной над грудными, короткий, с большим подъемным шипом на хрящевом основании. Второй спинной низкий, очень длинный. Анальный мал или слит с хвостовым. Хвостовой узкий, почти дифицеркный, бичевидный. Хорда окружена узкими хрящевыми кольцами. Мозг со сближенными обонятельными долями и полушариями. Птеригоподии трех-, реже двураздельные. Самцы с лобным и предтазовым эректильными придатками. Озубление режущее. Зубные пластинки с триторами на передних краях. Небные и сошниковые утолщенные, тесно сближенные по средней линии. Нижнечелюстные клювовидные, смыкающиеся в симфизе. Кожа голая или с шагреновыми зернышками на спине. Боковая линия — открытый канал, на голове открывается отверстиями. Яйцевые капсулы с очень узкой мембраной, без роstralной трубки. В. юра? — ныне.

? *Elasmodectes* Woodward, 1888. Тип рода — *Elasmognathus willetti* Newton, 1878, nom. gen. праеос.; н. мел (турон) Англии. Мелкие формы. Нижнечелюстные зубные пластинки не более 2,5 см длиной, вертикально сжатые, режущие, с узкой симфизной фасеткой. Передний тритор разделен на точечные триторы, средний отсутствует, наружные представлены краевыми рядами точечных триторов (рис. 46е). Два вида В. юра — н. мел Англии.

Chimaera Linnaeus, 1758 (*Hydrolagus* Gill, 1863; *Dipristis* Gervais, 1869). Тип рода — *C. monstrosa* L., 1758; соврем., С. Атлантика. До 1,2 м длиной. Рыло мягкое, не вытянутое. Рот нижний. Триторы палочковидные. Сенсорные каналы на голове с зигзагообразными отверстиями. Анальный плавник выражен или слит с хвостовым, или рудиментарен (рис. 1, 46д, 47д). Больше 10 соврем. видов: Атлантический и Тихий океаны. Зубные пластинки: третика 3. Европы, Австралии, Новой Зеландии, Явы.

ЛИТЕРАТУРА

- Балеева Н. С. 1927. Некоторые представители ископаемых рыб из русского карбона. Наук. зап. Днепропетр. науч.-досл. кат. геол., стр. 277—278.—1932. Деякі представники копалинних риб Російського карбону. Наук. зап. Дніпропетр. філії Геол. інст., стр. 65—69.
- Боголюбов Н. Н. 1912. Следы химер в московском портланде. Ежегодн. геол. минерал. России, т. 14, № 2, стр. 25—28.—1915а. Об ихтиодорулите *Polyrhizodus concavus* Trd. из Мячкова (Московской губ.). Там же, т. 16, вып. 7—8, стр. 192—197.—1915б. К характеристике *Paracymatodus reclinator* Trd. Там же, стр. 197—199.
- Вахрамеев В. А. и Пущаровский Ю. М. 1954. О геологической истории Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба в мезозойское время. В сб.: «Вопр. Геол. Азии», т. 1, стр. 588—628.
- Воронец Н. С. 1952. Первые находки яйцевых капсул химер в СССР. Докл. АН СССР, т. 84, № 3, стр. 587—589.
- Иванов А. П. 1910. Определитель ископаемых видов верхне- и среднекаменноугольных отложений Московской губернии. М.
- Иностранцев А. А. 1888. *Dactyiodus rossicus* sp. nov. Труды С.-Пб. о-ва естествоиспыт., т. 19, отд. геол. и минерал., стр. 1—18.
- Карпинский А. П. 1899. Об остатках едестид и о новом их роде *Helicoprion*. Зап. Импер. Акад. Наук (8), т. 7, стр. 1—67.—1903. О новых литературных и других данных, касающихся остатков *Helicoprion*. Зап. Минерал. об-ва (2), т. 40, проток., стр. 94.—1904. Присутствие остатков рода *Campodus* de Kop. в артинских отложениях России. Там же, т. 41, проток., стр. 32—37.—1911. Замечания о *Helicoprion* и о других едестидях. Изв. Импер. Акад. Наук (6), т. 5, стр. 1105—1122.—1915. К вопросу о природе спирального органа *Helicoprion*. Зап. Урал. об-ва любит. естеств., т. 35, стр. 117—145.—1916. О новом виде *Helicoprion* (*Helicoprion clerci* n. sp.). Предварительное сообщение. Изв. Импер. Акад. Наук (6), т. 10, стр. 701—702.—1924а. *Helicoprion ivanovi* n. sp. Изв. Росс. Акад. Наук (6), т. 16 (1922), стр. 369—378.—1924б. Замечания о зубных сегментах *Edestidae* и об их ориентировке. Там же, стр. 379—388.—1924в. *Helicoprion* (*Parahelicoprion* n. g.) *clerci*. Зап. Урал. об-ва любит. естеств., т. 39, стр. 1—10.—1928. О некоторых новых данных об остатках организмов, признаваемых проблематическими, о делаемых относительно их и других ископаемых выводах и о научной критике. Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва, т. 7 (1927), стр. 1—24.—1930. Об изучении проблематических объектов и явлений: исследование остатков *Helicoprion*. Докл. АН СССР, стр. 385—386.—1945. Собрание сочинений. Изд-во АН СССР, т. 1, стр. 184—342.
- Кротов Б. 1904. Рыбы пермских отложений России. Труды об-ва Естествоиспыт. Импер. Казанск. ун-та, т. 38, вып. 3 (1903), стр. 1—40.
- Лю Сянь-тин и Чжан Ми-мань. 1963. Первая находка хеликоприонид в Китае. *Vertebr. palasiatica*, v. 7, N 2, p. 123—131.
- Обручев Д. В. 1951. Новая находка *Edestus protopirata* Trautschold. Докл. АН СССР, т. 81, № 2, стр. 273—276.—1952. Происхождение и значение спирали *Helicoprion*. Там же, т. 87, № 2, стр. 277—280.—1953. Изучение едестид и работы А. П. Карпинского. Тр. Палеонтол. ин-та, т. 45, стр. 1—85.—1962. Подкласс *Holoccephali*. Цельноголовые. В кн.: «Биостратигр. палеозоя Саяно-Алтайской горной обл.», т. 3. Труды СНИИГГИМС, т. 21, стр. 213—215.
- Семенов П. П. и Меллер В. И. 1864. О верхних девонских пластах Средней России. Горн. ж., ч. 1, № 2, стр. 187—233.
- Голмачев И. П. 1924. Нижнекаменноугольная фауна Кузнецкого угленосного бассейна. Ч. I. Материалы общ. прикл. геол., вып. 25, стр. 1—320 + XII.
- Фредерикс Г. Н. 1912. Заметка о некоторых верхне-палеозойских окаменелостях из окрестностей г. Красноуфимска. Проток. Казанск. об-ва естествоиспыт. (1911), прил. № 269, стр. 1—8.—1915. Фауна верхне-палеозойской толщи окрестностей г. Красноуфимска. Труды Геол. ком-та (н. сер.), вып. 109, VIII + 117 стр.
- Хабарков А. В. 1939а. Класс *Pisces*. Рыбы. Атлас руков. форм ископ. фаун СССР, т. 6, Пермская сист., стр. 206—216.—1939б. Класс рыбы. *Pisces*. Там же, т. 5, средн. и верхн. отд. каменноуг. сист., стр. 148—155.—1941. Класс *Pisces*. Рыбы. Там же, т. 4, нижн. отд. каменноуг. сист., стр. 164—170.
- Чернышев Б. И. 1926. Ихтиодорулит *Erismanthus* из Донецкого бассейна. Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва, т. 5, ч. 2 (1925), стр. 103—105.
- Штукенберг А. 1905. Фауна верхне-каменноугольной толщи Самарской луки. Труды Геол. ком-та (н. сер.), вып. 23, XIV + 144 стр.
- Щуровский Г. Е. 1878. Экскурсии по губерниям Московской, Калужской и Ярославской. Изв. Импер. об-ва любит. естеств., антроп., этногр., т. 33, вып. 2, стр. 442—461.
- Agassiz L. 1838—1843. *Recherches sur les Poissons fossiles*. Neuchâtel, v. 3, pt. 2, p. 73—357. Ammon L. 1896. *Ueber neue Stücke von Ischyodus*. Ber. Naturwiss. Ver. Regensburg, 1894—1895, Bd. 5, S. 253—263.—1899. Ein

schönes Exemplar von *Ischyodus avitus*. Geogn. Jahresh., München, Bd. 11, S. 157—160.

Baird D. 1957. A *Physonemus* spine from the Pennsylvanian of West Virginia. J. Paleontol., v. 31, N 5, p. 1010—1018. Barkas T. P. 1868. On *Climaxodus*, or *Poecilodus*, a palatal tooth from the Low Main Coal-Shale, Northumberland. Geol. Mag (1), v. 5, p. 495—497.—1874. On the microscopical structure of fossil teeth from the Northumberland Coal Measures. Monthly Rev. Dental Surgery, v. 2, p. 297—300, 344—349, 386—393, 438—445, 482—488, 533—539.—1881. *Ctenoptychius*, or Kammplatten. Ann. Mag. Natur. Hist. (5), v. 8, p. 350—354. Beer G. R. de a. Moy-Thomas J. A. 1935. On the skull of *Holocephali*. Philos. Trans. Roy. Soc. London (B), v. 224, p. 287—312. Bessels E. 1869. Ueber fossile Selachier-Eier. Jahresber. Vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. 25, S. 152—155. Bock W. 1949. Triassic chimaeroid egg capsules from the Connecticut valley. J. Paleontol., v. 23, p. 515—517. Branson C. C. 1930. Paleontology and stratigraphy of the Phosphoria formation. Univ. Missouri Studies, v. 5, N 2, p. 1—66.—1935. A labyrinthodont from the Lower Gondwana of India, and a new *edestid* from the Permian of the Salt Range. Mem. Connecticut Acad. Arts Sci., v. 9, p. 19—26. Branson E. B. 1905. Notes on some Carboniferous coelodonts, with descriptions of seven new species. Contr. Walker Mus., v. 1, N 7, p. 89—102.—1916. The Lower Embar of Wyoming and its fauna. J. Geol., v. 24, p. 639—664. Brown R. W. 1946. Fossil egg capsules of chimaeroid fishes. J. Paleontol., v. 20, N 3, p. 261—266. Bryant W. L. and Johnson J. H. 1936. Upper Devonian fish from Colorado. Ibid., v. 10, N 7, p. 656—659. Buckland W. 1836. On the fossil beaks of four extinct species of fishes, referable to the genus *Chimaera*, that occur in the Oolitic and Cretaceous formations of England; with note by L. Agassiz. Proc. Geol. Soc. London, v. 2, p. 205—206.—1838. On the discovery of fossil fishes in the Bagshot sands at Goldworth Hill, 4 miles of Guildford. Ibid., p. 687—688.

Casier E. 1959. Contributions a l'étude des Poissons fossiles de la Belgique. XII. Sélaciens et Holocephales sinémuriens de la province de Luxembourg. Bull. Inst. Roy. Sci. natur. Belg., v. 35, N 8, p. 1—27. Chabakov A. 1927. Synopsis of the ichthyofauna of the Permian deposits of Russia. Mém. Soc. Russe Minéral., v. 56, N 1, p. 199—213. Chapman F. and Pritchard G. B. 1904. Fossil fish remains from the Tertiaries of Australasia, part 1. Proc. Roy. Soc. Victoria, v. 17, pt. 1, p. 267—297.—1907. Idem, part 2, Ibid., v. 20, pt. 1, p. 59—76. Cope E. D. 1869. Description of some extinct fishes previously unknown. Proc. Boston Natur. Hist. Soc., v. 12, p. 310—317.—1871a. Second addition to the history of the fishes of the Cretaceous of the United States. Proc. Amer. Philos. Soc., v. 11, p. 240—244.—1871b. Supplementary notice of a new chimaeroid from New Jersey. Ibid., p. 384.—1875. The Vertebrata of the Cretaceous formations of the West. Rep. U. S. Geol. Surv. Territ., v. 2, p. 1—303.

David L. R. 1944. A Permian shark from the Grand Canyon. J. Paleontol., v. 18, N 1, p. 90—93. Davies W. 1872. On the rostral prolongations of *Squaloraja polyspondyla* Ag. Geol. Mag. (1), v. 9, p. 145—150. Davis J. W. 1883. On the fossil fishes of the Carboniferous limestone series of Great Britain. Sci. Trans. Roy. Dublin Soc. (2), v. 1, pt. 25, p. 327—600.—1884. On some remains of fossil fishes from the Yoredale series at Leyburn in Wensleydale. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 40, p. 614—634.—1886. Notes on a collection of fossil fish-remains from the Mountain limestone of Derbyshire. Geol. Mag. (3), v. 3, N 4, p. 148—157. Dean B. 1897. On a new species of *Edestus*, *E. lecontei*, from Nevada. Trans. N. Y. Acad. Sci., v. 16, p. 61—69.—1904. In the matter of the Permian fish *Menaspis*. Amer. Geologist, v. 34, p. 49—53.—1906. Chimaeroid fishes and their development. Publ. Carnegie Inst. Washing-

ton, N 32, p. 1—195.—1909. Studies on fossil fishes (sharks, chimaeroids, and arthrodires). Mem. Amer. Mus. Natur. Hist., v. 9, pt. 5, p. 209—287. Demanet F. 1938. La faune de Couches de passage du Dinantien au Namurien dans le synclinorium de Dinant. Mém. Mus. Hist. natur. Belgique, N 84, p. 1—201.—1941. Faune et stratigraphie de l'étage Namurien de la Belgique. Ibid., N 97, p. 1—327.

Eaton C. R. 1896. Remarks on *Petalodus alleghaniensis* Leidy. J. Geol., v. 4, p. 174—176.—1902a. On *Campyloprion*, a new form of *Edestus*-like dentition. Geol. Mag. (4), v. 9, p. 148—152.—1902b. Notice of interesting new forms of Carboniferous fish remains. Amer. Naturalist, v. 36, N 431, p. 849—854.—1902c. On the genus *Peripristis* St.-John. Geol. Mag. (4), v. 9, p. 388—391.—1902d. Some Carboniferous cestracion and acanthodian sharks. Bull. Mus. Compar. Zool., v. 39, N 3, p. 55—99.—1903a. Carboniferous fishes from the central western States. Ibid., N 7, p. 163—226.—1903b. On the nature of *Edestus* and related forms. Mark annivers. vol., N. Y., p. 279—289.—1905. The literature of *Edestus*. Amer. Naturalist, v. 39, p. 405—409. Eaton T. H. 1962. Teeth of *edestid* sharks. Publ. Mus. Natur. Hist. Univ. Kansas, v. 12, N 8, p. 347—362. Egerton P. M. G. 1843a. On some new species of fossil chimaeroid fishes, with remarks on their general affinities. Ann. Mag. Natur. Hist., v. 12, p. 467—471; v. 14, p. 73.—1843b. Supplement to a memoir on the fossil species of *Chimaera*. Proc. Geol. Soc. London, v. 4, p. 211—212.—1847. On the nomenclature of the fossil chimaeroid fishes. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 3, p. 350—353.—1871. On a new chimaeroid fish (*Ischyodus orthorhinus*) from the Lias of Lyme Regis. Ibid., v. 27, p. 275—278.—1872. On *Prognathodus guentheri* Egerton, a new genus of fossil fish from the Lias of Lyme Regis. Ibid., v. 28, p. 233—237. Etheridge R. 1875. On some undescribed Carboniferous fossils. Geol. Mag. (2), v. 2, p. 241—245. Ewald J. 1848. Ueber *Menaspis*, eine neue fossile Fischgattung. Karsten's Arch. Mineral., Bd. 22, S. 655—657.

Fowler H. W. 1911. A description of the fossil fish remains of the Cretaceous, Eocene and Miocene formations of New Jersey. Bull. Geol. Surv. New Jersey, N 4, p. 1—192. Fraas E. 1910. Chimäridenreste aus dem oberen Lias von Holzmaden. Jahresh. Vereins Vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. 66, S. 55—63.

Garman S. 1904. The chimaeroids (*Chismopnea* Raf., 1815; *Holocephala* Müll., 1834), especially *Rhinochimaera* and its allies. Bull. Mus. Compar. Zool., v. 41, N 2, p. 243—272.—1911. The *Chismopnea* (chimaeroids). Mem. Mus. Compar. Zool., v. 40, N 3, p. 79—102. Gill T. 1905. An interesting Cretaceous chimaeroid egg-case. Science, v. 22, p. 601—602. Gurr P. R. 1962. A new fish fauna from the Woolwich bottom bed (Sparnacian) of Herne Bay, Kent. Proc. Geologists' Assoc., v. 73, N 4, p. 419—447.

Hancock A. and Atthey T. 1868. Notes on the remains of some reptiles and fishes from the shales of the Northumberland coalfield. Ann. Mag. Natur. Hist. (4), v. 1, N 5, p. 346—378.—1869. On the generic identity of *Climaxodus* and *Janassa*, two fossil fishes related to the rays. Ibid., v. 4, p. 322—329.—1870. On *Janassa bituminosa* Schlotheim, from the Marl-slate of Middelridge, Durham. Ibid., v. 5, p. 47—62.—1872. Descriptive notes on a nearly entire specimen of *Pleurodus rankinii*, on two new species of *Platysomus*, and a new *Amphicentrum*, with remarks on a few other fish-remains found in the Coal measures at Newsham. Ibid., v. 9, p. 249—262. Hasse J. 1884. Einige seltene paläontologische Funde. Palaeontogr., Bd. 31, S. 1—10. Hay O. P. 1907. A new genus and species of fossil shark related to *Edestus* Leidy. Science (n. s.) v. 26, p. 22—24.—1909. On the nature of *Edestus* and related genera, with descriptions of one new genus and three new species. Proc. U. S. Nat. Mus., v. 37, p. 43—61.—1912. On an important specimen of *Edestus*; with description of a new species, *Edestus mirus*. Ibid., v. 42, p. 31—38. Heim-

- berg G. 1949. Neue Fischfunde aus dem Weissen Jura von Württemberg. *Palaeontogr.*, Bd. 97A, N 1—3, S. 75—98.
- Hibbard C. W. 1942. A new chimaeroid fish from the Niobrara Cretaceous of Logan county, Kansas. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, v. 28, pt. 2, N 11, p. 237—240.
- Hwesi G. B. 1890. Observations on the pectoral fin-skeleton of the living batoid fishes, and of the extinct genus *Squaloraja*, with special reference to the affinities of the same. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 675—688.
- Hussakof L. 1912. The Cretaceous chimaeroids of North America. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, v. 31, p. 195—228.—1913. Descriptions of four new Palaeozoic fishes from North America. *Ibid.*, v. 32, p. 245—250.
- Jaekel O. 1898. Ueber die verschiedenen Rochentypen. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, S. 44—53.—1899. Ueber die Organisation der Petalodonten. *Z. Dtsch. geol. Ges.*, Bd. 51, N 2, S. 258—298.—1901. Ueber jurassische Zähne und Eier von Chimaeriden. *Neues Jahrb. Mineral.*, Beil.-Bd. 14, S. 540—564.
- Karpinsky A. 1899. Über die Reste von Edestiden und die neue Gattung *Helicoprion*. *Verhandl. Russ. mineral. Ges.* (2), Bd. 36, N 2, S. 361—475.—1912. On *Helicoprion* and other Edestidae. *Ibid.*, Bd. 49, S. 69—94.—1925. Sur une nouvelle trouvaille de restes de *Parahelicoprion* et sur relations de ce genre avec *Campodus*. *Livre jubilé*, Soc. géol. Belgique (1924), v. 1, fasc. 1, p. 127—137.
- Koken E. 1901. *Helicoprion* im Productus-Kalk der Saltrange. *Zbl. Mineral. Geol. Paläontol.*, S. 225—227.
- Koninck L. 1842—44. Description des animaux fossiles qui se trouve dans le terrain carbonifère de Belgique. Liège. IV + 716 p.—1878. Faune du calcaire carbonifère de la Belgique; première partie. *Ann. Mus. roy. Hist. natur. Belgique*, v. 2, p. 1—152.
- Lambe L. M. 1917. Report of the vertebrate palaeontologist. *Summ. Rep. Geol. Surv. Canada* (1916), p. 288—295.
- Larson E. R. and Scott J. B. 1955. *Helicoprion* from Elko county, Nevada. *J. Paleontol.*, v. 29, N 5, p. 918—919.
- Léman J.-P. 1952. Notes paléoichthyologiques. 2. L'origine des Bradyodontes. *Ann. Paléontol.*, v. 38, p. 59—67.
- Leidy J. 1856. Descriptions of some remains of fishes from the Carboniferous and Devonian formations of the United States. *J. Acad. Natur. Sci. Philadelphia* (2), v. 3, art. 13, p. 159—165.—1857. Descriptions of the remains of fishes from the Carboniferous limestone of Illinois and Missouri. *Trans. Amer. Philos. Soc.*, v. 11, p. 87—90.—1873. Contributions to the extinct vertebrate fauna of the Western territories. *First Ann. Rep. U. S. Geol. Surv. Territ.*, p. 1—358.
- Leriche M. 1906. Contribution à l'étude des Poissons fossiles du Nord de la France et des régions voisines. *Mém. Soc. géol. Nord*, v. 5, p. 1—430.—1948. Note sur les rapports entre la faune ichthyologique de l'argile à Septaria (Septarienton) du bassin de Mayence et celle de l'argile de Boom (Rupélien moyen) suivie d'observations nouvelles sur quelques-unes espèces communes aux deux faunes. *Bull. Soc. Belge Géol., Paléontol., Hydrol.*, v. 57, p. 176—185.—1951. Les Poissons tertiaires de la Belgique (supplément). *Mém. Inst. Sci. natur. Belgique*, v. 118, p. 473—600.
- Lohest M. 1885. Recherches sur les Poissons des terrains paléozoïques de Belgique. 1 partie. Poissons de l'ampélite alunifère, des genres *Campodus*, *Petrodus* et *Xystracanthus*. *Ann. Soc. Géol. Belgique*, v. 11, Mém., p. 295—325.
- Macey F. 1848. On some new fossil fish of the Carboniferous period. *Ann. Mag. Natur. Hist.* (2), v. 2, p. 1—10, 115—133.—1852. On the mode of succession of the teeth of *Cochliodus*. *Rep. Brit. Assoc. Advanc. Sci.*, 22 meet., p. 55.—1855. Description of the British Palaeozoic fossils in the Geological Museum of the University of Cambridge. *Cambridge*, p. 1—661.
- Marsch O. C. 1870. Notice of some new Tertiary and Cretaceous fishes. *Proc. Amer. Assoc. Advanc. Sci.*, 18 meet., p. 227—230.
- Meyer H. 1863. *Chimaera (Ganodus) avita* aus dem Lithographischen Schiefer von Eichstädt. *Palaeontographica*, Bd. 10, S. 87—95.
- Miller H. W. 1957. *Petalodus jewetti*, a new species of fossil bradyodont fish from Kansas. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, v. 60, p. 82—85.
- Miller H. W. and Mann R. J. 1958. *Petalodus* (bradyodont) from the Permian of Kansas and Oklahoma. *Ibid.*, v. 61, N 1, p. 97—103.
- Misun A. 1907. Ueber eine neue *Edestus*-Art aus den Karbon-Ab Lagerungen der Umgebungen von Kolomna. *Bull. Soc. Natur. Moscou* (n. s.), v. 21, N 4, p. 529—535.—1908. O novym gatunku *Edestusa*, znalezionym w wapieniu formacyi węgloty w okolicach m. Kolomna gub. Moskiewskiej. *Kosmos*, v. 33, N 11—12, p. 604—624.
- Morris J. and Roberts G. E. 1862. On the Carboniferous limestone of Oreton and Farlow, Clee Hills, Shropshire. *Quart. J. Geol. Soc. London*, v. 18, p. 94—106.
- Moy-Thomas J. A. 1933. Notes on the types of fossil fishes in the Leeds City Museum; I. Elasmobranchii. *Proc. Leeds Philos. Liter. Soc., Sci. sect.*, v. 2, pt. 10, p. 451—454.—1935. The structure and affinities of *Chondrenchelys problematica*. *Tr. Proc. Zool. Soc. London*, pt. 2, p. 391—403.—1936a. The structure and affinities of the fossil elasmobranch fishes from the Lower Carboniferous rocks of Glencartholm, Eskdale. *Ibid.*, pt. 3, p. 761—788.—1936b. On the structure and affinities of the Carboniferous cochlodont *Helodus simplex*. *Geol. Mag.*, v. 73, N 869, p. 488—503.—1937. On the Carboniferous fish, *Eucenturus paradoxus* Traquair. *Ibid.*, v. 74, N 874, p. 183—184.—1938. On the teeth of a new elasmobranch from the Calciferous Sandstone of Glencartholm, Eskdale, Dumfriesshire. *Ann. Mag. Natur. Hist.* (11), v. 2, p. 612—613.—1939. The early evolution and relationships of the elasmobranchs. *Biol. Reviews*, v. 14, N 1, p. 1—26.
- Müllerried F. K. G. 1945. El edestido *Helicoprion* encontrado por primera vez en Mexico, en el estado de Coahuila. *Cien. Mex.*, v. 6, p. 208—212.
- Münster G. 1841. Über eine neue Art *Myriacanthus* Ag. im oberen Jura-Kalk. *Beitr. Petrefact.-Kunde*, Bd. 3, S. 127—128.
- Newberry J. S. 1878. Description of new Palaeozoic fishes. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, v. 1, p. 188—192.—1888. On the structure and relations of *Edestus*, with a description of a gigantic new species. *Ibid.*, v. 4, N 3—4, p. 113—122.
- Newberry J. S. and Worthen A. H. 1866. Descriptions of new species of vertebrates, mainly from the Subcarboniferous Limestone and Coal Measures of Illinois. *Geol. Surv. Illinois*, v. 2, p. 9—134.—1870. Descriptions of fossil vertebrates. *Ibid.*, v. 4, p. 347—374.
- Newton E. T. 1876. On two chimaeroid jaws from the Lower Greensand of New Zealand. *Quart. J. Geol. Soc. London*, v. 32, p. 326—331.—1878. The chimaeroid fishes of the British Cretaceous strata. *Mem. geol. Surv. U. Kingdom*, N 4, p. 1—50.—1904. On the occurrence of *Edestus* in the Coal Measures of Britain. *Quart. J. Geol. Soc. London*, v. 60, N 237, p. 1—8.
- Nielsen E. 1932. Permo-Carboniferous fishes from East Greenland. *Medd. Grönland.*, v. 86, N 3, p. 1—63.—1952. On new or little known Edestidae from the Permian and Triassic of East Greenland. *Ibid.*, v. 144, N 5, p. 1—55.
- Owen R. 1867. On the mandible and mandibular teeth of cochlodonts. *Geol. Mag.*, v. 4, p. 59—63.
- Quenstedt F. 1856—1858. *Der Jura*. Tübingen, VI + 842 p.
- Reis O. M. 1895a. On the structure of the frontal spine and the rostral cartilages of *Squaloraja* and *Chimaera*. *Geol. Mag.* (4), v. 2, p. 385—391.—1895b. Ueber die Kopfstacheln bei *Menaspis armata* Ewald. München, S. 1—13.
- Riley H. 1833. On a fossil in the Bristol museum (*Squaloraia dolichognathus*) and discovered in the Lias at Lyme Regis. *Trans. Geol. Soc.*, v. 5, p. 83—88.
- Romanowsky H. 1864. Description de quelques restes de Poissons fossiles trouvés dans le calcaire Carbonifère du gouvernement de Toula. *Bull. Soc. Imper. Natur. Moscou*, v. 37, pt. 2, N 3, p. 157—170.
- Romer A. S. 1942. Notes on certain American Paleozoic fishes. *Amer. J. Sci.*, v. 240, N 3, p. 216—228.

- S t. J o h n O. 1902. Observations on *Edestus* and *Cochliodus*. Amer. Naturalist, v. 36, N 428, p. 658—659.
- S t. J o h n O. H. and W o r t h e n A. H. 1875. Descriptions of fossil fishes. Geol. Surv. Illinois, v. 6, p. 245—488.—1883. Descriptions of fossil fishes; a partial revision of the cochliodonts and psammodonts, including notices of miscellaneous material acquired from the Carboniferous formations of the United States. Ibid., v. 7, p. 55—264. S a u v a g e H. E. 1867. Catalogue des Poissons des formations secondaires du Boulonnais. Mem. Soc. Acad. Boulogne, v. 2, p. 53—152.—1896. Les *Ischyodus* des terrains Jurassiques supérieurs du Boulonnais. Bull. Soc. Géol. France (3), v. 24, p. 456—465. S e m e n o v P. and M ö l l e r V. 1864. Ueber die oberen devonischen Schichten des mittleren Russlands. Bull. Acad. Sci. St.-Petersb., v. 7, N 3, p. 227—264. S k e e l s M. A. 1962. Two new fishes from the Middle Devonian Silica formation, Lucas county, Ohio. J. Paleontol., v. 36, N 5, p. 1039—1046. S t e n s i ö E. 1961. Permian vertebrates. Geol. of the Arctic, Toronto, p. 231—247.
- T e i c h e r t C. 1940. *Helicoprion* in the Permian of Western Australia. J. Paleontol., v. 14, N 2, p. 140—149.—1943. Bradyodont sharks in the Permian of Western Australia. Amer. J. Sci., v. 241, p. 543—552. T h o m a s L. A. and M c C l u r e F. E. 1951. *Campodus variabilis* (Meek and Worthen) from the Virgilian series of Iowa. J. Paleontol., v. 25, p. 536. T r a q u a i r R. H. 1885. On a specimen of *Psephodus magnus* Agassiz, from the Carboniferous limestone of East Kilbride, Lanarkshire. Geol. Mag. (3), v. 2, p. 338—344.—1886. On *Harpacanthus*, a new genus of Carboniferous selachian spines. Ann. Mag. Natur. Hist. (5), v. 18, p. 493—496.—1888a. Notes on Carboniferous Selachii. Geol. Mag. (3), v. 5, N 2, p. 81—86.—1888b. Further notes on Carboniferous Selachii. Ibid., N 3, p. 101—104.—1905. Notes on the Lower Carboniferous fishes of eastern Fifeshire. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, v. 16, p. 80—86. T r a u t s c h o l d H. 1874a. Fischreste aus dem Devonischen des Gouvernements Tula. Nouv. Mém. Soc. Imper. Natur. Moscou, v. 13 (19), N. 4, p. 263—275.—1874b. Die Kalkbrüche von Mjatschkowa. Eine Monographie des oberen Bergkalks. Erste Hälfte. Ibid., p. 276—324.—1879. Die Kalkbrüche von Mjatschkowa (Schluss). Ibid., v. 14, N 1, p. 1—82.—1881. Ueber *Tomodus* Agassiz. Bull. Soc. Imper. Natur. Moscou, v. 55, N 1 (1880), p. 139—140.—1884. Ueber *Edestus* und einige andere Fischreste des Moskauer Bergkalks. Ibid., v. 58, N 3, p. 160—174.—1886. Ueber das Genus *Edestus*. Ibid., v. 61, N 3—4 (1885), p. 94—99.—1888. Ueber *Edestus protopirata* Trd. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 40, S. 750—753.—1890. Ueber *Antliodus* und andere Fischreste aus dem oberen russischen Bergkalk. Ibid., Bd. 41 S. 556—559.—1891. Ueber *Protopirata centrodon* Trd. Bull. Soc. Imper. Natur. Moscou (n. s.), v. 4 (1890), N 3, p. 317—321.
- W a g e n W. 1880. Salt-range fossils. Productus limestone fossils: Pisces. Palaeontol. Indica (13), v. 1, p. 9—20. Suppl., p. 73—81. W a r r e n P. S. 1948. Chimaeroid fossil egg capsules from Alberta. J. Paleontol., v. 22, N 5, p. 630—631. W e i g e l t J. 1930. Wichtige Fischreste aus dem Mansfelder Kupferschiefer. Leopoldina, Bd. 6, S. 601—624.
1939. Über den Körperumriss von *Janassa bituminosa* Schloth. Paläontol. Z., Bd. 21, S. 224—231. W e i g n e r S. 1938. Fauna piskowców z Gotonoga. Bull. Serv. géol. Pologne, v. 9, N 2, p. 57—58. W h e e l e r H. E. 1939. *Helicoprion* in the Anthracolithic (Late Paleozoic) of Nevada and California, and its stratigraphic significance. J. Paleontol., v. 13, N 1, p. 103—114. W h i t e a v e s J. F. 1881. Description of a new species of *Psammodus* (*P. bretonensis*) from Carboniferous rocks of the island of Cape Breton. Canad. Naturalist (2), v. 10, p. 36. W i l l i a m s J. S. and D u n k l e D. H. 1948. *Helicoprion*-like fossils in the Phosphoria formation. Bull. Geol. Soc. Amer., v. 59, N 12, p. 1362. W o o d w a r d A. S. 1886. On the anatomy and systematic position of the Liassic selachian, *Squaloraja polyspondyla* Agassiz. Proc. Zool. Soc. London, p. 527—538.—1887. Note on the lateral line of *Squaloraja*. Ibid., p. 481.—1889. On the Myriacanthidae, an extinct family of chimaeroid fishes. Ann. Mag. Natur. Hist. (6), v. 4, p. 275—280.—1892a. The skeleton of a chimaeroid fish (*Ischyodus*) from the Oxford clay of Christian Malford, Wiltshire. Ibid., v. 9, p. 94—96.—1892b. On some teeth of new chimaeroid fishes from the Oxford and Kimmeridge clays of England. Ibid., v. 10, p. 13—16.—1900. On a new species of *Deltoodus* from the Lower Carboniferous (Yoredale rocks) of Yorkshire. Ibid. (7), v. 5, p. 420—421.—1903. On the Carboniferous ichtyodorulite *Listracanthus*. Geol. Mag. (4), v. 10, N 473, p. 486—488.—1906. On a new chimaeroid fin-spine from the Portland stone. Proc. Dorset Natur. Hist. Field Club, v. 27, p. 181—182.—1906b. On a new specimen of the chimaeroid fish *Myriacanthus paradoxus* from the Lower Lias near Lyme Regis (Dorset). Quart. J. Geol. Soc. London, v. 62, p. 1—4.—1917. A new species of *Edestus*. Ibid., v. 72, pt. 1, p. 1—6.—1920. On the dentition of the Petalodont shark, *Climaxodus*. Ibid., v. 75, pt. 1, p. 1—6.—1921. Observations on some extinct elasmobranch fishes. Proc. Linn. Soc. London, sess. 133, p. 29—39. W o o d w a r d A. S. and W h i t e E. I. 1930. On some new chimaeroid fishes from Tertiary formations. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 6, p. 577—582. W o o d w a r d H. 1886. On a remarkable ichtyodorulite from the Carboniferous series, Gaskoynne, Western Australia. Geol. Mag. (3), N 1, p. 1—7.
- Y a b e H. 1903. On a Fusulina-limestone with *Helicoprion* in Japan. J. Geol. Soc. Tokyo, v. 10, N 113, p. 1—13.
- Y o u n g C. C. 1950. Notes on the first occurrence of the order Bradyodonti in China. Sci. Record, v. 3, N 2—4, p. 243—246.

См. также в общем списке по позвоночным: Брем А., 1939; Никольский А. М. 1902; Никольский Г. В. 1954; Павлова М. В. 1929; Паркер Т. Дж. и Гасвель В. А. 1908; Ромер А. III. 1939; Броули Ф. у. Schlosser M. 1923; Hay O. P. 1902, 1929; Jaekel O. 1911; Romer A. S. 1933, 1945; Woodward A. 1932; Zittel K. 1887—1890; в списке общем для рыб и бесчелюстных: Берг Л. С. 1940, 1955; Eastman C. R. 1917; Moy-Thomas J. A. 1939; Newberry J. S. 1889; Woodward A. S. 1889—1901. Pt. 2; в списке по Placodermi 3. Petalichthyida: Dollo L. 1907; örvig T. 1962; Westoll T. S. —1962.

ТАБЛИЦЫ I—VI
К ПОДКЛАССУ ELASMOBRANCHII

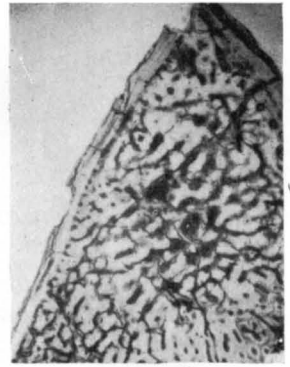
ТАБЛИЦА I

- Фиг. 1, 5. *Acrodus* sp., продольный шлиф зуба: 1 — $\times 3$; 5 — сильно увеличено; в. мел (сантон), Узбекская ССР
- Фиг. 2. *Physodon tertius* Winkler, продольный шлиф зуба, увеличено; эоцен, Украина
- Фиг. 3. *Cretoxyrhina denticulata* (Glückman), поперечный шлиф зуба, увеличено; в. мел (сеноман), окр. Саратова
- Фиг. 4. *Sphenodus stschurovskii* (Kirijapow), продольный шлиф зуба, $\times 3$; в. юра, Подмосковье
- Фиг. 6. *Otodus obliquus* Agassiz, поперечный шлиф зуба, сильно увеличено; ср. эоцен, Приаралье
- Фиг. 7, 8. *Otodus angustidens* (Agassiz), продольный шлиф зуба, сильно увеличено; в. эоцен (рыбная свита), Мангышлак
- Фиг. 9. *Myliobatis toliapicus* Agassiz, поперечный шлиф зуба, сильно увеличено; н. эоцен, Казахстан

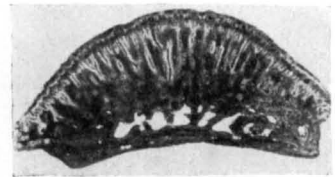
ТАБЛИЦА I



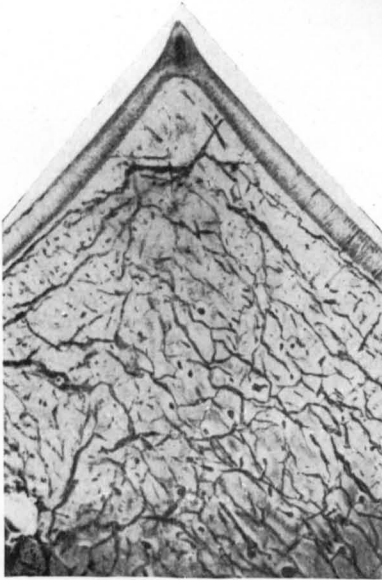
2



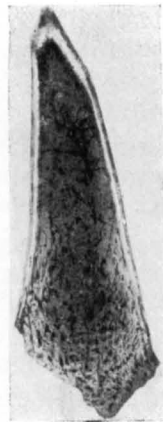
3



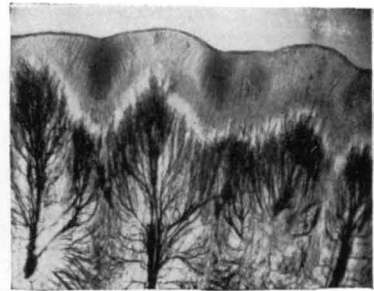
1



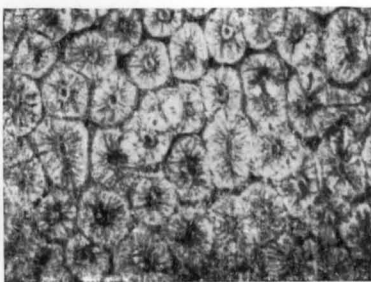
6



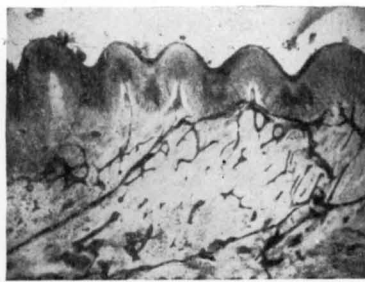
4



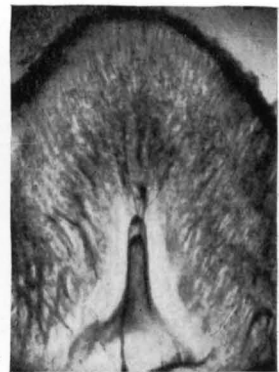
5



9



8



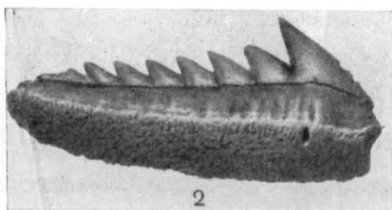
7

ТАБЛИЦА II

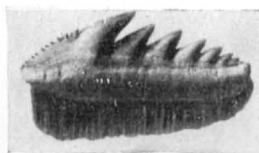
- Фиг. 1. *Polyacrodus grewingki* Dalinkevičius, зуб с лингвальной стороны, × 1; в. мел. (сеноман), окр. Саратова (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 2. *Notidanus serratissimus* Agassiz, зуб с лингвальной стороны, × 3; н. олигоцен (адаевская свита), Мангышлак (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 3. *Notidanus primigenius* Agassiz, зуб с лингвальной стороны, × 1; в. эоцен (рыбная свита), Мангышлак, (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 4. *Gyropleurodus canaliculatus* (Egerton), зуб с лабиальной стороны, × 4; в. мел. (сеноман), окр. Саратова (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 5, 6. *Parapalaebates* sp., зуб: 5 — сбоку; 6 — сверху; × 2; в. мел (сантон), окр. Ташкента (колл. В. Д. Принада)
- Фиг. 7 11. *Heterodontus* sp.: 7 — зуб средней серии верхней челюсти с лабиальной стороны, × 2; 11 — зуб с лингвальной стороны, × 5; соврем.
- Фиг. 8. *Myliobatis dixonii* Agassiz, зубная пластинка сверху, × 1; ср. эоцен (алайский ярус), Андрак, Фергана (колл. Р. Ф. Геккера)
- Фиг. 9, 13, 23, 24. *Rhinoptera daviesii* Woodward: 9 — боковой зуб сверху; 13 — боковой зуб снизу; 23 — зуб средней серии сверху; 24 — зуб средней серии снизу, × 4; ср. эоцен З. Казахстан, Мугуджар (колл. Л. В. Мироновой)
- Фиг. 10, 21, 22. *Rhinoptera studeri* (Agassiz): 10 — боковой зуб лабиально, × 3; 21, 22 — зубы средней серии лабиально, × 3; н. миоцен Кызыл-Кума (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 12, 16. *Echinorhinus priscus* Agassiz, зуб: 12 — с лабиальной стороны; 16 — с лингвальной стороны, × 3; н. олигоцен (адаевская свита), Мангышлак (колл. Л. С. Гликмана).
- Фиг. 14. *Myliobatis* cf. *toliapicus* Agassiz, отпечаток корней зубной пластинки, × 1; эоцен, Воронежская обл. (колл. А. А. Дубянского)
- Фиг. 15. *Aetobatis* sp., зуб с лингвальной стороны, × 1; в. эоцен, З. Казахстан (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 17. *Somniosus microcephalus* Bloch et Schneider, зуб с лабиальной стороны, × 3; соврем.
- Фиг. 18. *Squalus orpiensis* Winkler, зуб с лингвальной стороны, × 4; палеоцен (низы тык-бутацкой свиты), С.-З. Казахстан (колл. Р. А. Сегадина)
- Фиг. 19, 20. *Synechodus dispar* (Reuss), зуб: 19 — с лабиальной стороны, 20 — снизу, × 3; в. мел (сеноман), окр. Саратова (колл. Л. С. Гликмана)



1



2



3



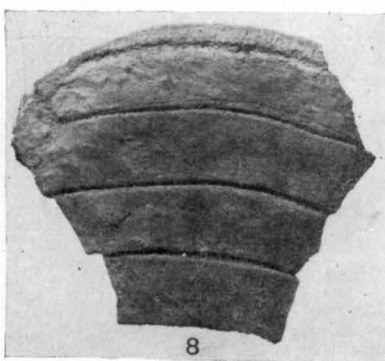
4



5



7



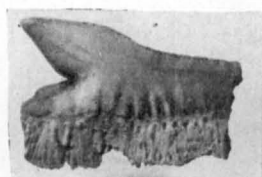
8



13



6



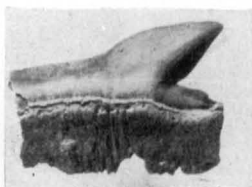
12



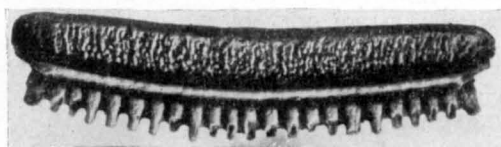
11



10



16



21



9



22



20



17



18



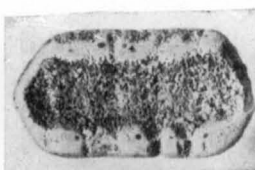
19



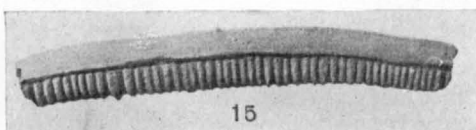
14



24



23



15

ТАБЛИЦА III

- Фиг. 1. *Pristis lathami* Galeotti, зуб сбоку, $\times 1$; ср. эоцен, Казахстан (колл. К. Л. Никифоровой)
- Фиг. 2. *Orectolobus japonicus* Regan, зуб с лингвальной стороны, $\times 3$; соврем.
- Фиг. 3. *Ginglymostoma thielense* Winkler, зуб с лингвальной стороны, $\times 3$; эоцен, Казахстан (колл. В. И. Самодурова)
- Фиг. 4,6. *Squatina melleri* Reuss, зуб: 4 — с лингвальной стороны; 6 — снизу, $\times 3$; в. мел (сеноман), окр. Саратова (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 5. *Synechodus dispar* (Reuss), зуб с лингвальной стороны, $\times 3$; в. мел (сеноман), окр. Саратова (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 7. *Scyliorhinus minutissimus* Winkler, зуб с лингвальной стороны, $\times 5$; ср. эоцен, С.-З. Казахстан (колл. Л. В. Мироновой)
- Фиг. 8. *Physodon secundus* Winkler, зуб с лингвальной стороны, $\times 3$; н. эоцен, Казахстан (колл. В. И. Самодурова)
- Фиг. 9. *Galeocerdo latus* Storms, зуб с лингвальной стороны, $\times 2$; ср. олигоцен (куюлусская свита), Мангышлак (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 10—12. *Stenacanthus occidentalis* (Leidy), зуб: 10 — с лабиальной стороны; 11 — снизу; 12 — сверху, $\times 2$; ср. карбон, Мячково под Москвой (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 13. *Ptychodus latissimus* Agassiz, зуб сверху, $\times 1$; в. мел (сеноман), окр. Саратова (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 14. *Hybodus* sp., зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; в. мел (сеноман), окр. Саратова (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 15. *Acrodus giedroyci* Dalinkevičius, зуб с лабиальной стороны, $\times 1$; в. мел (сеноман), окр. Саратова (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 16, 17. *Sphenodus stschurowskii* (Киргизанов), зуб: 16 — с лабиальной стороны; 17 — с лингвальной стороны, $\times 3$; в. юра, Подмосковье (колл. А. В. Хабакова)
- Фиг. 18. *Otodus turgidus* (Agassiz), зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; ср. олигоцен (куюлусская свита), Мангышлак (колл. А. С. Столярова)
- Фиг. 19. *Palaeocarcharodon orientalis* (Sinzow), зуб сбоку, $\times 1$; палеоцен (н. саратовские слои), окр. Камышина (колл. И. Ф. Синцова)
- Фиг. 20. *Gyropleurodus canaliculatus* Egerton, зуб с лингвальной стороны, $\times 4$; в. мел (сеноман), окр. Саратова (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 21. *Otodus auriculatus* (Blainville), зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; ср. эоцен, Казахстан (колл. В. И. Самодурова)
- Фиг. 22. *Stenacanthus* sp., зуб с лабиальной стороны, $\times 1$; пермь, басс. р. Волги (колл. А. В. Хабакова)
- Фиг. 23. *Onchosaurus* sp., ростральный зуб сбоку, $\times 2$; в. мел (сантон), окр. Ташкента (колл. В. Д. Принада)



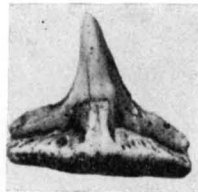
1



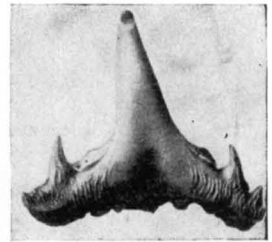
2



3



4



5



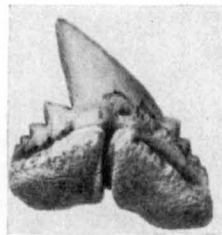
6



7



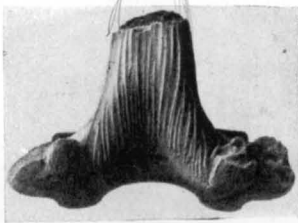
8



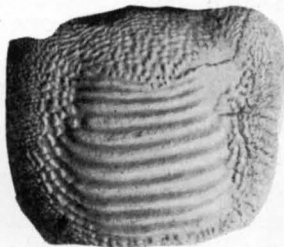
9



14



10



13



11



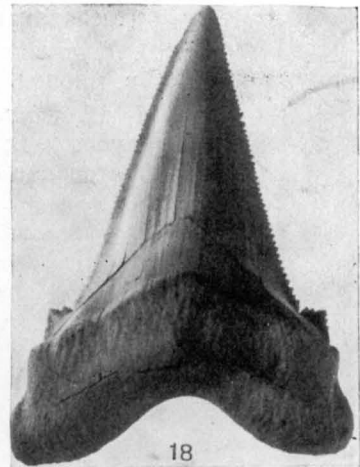
23



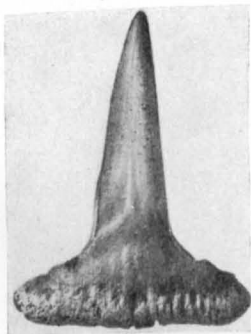
12



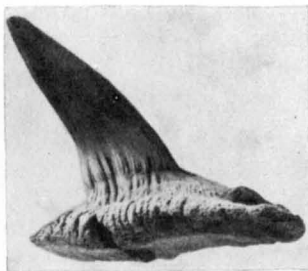
15



18



16



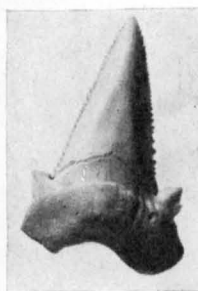
17



19



20



21



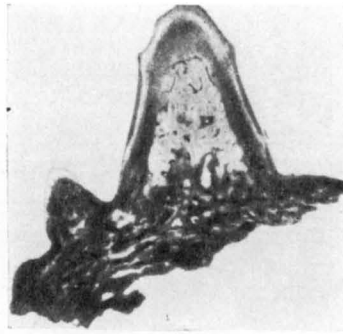
22

ТАБЛИЦА IV

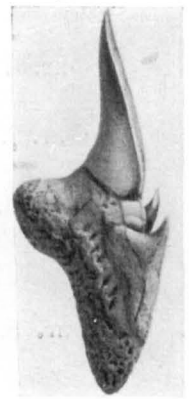
- Фиг. 1, 2, 3. *Paraorthacodus recurvus* (Trautschold), зуб: 1 — сверху; 2 — снизу; 3 — продольный шлиф, $\times 3$; в. мел (сеноман), окр. Саратова (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 4, 8. *Odontaspis macrorhiza* (Cope), зуб: 4 — сбоку, $\times 2$; 8 — с лингвальной стороны, $\times 1$; в. мел (сеноман), окр. Саратова (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 5. *Striatolamia rossica* (Jaekel), зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; н. олигоцен (адаевская свита), Мангышлак (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 6. *Pseudoisurus tomosus* Glückman, зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; в. мел (сеноман), окр. Саратова (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 7. *Striatolamia macrota* (Agassiz), зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; ср. эоцен, Казахстан (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 9. *Otodus obliquus* Agassiz, зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; ср. эоцен (тассаранская свита), Приаралье (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 10. *Megaelachus megalodon* (Agassiz), зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; в. миоцен, дно Тихого океана (колл. Г. М. Беляева)
- Фиг. 11, 12. *Palaeocarcharodon orientalis* (Sinzow): 11 — продольный шлиф зуба, $\times 3$; 12 — зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; палеоцен (н. саратовские слои), окр. Камышина (колл. И. Ф. Синцова)



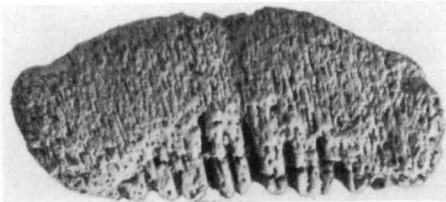
1



3



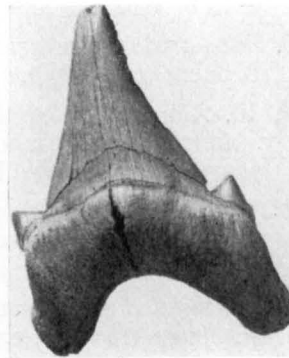
4



2



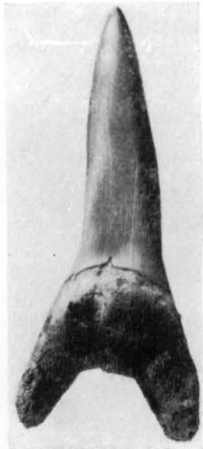
6



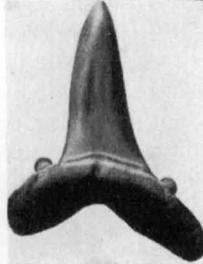
9



8



5



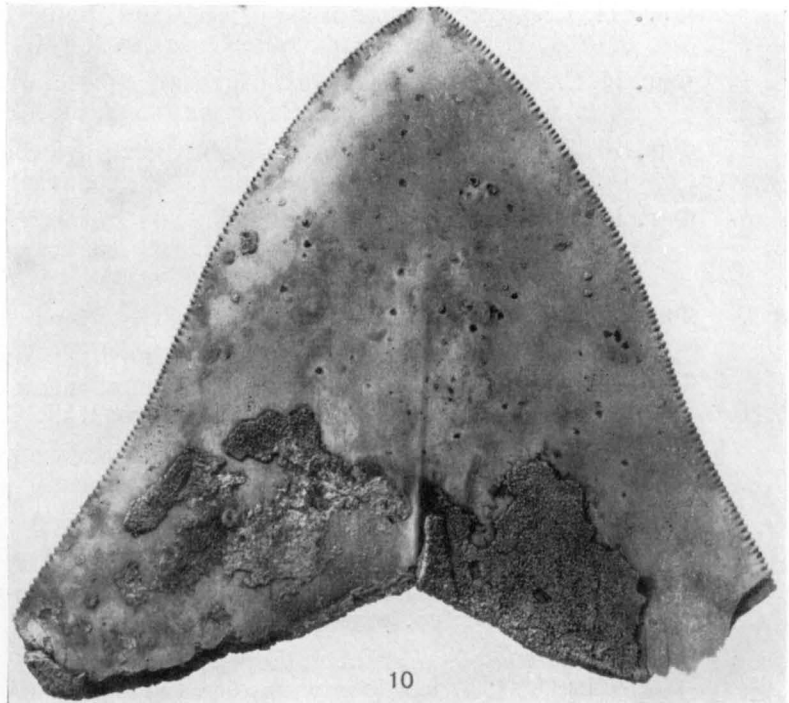
7



12



11



10

ТАБЛИЦА V

- Фиг. 1. *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; голоцен, дно Тихого океана (колл. Г. М. Беляева)
- Фиг. 2. *Macrorhizodus americanus* (Leriche), зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; в. эоцен (рыбная свита), Мангышлак (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 3, 4, 26. *Xyphodolamia eocaena* (Woodward): 3 — боковой зуб с лингвальной стороны, $\times 2$; 4 — передний зуб с лабиальной стороны, $\times 1$; 26 — передний зуб сбоку, $\times 1$; ср. эоцен, басс. р. Эмбы (колл. В. В. Меннера)
- Фиг. 5. *Cosmopolitodus hastalis* (Agassiz), зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; ср. миоцен (основание тарханского горизонта), Устюрт (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 6, 7. *Cosmopolitodus trigonodon* (Agassiz), зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; в. миоцен, дно Тихого океана (колл. Г. М. Беляева)
- Фиг. 8. *Carcharodon carcharias* (Linnaeus), зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; голоцен, дно Тихого океана (колл. Г. М. Беляева)
- Фиг. 9, 10. *Alopias latidens* Leriche, зуб: 9 — с лабиальной стороны; 10 — с лингвальной стороны, $\times 1$; ср. олигоцен (куюлусская свита), Мангышлак (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 11. *Palaeohypotodus rutoti* (Winkler), зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; палеоцен (н. саратовские слои), окр. Камышина (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 12. *Jaekelotodus trigonalis* (Jaekel), зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; ср. эоцен (тассаранская свита), Приаралье (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 13. *Paraisurus macrorhiza* (Pictet et Campiche), зуб сбоку, $\times 1$; в. мел (альб), Вологодская обл. (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 14. *Cretoxyrhina denticulata* (Glückman), зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; в. мел (сеноман), окр. Саратова (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 15. *Cretolamna appendiculata* (Agassiz), зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; в. мел (сеноман), окр. Саратова (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 16. *Scapanorhynchus raphiodon* (Agassiz), зуб сбоку, $\times 2$; в. мел (сантон), Узбекская ССР (колл. В. Д. Принада)
- Фиг. 17, 19, 21. *Anacorax kaupi* (Agassiz), зуб: 17, 21 — с лингвальной стороны, $\times 1$; $\times 2$; 19 — продольный шлиф, $\times 3$; в. мел (сантон), Узбекская ССР (колл. В. Д. Принада)
- Фиг. 18, 20. *Palaeocorax falcatus* (Agassiz), зубы с лингвальной стороны, $\times 3$, $\times 1$; в. мел (сеноман), окр. Саратова (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 22. *Notidanus loozi* Vincent, зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; в. мел (датский ярус), Саратовская обл. (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 23. *Hybodus (Meristodon) sp.*, зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; в. мел (сантон), Ср. Азия (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 24. *Cretolamna appendiculata* (Agassiz), боковой зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; в. мел (сеноман), окр. Саратова (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 25. *Xyphodolamia eocaena* (Woodward), искусственно соединенные зубы снизу, $\times 1$; ср. эоцен, басс. р. Эмбы
- Фиг. 27. *Odontaspis macrorhiza* (Cope), симфизный зуб с лингвальной стороны, $\times 1$; в. мел (сеноман), окр. Саратова (колл. Л. С. Гликмана)

ТАБЛИЦА V

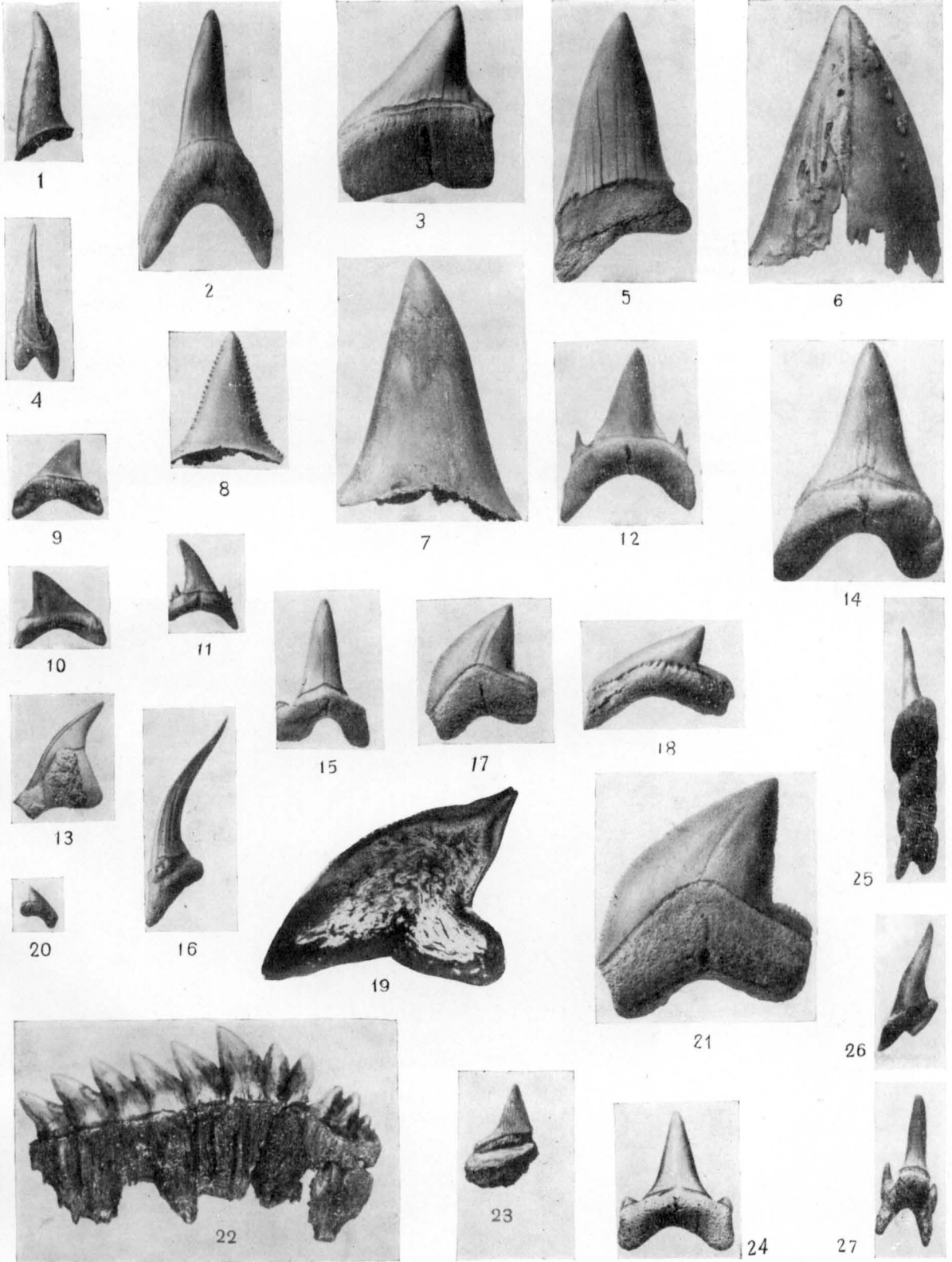
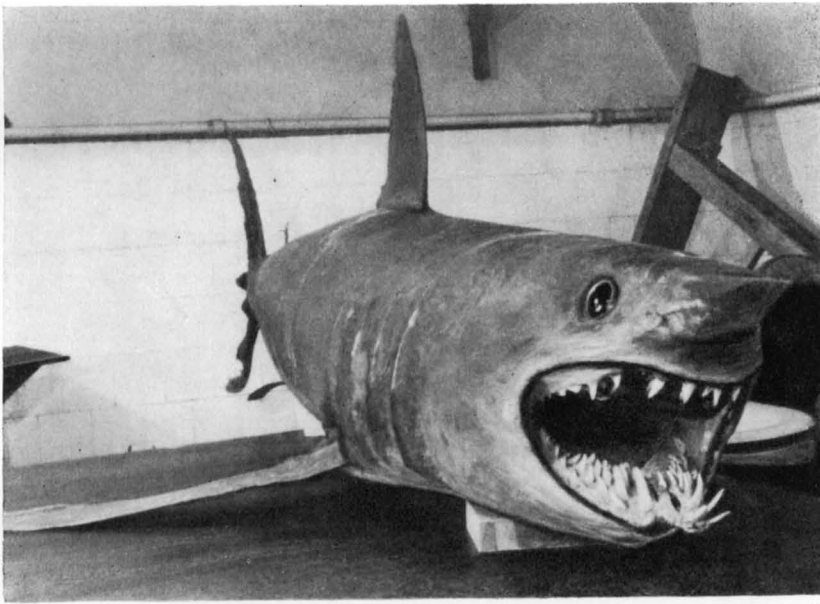


ТАБЛИЦА VI

- Фиг. 1, 2. *Lamiostoma belyaevi* Glückman: 1 — общий вид; 2 — пасть, сильно уменьшено
- Фиг. 3. *Parapalaebates* sp., зуб сверху, $\times 3$; в. мел (сантон), Ср. Азия, Байбулат (колл. В. С. Бажанова)
- Фиг. 4. *Pristis lathamii* Galeotti, роstralный зуб, $\times 1$; ср. эоцен (алайский ярус), Фергана, Андрак (колл. Р. Ф. Геккера)
- Фиг. 5. *Myliobatis* sp., плавниковый шип, $\times 1$; олигоцен (адаевская свита), Мангышлак (колл. Л. С. Гликмана)
- Фиг. 6. *Isistius triturratus* Winkler, зуб, $\times 3$; ср. эоцен, С. Приаралье (колл. Л. С. Гликмана)



1



2



3



6



4



5

ТАБЛИЦЫ I—IV
К ПОДКЛАССУ HOLOCEPHALI

ТАБЛИЦА I

- Фиг. 1. *Lagarodus angustus* Romanovsky: *a* — поверхность зуба, $\times 8$; *b* — зуб сверху; *v* — сбоку, $\times 2$; ср. карбон, мячковский гор., Мячково под Москвой (Иванова, 1958)
- Фиг. 2. *Polyrhizodus concavus* Trautschold, зуб с лабиальной стороны, нат. вел.; ср. карбон, Мячково под Москвой (Иванова, 1958)
- Фиг. 3. *Petalodus* sp., зуб с лингвальной стороны, нат. вел.; ср. карбон, мячковский гор., р. Северная Двина (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 4. *Solenodus* sp., зубная пластинка: *a* — сверху; *b* — снизу, *v* — сзади, $\times 2$; ср. карбон (мячковский гор.), Мячково под Москвой (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 5. *Agassizodus uralicus* Obrychev, боковой зуб сверху, $\times 2$; в. карбон (оренбургский ярус), р. Урал (Обручев, 1953)
- Фиг. 6. *Campodus* sp., боковой зуб, $\times 4,5$; н. пермь (артинский ярус), р. Сылва, Урал (Обручев, 1953)
- Фиг. 7—9. *Petrodus barbotanus* Romanovsky, плакоидные бляшки, $\times 2$: 7 — сбоку; 8 — сверху; 9*a* — сверху; 9*b* — сбоку; ср. карбон (мячковский гор.), Мячково под Москвой (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 10. *Lophodus marginalis* Romanovsky, передний зуб, $\times 2$: 10*a* — сзади; 10*b* — сбоку; ср. карбон (подольский гор.), р. Онега (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 11. *Oracanthus milleri* Agassiz, боковой головной шип: 11*a* — сверху, $\times 0,5$; 11*b* — снизу, нат. вел.; н. карбон (турнейский ярус), р. Томь, Кузбасс (Обручев, 1962)

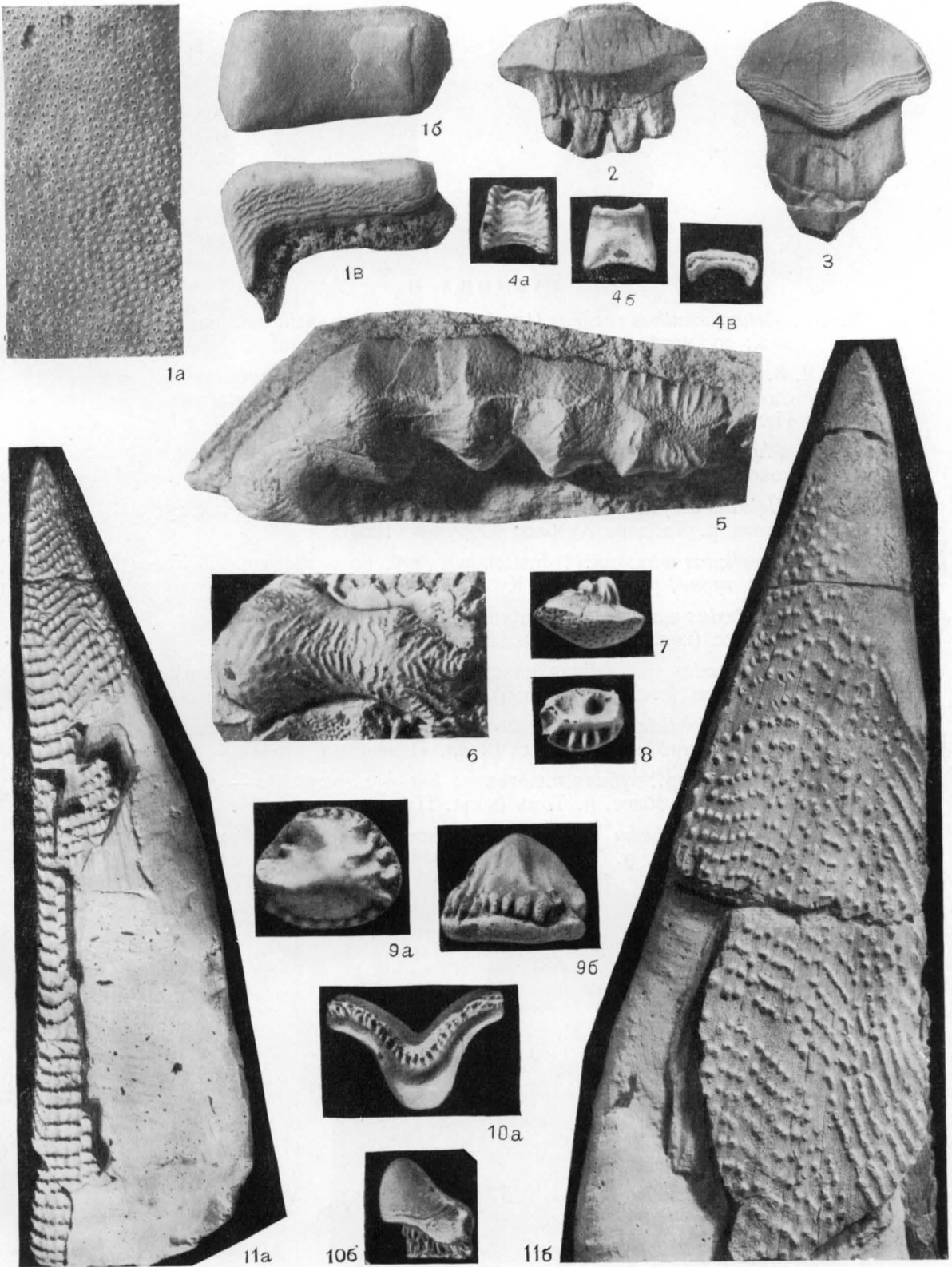


ТАБЛИЦА II

- Фиг. 1. *Metaxyacanthus rossicus* (Inostranzefi), дорзальный шип справа, нат. вел.; ср. карбон, р. Ока (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 2, 3. *Petalorhynchus* sp.: 2 — серия зубов; 3 — один зуб с лабиальной стороны, $\times 2$; визе (стешевские слои), р. Волга близ Филатова (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 4. *Physonemus* sp., дорзальный шип слева, нат. вел.; ср. карбон (мячковский гор.), Мячково под Москвой (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 5. *Helodus derjawni* Tolmatchow, зуб: 5a — сзади; 5б — сверху; $\times 3$; турне, р. Тайдон, Кузбасс (Обручев, 1962)
- Фиг. 6. *Psephodus semenovi* (Tolmatchow), зуб: 6a — сверху; 6б — сзади, $\times 3$; турне, р. Кондома, Кузбасс (Обручев, 1962)
- Фиг. 7. *Psephodus semenovi* (Tolmatchow), зуб сверху, $\times 2$; турне, р. Томь, Кузбасс (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 8. *Psammodus* sp., зубная пластинка: 8a — сбоку; 8б — сверху, нат. вел.; визе (стешевские слои), Серпухов (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 9. *Pseudodontichthys* sp., ядро верхнечелюстной зубной пластинки, $\times 2$; н. карбон, Караганда (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 10. *Deltodus* sp., зубная пластинка: 10a — сверху; 10б — сбоку, $\times 2$; в. турне, Кузбасс, р. Томь (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 11. *Deltodus concha* Trautschold, зубная пластинка сверху, $\times 2$; н. визе, Кузбасс, р. Томь (Обручев, 1962)

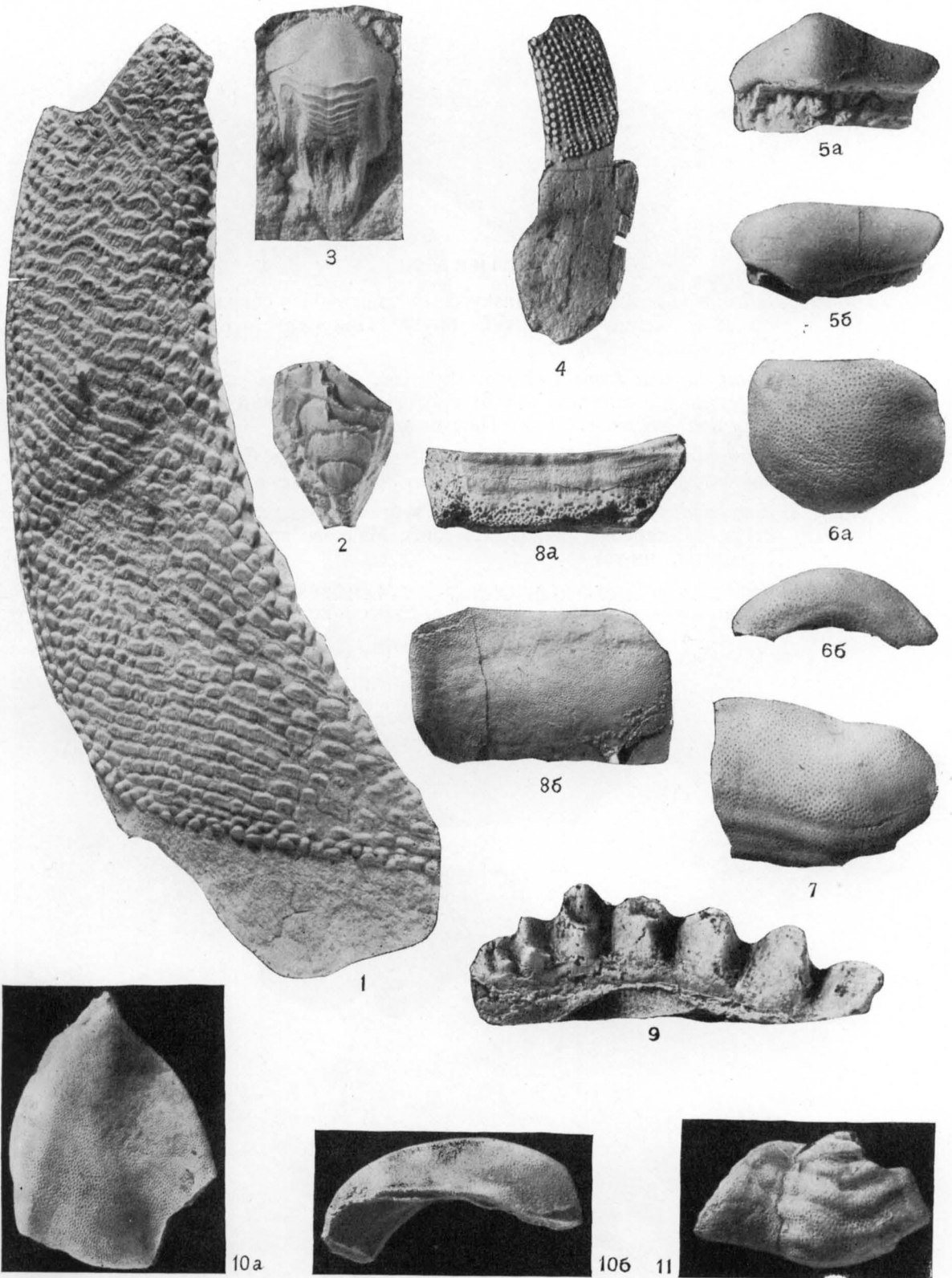


ТАБЛИЦА III

- Фиг. 1. *Helicoprion bessonowi* Karpinsky, симфизная зубная спираль, лектотип, $\times 0,3$; н. пермь (артинский ярус), Приуралье, Красноуфимск (Карпинский, 1899)
- Фиг. 2. *Campyloprion ivanovi* (Karpinsky), два фрагмента симфизной зубной спирали, топотип, $\times 0,5$; в. карбон (гжельский ярус), Русавкино под Москвой (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 3. *Rhinochimaera* sp.; яйцевая капсула, $\times 0,5$; в. мел, С. Кавказ (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 4. *Sandalodus minor* (Trautschold), зуб: 4a — сверху; 4б — сзади, $\times 1,5$; ср. карбон (мячковский гор.), Мячково под Москвой (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 5. *Ischyodus* sp., правая нижнечелюстная зубная пластинка с лингвальной стороны, $\times 2$; ср.? юра, р. Енисей (колл. Палеонтол. ин-та)

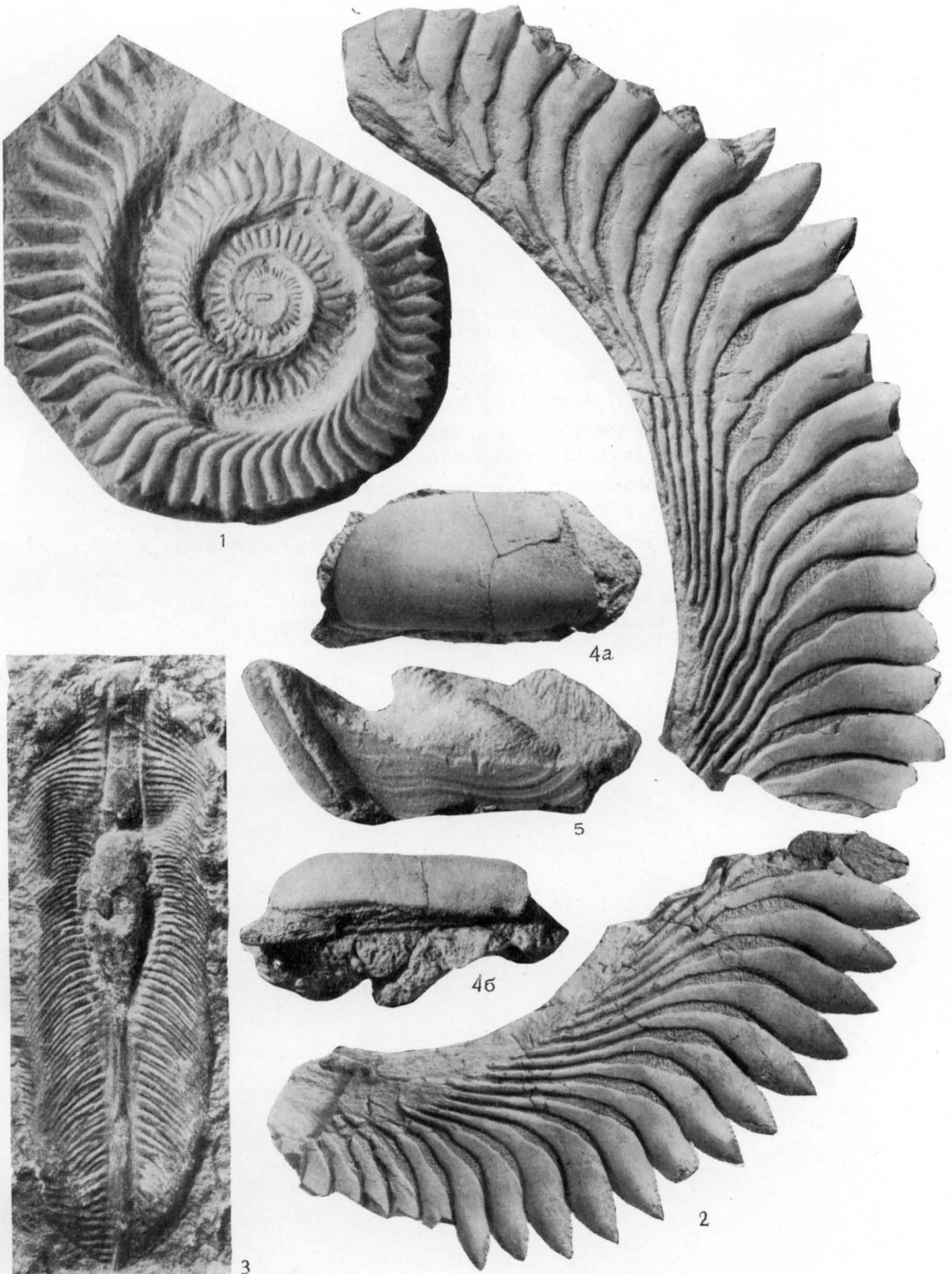
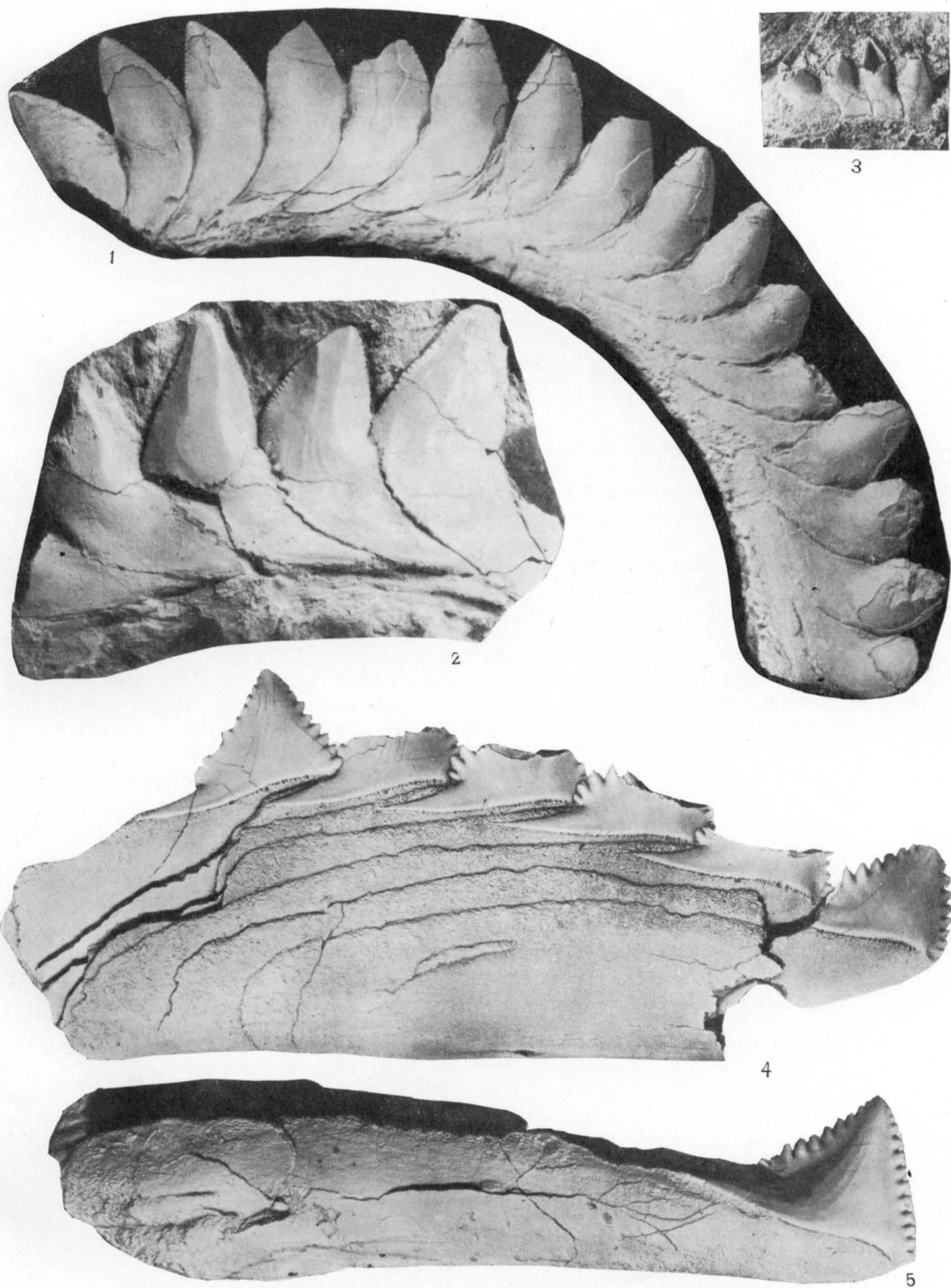


ТАБЛИЦА IV

- Фиг. 1. *Helicampodus egloni* Obruchev, часть симфизной зубной спирали, $\times 0,8$; н. триас, Армения, Джульфа (Обручев, 1965)
- Фиг. 2. *Helicampodus kokeni* Branson, фрагмент зубной спирали, нат. вел.; в. пермь (чидру), Соляной Кряж (Branson, 1935)
- Фиг. 3. *Syrtomodus abbreviatus* Obruchev, четыре зуба симфизного ряда, нат. вел.; в. пермь, р. Эчий, басс. р. Яны, Якутия (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 4. *Protopirata protopirata* (Trautschold), симфизный зубной ряд, $\times 0,75$; ср. карбон (мячковский гор.), р. Ока, Акишино (Обручев, 1953)
- Фиг. 5. *Protopirata karpinskyi* (Missuna), отдельный симфизный зуб с жолобом вдоль верхнего края, нат. вел.; ср. карбон, р. Ока, Коломна (Обручев, 1953)



КЛАСС OSTEICHTHYES. КОСТНЫЕ РЫБЫ

Внутренний скелет может быть хрящевой, но никогда не обызвествленный, обычно же более или менее окостеневший. Всегда есть кожные кости. Чешуи ромбические или округлые, ганоидные, космоидные и костные (циклоидные, ктеноидные) или кожа голая. Череп гиостилический или голостилический. Жаберные щели покрыты крышкой, поддерживаемой, как правило, скелетом из ряда костей (operculum, suboperculum, radii branchiostegi, у Holostei и Teleostei также interoperculum). Жаберные перегородки редуцированы. Боковая линия проходит внутри ряда чешуй. Как правило, есть плавательный пузырь или легкое. Есть крупные отолиты. В кишечнике спиральный клапан есть

у низших групп, отсутствует у большинства Teleostei. Артериальный конус отсутствует только у Teleostei. Никогда не бывает совокупительных птеригоподиев у самцов, осеменение обычно внешнее, икра мелкая. Плавники поддерживаются костными лучами (лепидотрихиями, производными чешуй), кроме двоякодышащих, у которых имеются роговые лучи (камптотрихии), частью окостеневшие. В ископаемом состоянии встречаются обычно в виде скелетов или отпечатков, группы с мало развитыми окостенениями — в виде разрозненных костей и зубов. Н. девон — ныне. Два подкласса: Sarcopterygii и Actinopterygii.

ПОДКЛАСС SARCOPTERYGII

Э. И. Воробьева и Д. В. Обручев

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Есть внутренние ноздри, разнозначные у *Dipnoi* и *Crossopterygii* (у *Coelacanthida* отсутствуют). Верхнечелюстная дуга прикрепляется к черепной коробке самостоятельно и при помощи *hyomandibulare* (амфистилия) или сливается с ней (аутостилия). Есть *squamosum* и соответствующий ему югальный чувствительный канал. Обычно хорошо развитые гулярные пластинки, лучи жаберной крышки (бранхиостегальные пластинки) сравнительно немногочисленные. Хорда сохраняется. Тела позвонков встречаются редко, в виде амфицельных дисков или колец. Парные плавники с мясистой лопастью, отороченной кожными лучами, монобазальные, нередко с сегментированной осью, к которой с обеих сторон причленяются радиалии (бисериальный архиптеригий). Два спинных плавника. Базальные радиалии в непарных плавниках могут сливаться в пластинки (у *Crossopterygii*). Хвост гетероцеркный или дифицеркный. Чешуя космоидная. У некоторых древних (*Crossopterygii*, отр. *Rhipidistia*) и ныне живущих (*Dipnoi*) легочное дыхание. Есть клоака. Н. девон — ныне. Два надотряда: *Crossopterygii* и *Dipnoi*.

История изучения

Название *Sarcopterygii* предложил А. Ш. Ромер (Romer, 1955) для объединения кистеперых (*Crossopterygii*) и двоякодышащих (*Dipnoi*) на основе присутствия покрытой чешуей мясистой лопасти в парных плавниках, построенных по типу архиптеригия. Первая попытка объединения этих рыб была сделана еще Т. Гексли (Нух-

леу, 1861), установившим группу *Crossopterygii* для ископаемых кистеперых (*Rhipidistia* и *Actinistia*), нынеживущих многоперов и двоякодышащих (*Haplistia*). Но после работ Э. Гудрича (Goodrich, 1907—1928) многоперов (*Polypterus*, *Calamoichthys*) стали относить к лучеперым (*Actinopterygii*, см. Берг, 1940) или выделять в качестве самостоятельной единицы, а *Rhipidistia* и *Actinistia* под названием *Crossopterygii* включать вместе с *Actinopterygii* в подкласс *Teleostomi* (Goodrich, 1930), противопоставляя им *Dipnoi* (Берг, 1940, 1955).

На протяжении последних десятилетий многие исследователи возвращаются к мысли о необходимости соединения кистеперых с двоякодышащими. Некоторые (Regan, 1929; Moy-Thomas, 1939; White, Trewavas, Marshall, Tucker, 1955) предлагают для этой общей группы название *Crossopterygii* (в противоположность Гексли освободив его от многоперов). Другие под *Crossopterygii* подразумевают только *Rhipidistia* и *Actinistia*, давая новые названия для объединения их с *Dipnoi*: *Amphibioidei*, *Herpetichthyes*, *Choanichthyes*, *Sarcopterygii* (Romer, 1955). По мнению Ромера (Romer, 1955), которое вполне убедительно, названия *Amphibioidei* и *Herpetichthyes* неудачны, так как дипнои и *Actinistia* не имеют никакого отношения к земноводным; название *Choanichthyes* неприемлемо, поскольку у целакантов хоан нет, а хоаны дипнои и рипидистий не гомологичны. Использование термина *Crossopterygii* в широком смысле может привести к путанице понятий, и *Sarcopterygii*

в этом отношении наиболее удачное наименование для объединенной группы.

Sarcopterygii с территории Советского Союза изучены довольно слабо. Х. Пандером (Pander, 1858) написана целая монография о «ктенодиптеринах» (дипной), но основана она преимущественно на шотландском материале. Имеются описания частей скелета некоторых кистеперых — И. Рогон (Rohon, 1889); Э. Ярвик (Jarvik, 1937); В. Гросс (Gross, 1930—1957); Э. И. Воробьева (1959, 1960, 1962, 1963), а также отдельных чешуй и зубов Sarcopterygii — Э. Эйхвальд (Eichwald, 1853—1861); Х. Пандер (Pander, 1860); Г. Д. Романовский (1883); С. Н. Никитин (1883); И. Рогон (Rohon, 1890); Н. Н. Яковлев (1916); А. В. Хабаков (1927, 1941); Д. В. Обручев (1933—1961); А. П. Быстров (Bystrow, 1939—1959); О. П. Обручева (1955). Отдельным вопросам общей организации Sarcopterygii посвящены статьи В. В. Заленского (1898), Л. С. Берга (1939), И. И. Шмальгаузена (1960); морфологии нынеживущих двоякодышащих — работы А. Н. Северцова (Sewertzoff, 1902, 1926), И. И. Шмальгаузена (1923) и З. Н. Киселевой (1929).

В XIX в. изучением остатков кистеперых занимались Л. Агассис (Agassiz, 1834), Р. Оуэн (Owen, 1840—1845), Ф. Мак-Кой (McCoy, 1848, 1855), Т. Гексли (Huxley, 1861, 1866), Л. Миэлл (Miall, 1884, 1885), Р. Траквер (Traquair, 1875, 1911), Г. Траутшольд (Trautschold, 1880, 1889). Основная же масса работ приходится на XX в., когда интерес к ним возрос в связи с вопросом о происхождении наземных позвоночных: Д. М. С. Уотсон (Watson, 1921, 1925, 1927), Дж. Мой-Томас (Moy-Thomas, 1935a, b, c, 1937), А. Ромер (Romer, 1937, 1941, 1945), Г. Севе-Седерберг (Säve-Söderbergh, 1933, 1941), В. Грегори (Gregory et al., 1939, 1941a, b), Б. Шеффер (Schaeffer, 1941—1961), Ю. Кульчицкий (Kulczicki, 1960) и особенно Э. Стеншё (Stensiö, 1918—1947) и Э. Ярвик (Jarvik, 1937—1963). Открытие в 1938 г. в Индийском океане нынеживущего рода *Latimeria* привлекло к кистеперым еще большее внимание (Smith, 1939—1956; Millot, 1955; Millot et al., 1956a, b, 1958a, b, 1960); Bernhauser, 1961).

По сравнению с кистеперыми двоякодышащие изучены хуже, и литература по ним менее обширна. Впервые они были описаны в 1811 г. в качестве черепов, а в 1828 г. было дано А. Седжвиком и Р. Мурчисоном (Sedgwick a. Murchison, 1828) первое родовое название — *Dipterus*. Особенно много родов (в том числе *Uronemus*, *Ctenodus*, *Ceratodus*) описал Л. Агассис (Agassiz, 1833—1843, 1844). Однако зубные пластинки *Ctenodus* и *Ceratodus* он отнес к отряду плакоидей (акул). Группа *Dipnoi* была установлена И. Мюл-

лером (Müller, 1844) для нынеживущих *Lepidosiren* и *Protopterus*, которых он исключил из числа ганоидов. Единство ископаемых и современных форм выяснилось только в 1870 г., когда в Австралии был открыт живой *Ceratodus*, близкий к триасовым.

Во второй половине прошлого столетия остатки дипной описывали Т. Аттей (Attey, 1868, 1875), В. Баркас (Barkas, 1877), П. Бенеден (Beneden, 1864, 1869), Р. Кнер (Kner, 1868), Л. Миэлл (Miall, 1874—1878), Дж. Ньюберри (Newberry, 1875), Ф. Теллер (Teller, 1891), А. С. Вудвард (Woodward, 1889—1906), К. Циттель (Zittel, 1886) и др. Эволюцию плавников двоякодышащих впервые правильно объяснил Л. Долло (Dollo, 1895), показавший, что у поздних представителей происходило слияние непарных плавников в один сплошной. В XX в. опубликовано довольно много работ с описанием ископаемых форм: А. Дютетр (Dutertre, 1930), Э. Гудрич (Goodrich, 1925), Э. Гориздро-Кульчицкая (Gorizdro-Kulczycka, 1950), В. Грахам-Смит и Т. Вестолл (Graham-Smith a. Westoll, 1937), П. Гринвуд (Greenwood, 1951), Э. Хиллс (Hills, 1933—1958), В. Леманн и Т. Вестолл (Lehmann, 1956; Lehmann a. Westoll, 1952), Ж. Леман (Lehman, 1955, 1956, 1959), Лю-Сен-Тин (Liu, 1960), Э. Олсон (Olson, 1946, 1951), Ж. Пивто (Piveteau, 1939), А. Ромер и Г. Смит (Romer a. Smith, 1934; Romer, 1936), Г. Севе-Седерберг (Säve-Söderbergh, 1932—1952) и др. Особого внимания заслуживает работа Т. Вестолла (Westoll, 1949), где суммированы основные эволюционные изменения в морфологии дипной.

Морфология

Невральный череп (эндокраний) у древних окостеневает полностью. У кистеперых он разделен в области выхода тройничного нерва на переднюю (этносфеноидную) и заднюю (отикоокципитальную) части, соединенные более или менее подвижно, у двоякодышащих в виде одной непарной кости¹.

В ходе эволюции наблюдается постепенное замещение костной ткани хрящом. Уже у верхнедевонской *Scaumenacia* (дипной) в глазничной и височной областях сохраняются только отдельные пластинки. У пермских, мезозойских двоякодышащих² и у современного *Neoceratodus* окостенения лишь в затылочной области (occipitale laterale), у *Lepidosirenida* эндокраний большей частью перепончатый. Невральный

¹ Д. В. Обручев (1947) и Т. Вестолл (Westoll, 1949) указывают на возможное подразделение черепа у *Dipterus* и *Dipnorhynchus*.

² Эндокраний у карбоновых дипной неизвестен.

череп кистеперых, начиная с карбона, представлен отдельными окостенениями (обычно парным этmoidным, срединным базисфеноидным, парными ушными и затылочными), но деление на этмосфеноидный и окципитальный отделы сохраняется.

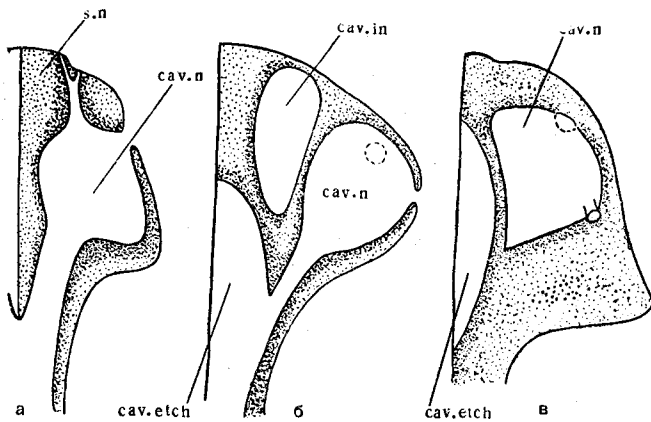


Рис. 1. Фронтальные разрезы этмоида кистеперых
а, б — Rhipidistia; в — Coelacanthida (схемы по Jarvik, 1942)
Объяснение обозначений см. в тексте

Форма черепа, особенно высота, ширина и длина его носовой области (этмоида) варьируют. Среди кистеперых уже в девоне встречаются рыбы со сравнительно высокими (узкими или широкими) и низкими уплощенными черепами. Череп дипной обычно несколько сплюснутый, широкий и короткий, но может быть удлиненным или иметь длинный ростр.

Соответственно форме черепа носовые полости (cav. n, рис. 1) могут быть разделены довольно тонкой сплошной перегородкой (septum nasi, s. n, рис. 1а) — у большинства Osteolepidoidei и Dipnoi или широко раздвинуты межносовой областью, которая включает иногда полость (cav. etch, рис. 1 б, в), сообщающуюся с мозговой. У современной кистеперой — латимерии эта межноссовая (ростральная) полость имеет вид мешка с тремя парами выводящих наружу протоков и заполнена студенистой массой. Она служит, по-видимому, органом восприятия сильных колебаний гидростатического давления. У палеозойских кистеперых межноссовая полость не имеет наружных выводных протоков.

Дно и внутренние стенки носовых полостей кистеперых нередко несут отростки, которые, вероятно, не имеют большого филогенетического значения, поскольку положение и степень развития их варьирует даже у близких родов. Задненосовая стенка (w. pn, рис. 2), отделяющая носовые полости от глазниц, у рипидистий сравнительно тонкая и имеет по нижнему краю хоан-

ную вырезку (fe. ch, рис. 2а, б), а в верхней половине иногда отверстие, ведущее в глазницу (внутреннее задне-носовое отверстие — f. en. p, рис. 2а). Это отверстие имеется у многих Osteolepidoidei, причем у рыб с высоким этmoidом оно отделено от хоаны костной перемычкой (s, рис. 2а), отсутствующей обычно у форм с низким этmoidом. У целакантов хоаны отсутствуют, задненосовая стенка у них толстая и не имеет отверстий. Этmoid дипной развит менее полно, чем у кистеперых: в носовых полостях, сильно смещенных вперед, отсутствует дно и нет отростков, задненосовая стенка сильно редуцирована.

Носовые полости открываются наружу одной (некоторые Osteolepidoidei) или двумя парами ноздрей, расположенных у кистеперых латерально или дорзо-латерально на крыше черепа, а у дипной на вентральной стороне его (рис. 3). У последних передние ноздри (fe. ena, рис. 3б) на конце рыла или образуют вырезку в крае рта, задние (fe. enp) всегда открываются на небе (внутренние ноздри). По положению они соответствуют хоанам кистеперых (fe. ch, рис. 3а), но не гомологичны им.

Небная поверхность этмоида палеозойских кистеперых имеет впереди непарную или парную яму (cav. in, рис. 1б), вероятно, для клыков на dentale (у Osteolepidoidei) или для зубной спирали (у Holoptychoidae). У целакантид и дипной подобные углубления отсутствуют.

Орбиты занимают латеральное или дорзо-латеральное положение, отличаясь несколько по форме и размерам (наиболее крупные у целакантид). У дипной они обычно сбоку, небольшие. Зрение у большинства, по-видимому, слабое и компенсируется хорошо развитым обонянием. Миодом известен только у целакантид.

Межглазничная стенка в своей верхней части образует иногда тонкую сплошную перегородку (s. orb, рис. 2а, у большинства остеолепид) или таковой нет, и мозговая полость находится непосредственно под черепной крышей (рис. 2б, в).

Покровные кости крыши черепа кистеперых представлены двумя щитами: фронтально-этmoidным, покрывающим сверху этмосфеноид, и париетальным — над отико-окципитальным отделом эндокrania. У дипной подобные щиты отсутствуют, кости крыши черепа у ранних форм многочисленные, располагаются сериями, а у поздних число их сильно сокращено, и гомологизация с костями кистеперых в ряде случаев затруднительна. Челюстные кости дипной в связи с особенностями питания сильно редуцированы. Учитывая все это, описание покровных костей черепа дается отдельно для кистеперых и двоякодышащих.

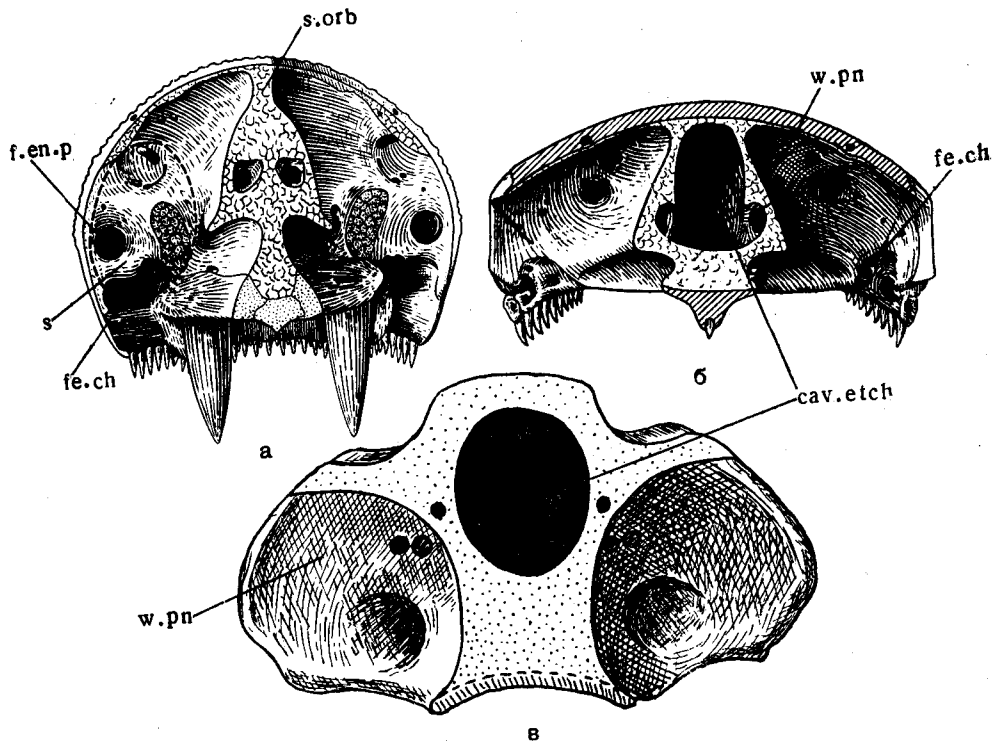


Рис. 2. Этмоид кистеперых сади

a — *Eusthenodon weniukowi* (Rohon), $\times \frac{3}{4}$ (Jarvik, 1937); *б* — *Porolepis brevis* Jarvik, $\times 2,25$; *в* — *Eurorosteus* Jaekel, $\times 6$ (Jarvik, 1942)

Объяснение обозначений см. в тексте

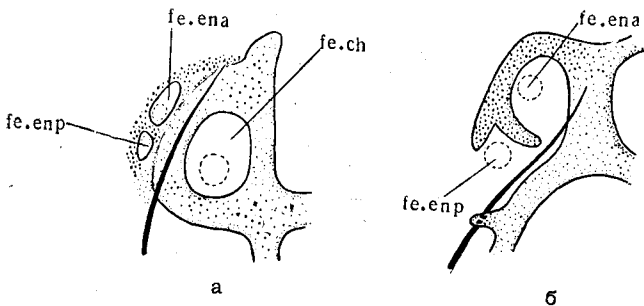


Рис. 3. Положение носовых отверстий

a — *Crossopterygii* (вентролатерально); *б* — *Dipnoi* (вентрально) (Jarvik, 1942)

Объяснение обозначений см. в тексте

Фронтально-этмоидный щит кистеперых образуют праемахиллария, ростральная, текто-супраорбитальная и носовая серии, postrostralia, frontalia, dermosphenotica, склеротические и пинеальные пластинки. Праемахиллария редко остаются самостоятельными, обычно сливаются с позади лежащими rostrale mediale и передним pasale (*NRP*, рис. 4б). Ростральная серия, помимо rostrale mediale, включает rostrale laterale (*R. l*), вытянутое по нижнему краю передней ноздри (*fe. exa*). Текто-супраорбитальная серия

состоит из парных передних и задних tectalia и supraorbitale. Tectale anterior (*Te. a*) образует верхний край передней ноздри. Tectale posterior и supraorbitale anterior нередко сливаются (*So-Te*) и составляют вместе с supraorbitale posterior (*So₂*) медиальный край глазницы. У целакантид supraorbitalia многочисленны. Носовая серия вытянута вдоль черепа, содержит не более семи костей, из которых передняя обычно слита с rostrale mediale и праемахилларие. Отдельные pasalia (*Na*, рис. 4а) могут сливаться по два в различных комбинациях. Postrostralia (*Ptr a, m, p*) расположены посередине передней части фронтально-этмоидного щита (иногда тянутся до пинеального отверстия, *f. pin*) и представлены маленьким postrostrale anterior (может отсутствовать или быть парным), postrostralia media и большим postrostrale posterior (может быть разделено на ряд частей). Парные frontalia (*Fr*) занимают большую заднюю половину фронтально-этмоидного щита, изредка сливаясь с postrostralia. Парные dermosphenotica (*Dsph*) образуют задние углы фронтально-этмоидного щита (у целакантид нередко сливаются с frontalia). Многочисленные склеротические пластинки окружают глаз кольцом. Пинеальные пластинки (5—6) ограничивают пинеальное отверстие, которое

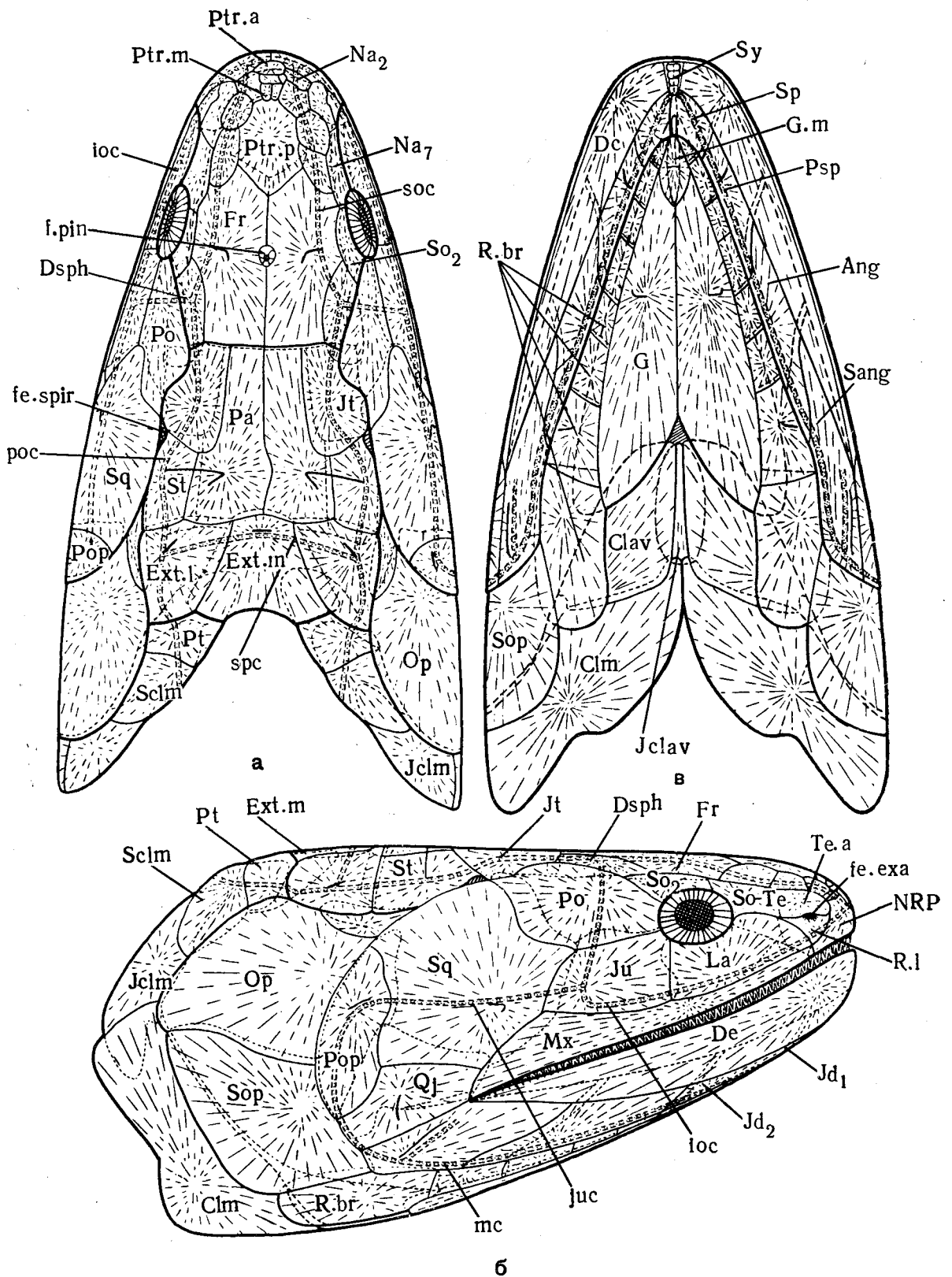


Рис. 4. Череп *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, $\times 1$

a — сверху; б — сбоку; в — снизу (Jarvik, 1944a). Объяснение обозначений см. в тексте

находится между frontalia (у Holoptychioidei и Coelacanthida оно отсутствует). Пластинки могут сливаться поверхностно друг с другом и с frontalia.

Париетальный щит (рис. 4а) имеет обычно трапециевидную форму и состоит у Osteolepidoidei из парных костей, тесно связанных между собой: parietalia (*Pa*), intertemporalia (*It*) и supratemporalia (*St*). У Holoptychioidei и Coelacanthida parietalia отсутствуют, а intertemporalia очень большие и встречаются друг с другом по средней линии. На латеральном крае с каждой стороны щита находится вырезка спиракулярного отверстия (*fe. spir*). Задний край щита перекрывается серией extrascapularia, представленной одной центральной (*Ext. m*) и двумя боковыми (*Ext. l*) костями.

Щечные кости (рис. 4б): maxillare (*Mx*), lacrimale (*La*), jugale (*Ju*), postorbitale (*Po*), squamosum (*Sq*), quadrato-jugale (*Qj*), праеоперкулум (*Pop*), operculum (*Op*), suboperculum (*Sop*) образуют у Osteolepidoidei и Holoptychioidei единую щечную пластину, причем у Holoptychioidei имеется два squamosa, а quadrato-jugale представлено несколькими костями. У Coelacanthida кости щеки разрознены и лежат довольно свободно, suboperculum очень маленькое, а quadrato-jugale и maxillare отсутствуют.

Верхнюю челюсть и небо (рис. 5) образуют maxillaria (*Mx*), праемахиллария (*Pmx*), сошники (*Vo*), парасфеноид (*Psph*), парные параотикальные зубные пластинки (*Podp*) и небо-квадратный комплекс. Сошники у Osteolepidoidei несут впереди вертикальную озубленную пластинку, отсутствующую у Holoptychioidei и Coelacanthida. Парасфеноид в виде одной непарной кости, сравнительно узкий, с парой небольших восходящих задних отростков или без них, достигает только до области гипофиза, а впереди доходит до этмоида или тянется под ним, вклиниваясь между сошниками. Вентральная поверхность его несет непарную озубленную пластинку, пронизанную у заднего края отверстием гипофизного канала (*s. hyp*). Небно-квадратный комплекс состоит из palato-quadratum (*Pq. qu*), entopterygoideum (*Enpt*) и ectopterygoideum (*Ecpt*), плотно соединенных друг с другом.

Нижняя челюсть имеет сравнительно узкие латеральную и медиальную стороны и горизонтально-овальный поперечный срез. Внутри челюсти полость — примордиальный канал, открывающийся на заднем конце большой аддукторной ямой (*fossa ad*, рис. 6). Канал был заполнен меккелевым хрящом, на который в виде тонкого костного футляра налегала меккелева кость. Последняя впереди образует ментомандибуларе (*Men*), а сзади articulare (*Art*). Большую часть латеральной поверхности челюсти у рипи-

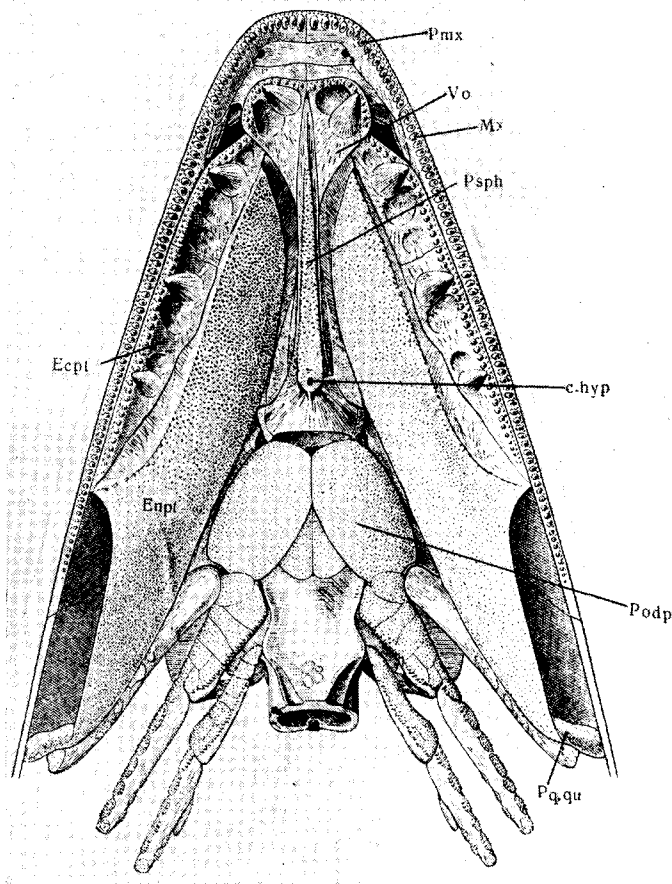


Рис. 5. Небная поверхность черепа *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, $\times \frac{6}{5}$ (Jarvik, 1954)

Объяснение обозначений см. в тексте

дистий занимают dentale (*De*, рис. 4б, в), меньшую, нижнюю — кости инфраденальной серии: spleniale (*Sp*), postspleniale (*Psp*), angulare (*Ang*) и supraangulare (*Sang*). У целакантид dentale короткое и перекрывается единственным spleniale и сильно вытянутым angulare (точнее angulo-supraangulare). Кости медиальной поверхности челюсти: покрыты шаренью зубов праеarticulare (*Pra*, рис. 6), articulare (*Art*), образующее суставную поверхность (*Ga*) для приращения нижней челюсти к черепу, и короноиды. У рипидистий три хорошо развитых короноида (*Co_I*, *Co_{II}*, *Co_{III}*), с озубленным верхним краем. Каждый из них несет пару клыков и отделен от последующего ямой (*fossa Co*), в которую входили клыки верхней челюсти. У целакантид только два короноида, из которых передний очень маленький, без зубов, а задний располагается над дорзальным краем челюсти. Между половинами челюсти может находиться ряд

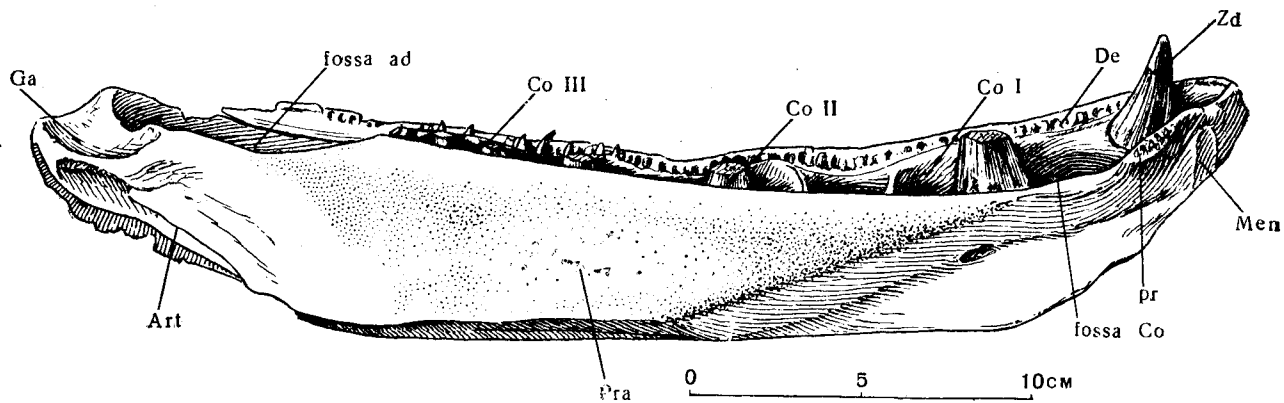


Рис. 6. Нижняя челюсть *Platycephalichthus skuenicus* Vorobyeva, $\times 1/2$ (Воробьева, 1962)
Объяснение обозначений см. в тексте

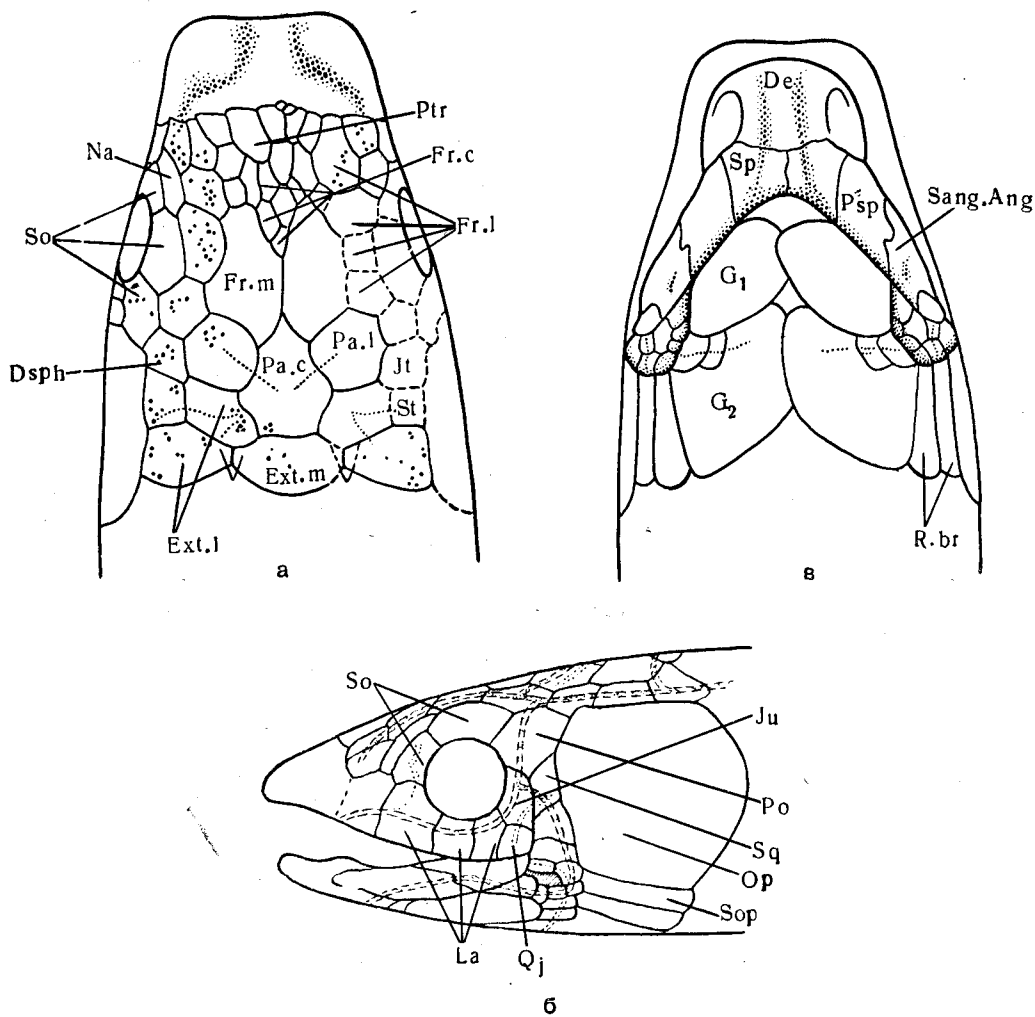


Рис. 7. Череп *Dipterus platycephalus* Agassiz, $\times 1$
а — сверху; б — сбоку; в — снизу (Graham-Smith а. Westoll, 1937)
Объяснение обозначений см. в тексте

симфизных косточек (*Sy*, рис. 4 в). У некоторых Osteolepidoidei на переднем конце челюсти имеются крупные клыкоподобные зубы (*Z. d*) и маленькая косточка (*praedentale*) или выступ на *praarticulare* (*pr*, рис. 6), покрытые зубной шагренью. У *Holoptychioidei* передний конец челюсти не имеет краевых зубов и образует расширенную площадку, на которой, возможно, помещалась зубная спираль, найденная пока только у *Glyptolepis* и *Onychodus*.

На вентральной стороне черепа пара довольно крупных гулярных пластинок — *gularia* (*G*, рис. 4 б) и может быть одна небольшая, непарная (*Gm*) перед ними. Между гулярными пластинками и ветвями нижней челюсти расположен ряд лучей жаберной крышки — *брахиостегальные* пластинки (*R. br*).

Передняя часть крыши черепа девонских дипной (рис. 7а) занята этmoidным щитом, объединяющим гомологи *praemaxillare*, *rostrale*, *nasale*, *postrostrale* и, возможно, *antorbitale* кистеперых. Несколько задних *nasalia* (*Na*) могут быть самостоятельны. Кости позади этmoidного щита сильно варьируют даже внутри одного вида, но общий план их расположения довольно постоянный и можно различить ряд серий. Супраорбитальных костей (*So*) три, из них передние почти полностью сливаются с этmoidным щитом. Семь боковых *frontalia* (*Fr. l*), частично срастающихся между собой. Две большие парные медиальные *frontalia* (*Fr. m*), из которых передние срастаются с *postrostralia* (*Ptr*). Серия непарных мелких центральных *frontalia* (*Fr. c*). Краевая серия из *dermosphenoticum* (*Dsph*), *intertemporale* (*It*) и *supratemporale* (*St*). Одно среднее и пара боковых *parietalia* (*Pa. c*, *Pa. l*). Непарная центральная и две пары боковых *extrascapularia* (*Ext. m*, *Ext. l*).

В щечной области (рис. 7б) различаются почти те же кости, что у кистеперых (см. стр. 273). Но *maxillaria*, как и *praemaxillaria*, редуцируются и верхняя челюсть образована сошниками (*Vo*, рис. 8) и нёбно-крыловидными костями (птеригоидами, *Pt*). Сошники довольно большие и могут нести 2—3 поперечных ряда мелких зубов. Птеригойды с парой зубных пластинок. Парасфеноид (*Psph*) покрывает почти все основание эндокrania. Он не имеет восходящих отростков и образован тремя обычно сливающимися костями.

Нижняя челюсть испытывает частичную редукцию. Покровные кости ее с латеральной стороны (рис. 7б, 9): более или менее развитое *dentale* (*De*), *supraangulo-angulare* (*Sang. Ang*), *spleniale* (*Sp*) и *postspleniale* (*Psp*). Два последних нередко сливаются друг с другом и с *dentale*. На медиальной стороне — *praarticulare* (*Pra*), которое обычно несет зубную пластинку, и *ag-*

ticulare (*Art*), иногда есть короноиды. Между нижними челюстями два парных *gularia* (*G₁*, *G₂*, рис. 7б), а по бокам несколько *брахиостегальных* пластинок (*R. br*).

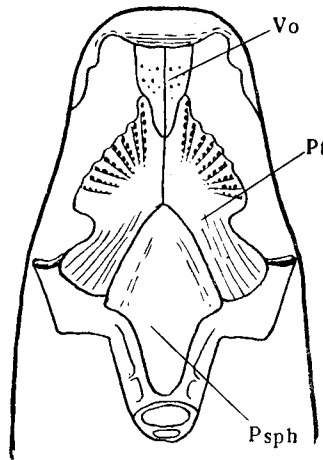


Рис. 8. Нёбная поверхность черепа *Dipterus valenciennesi* Sedgwick et Murchison, $\times 1$ (Graham-Smith a. Westoll, 1937).

Объяснение обозначений см. в тексте

В процессе эволюции дипной происходило укорочение щеки, смещение жаберной крышки вперед, расширение черепа в ушной области и связанное с этим увеличение центральных костей. Исчезают этmoidный щит и озубленные кости, количество костей крыши черепа сокращается. У современных черепная крыша представлена двумя непарными и двумя-тремя боковыми костями — результат слияния мелких костей древних форм. *Operculum* и *suboperculum* сильно редуцированы. Нет гулярных пластинок. Сошники развиты слабо, парасфеноид длинный, достигает позвоночника.

В и с ц е р а л ь н ы й с к е л е т. Нёбно-квадратный и меккелев хрящи у древних форм окостеневают, у более поздних постепенно замещаются хрящом. Череп древних кистеперых амфистилический: верхнечелюстная дуга сочленяется с черепной коробкой непосредственно и с помощью *hyomandibulare* (*Hy*, рис. 10б). Нёбно-квадратная кость (*Pq*) прикреплялась впереди довольно подвижно к этмоиду, ее верхний край был подвешен с помощью связок к подвесному гребню — *crista suspendens* (*cr. susp*, рис. 10а), проходившему вдоль ольфакторного выступа (*ri. olf*) межглазничной стенки, а задний конец сочленялся с базиптеригойдным отростком (*pr. bp*) этмосфеноида (*Et*). Хорошо обозначенные поверхности (*hyv*, *hyd*) для голавки окостеневшего *hyomandibulare* находятся

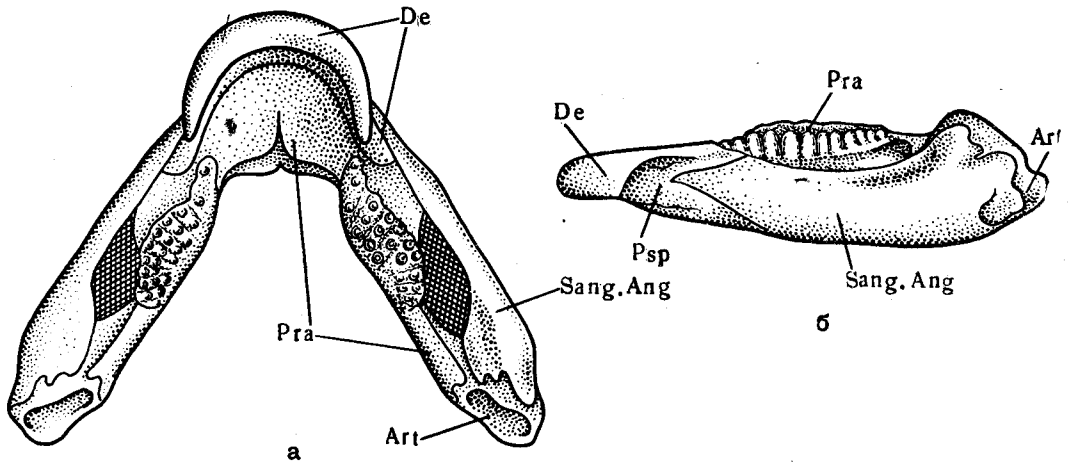


Рис. 9. Нижняя челюсть *Dipterus platycephalus* Agassiz, $\times \frac{4}{3}$
 а — дорзально; б — левая половина латерально (Watson a. [Gill, 1923])
 Объяснение обозначений см. в тексте

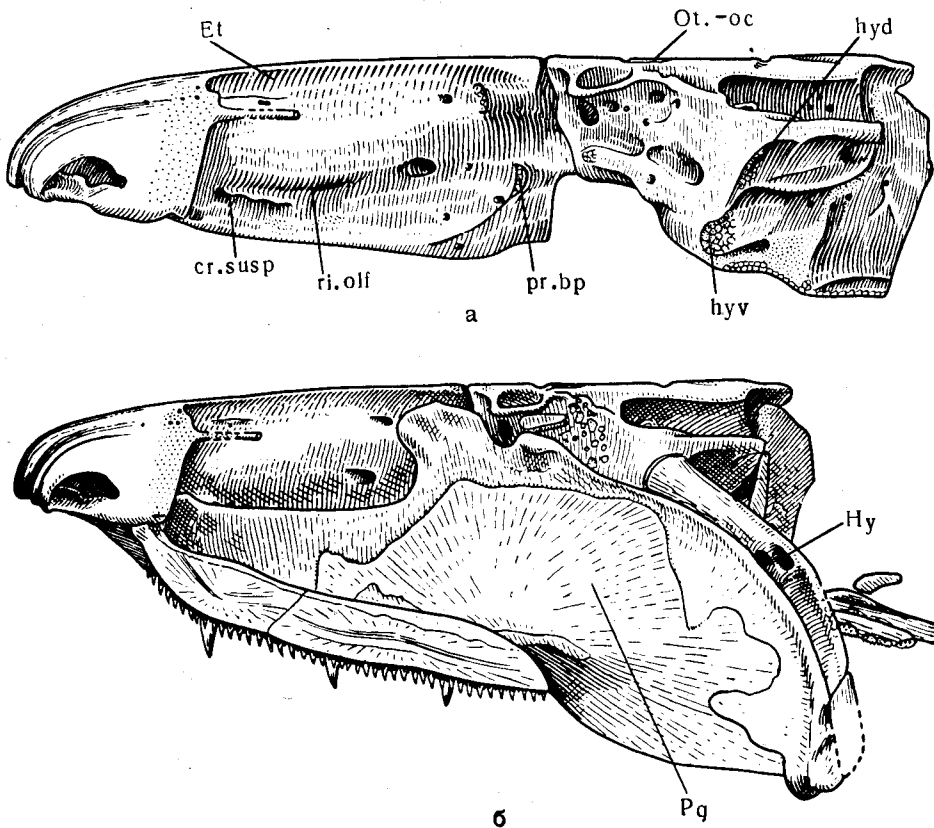


Рис. 10. Невральный череп *Eusthenopteron foordi* Whiteaves
 а — сбоку, $\times \frac{6}{5}$; б — с небноквадратным комплексом, $\times 1$ (Jarvik, 1954)
 Объяснение обозначений см. в тексте

в отико-окципитальном отделе (*Ot.-oc*). У целакантов ольфакторный выступ и подвешной гребень не выражены, а задний конец небно-квадратного хряща связан, помимо базиптеригоидного отростка

(который более или менее редуцирован или вообще отсутствует), также с предушным отростком базисфеноида (*pr. antoticus*). Нюомандибуларе редуцируется.

между ними. Краевые зубы и зубная шагрень иногда встречаются на нёбно-крыловидных костях, dentale, короноидах и на сохранившихся maxillare и praemaxillare. У современного *Epiceratodus* имеется пара режущих зубов на сошниках. Стенки отдельных зубов и гребней образованы дентином, не имеют складок и покрыты сверху дуродентином. Внутри свободная полость пульпы.

Наружный плечевой пояс у палеозойских форм представляют с каждой стороны

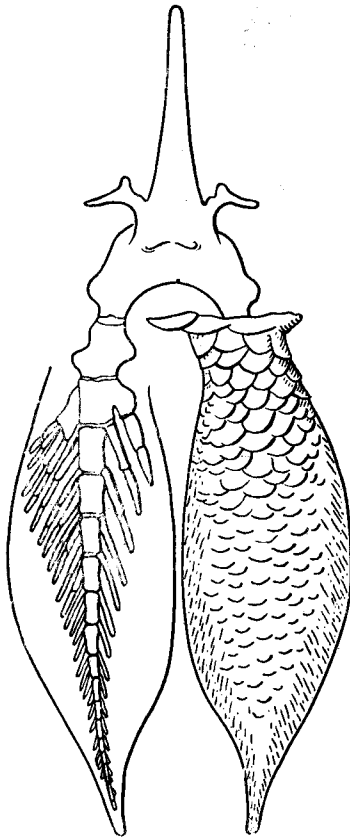


Рис. 12. Тазовый пояс и брюшные плавники *Epiceratodus forsteri* (Kreffit) (Goodrich, 1901)

дорзально (рис. 4): anocleithrum (*Iclm*), supra-cleithrum (*Sclm*) и posttemporale (*Pt*); вентрально — cleithrum (*Clm*) и clavícula (*Clav*). Обе половины связаны непарной interclavícula (*Ic-lav*), которая отсутствует у целакантид и современных дипной. У целакантов появляется добавочное extracleithrum, сливающееся с cleithrum.

В процессе эволюции наблюдается редукция дорзальных костей. Последние сохраняются, хотя и уменьшенные, у целакантов и исчезают частично или полностью у нынеживущих дип-

ной. У *Epiceratodus* есть самостоятельные posttemporale, cleithrum и clavícula и обе половины пояса соединены мощным хрящевым epico-ga-coideum. У *Protopterus* и *Lepidosiren* пояс состоит из двух дуг (слившиеся cleithrum и clavícula), соединенных друг с другом.

Эндоскелет пояса (scapulo-coga-coideum) у ископаемых кистеперых в виде небольшого окостенения, приросшего в нескольких местах к внутренней поверхности cleithrum (не исключено, что он был дополнен хрящевой частью). Эндоскелет пояса древних дипной неизвестен. У современных двоякодышащих скапуло-кораконд хорошо развит и образован хрящом.

Тазовый пояс кистеперых представлен двумя костными пластинками, сочленяющимися (но не сливающимися) друг с другом по средней линии. У дипной (известен только для современных форм) в виде непарной хрящевой пластинки (рис. 12).

Основу осевого скелета составляет хорда, которая сохраняется в течение всей жизни. Обычно она представлена сплошной струной, но изредка может иметь перетяжки. Передний конец ее продолжается далеко в эндокраний. Тела позвонков встречаются редко. Среди девонских дипной известны позвонки (табл. IV, фиг. 11) в виде массивных амфицельных дисков с узким каналом для хорды или без него, которые образованы окостеневшей фиброзной тканью хорды (признак примитивного строения). Тела позвонков у кистеперых развиваются в отличие от дипной перихордально. У некоторых Osteolepidoidei имеются полукольцевидные или кольцевидные позвонки (рис. 13), образованные базивентральными элементами (гипоцентрами) и, возможно, нижними плевроцентрами. Встречаются иногда самостоятельные верхние плевроцентры (*Ido*, рис. 13а), расположенные позади основания невральных дуг (*N. a*). Гораздо чаще позвоночный столб представлен только невральными и гемальными дугами, окостеневшими (Holoptychiida, Coelacanthida) или частично хрящевыми (современные Dipnoi), которые сидят непосредственно на хорде. Дуги могут срастаться с остистыми отростками (длинными и полыми внутри у Coelacanthida) или окостеневают отдельно. Имеются окостеневшие ребра (*R*, рис. 13): верхние у кистеперых, нижние у дипной.

Плавники у древних форм представлены парными, анальным, двумя спинными и хвостовым (рис. 14, 15). Парные низко на теле, с мясистой лопастью и монобазальным внутренним скелетом. Последний имеет ряд разновидностей. У Dipnoi и, очевидно, у Holoptychiida типичный бисериальный архиптеригий (рис. 12): эндоскелет состоит из членистой оси (ряд удли-

ненных базальных элементов), к которой с обеих сторон причленяются попарно радиалии, формируя плавник с удлинённой лопастью. У некоторых *Osteolepidoidei* (*Osteolepis*) ось, по-видимому, укорочена и плавники с короткой лопастью. У других (*Eusthenopteron*, *Sauripterus*), имеющих также сравнительно короткую лопасть, происходит увеличение (по числу и длине) некоторых из базальных элементов и уменьшение других (рис. 15). Проксимальная базалия (*b*) здесь хорошо развита и располагается как основной элемент в дихотомической серии. Такое положение является исходным для пятипалой конечности четвероногих. Парные плавники древних целакантов неизвестны, у более поздних они короткие, широкие и располагаются высоко на теле. Эндоскелет их испытывает редукцию и представлен обычно хрящевыми радиалиями, причленяющимися веерообразно к поясу. У поздних дипной сохраняется бисериальный архиптеригий, который у современных образован хрящом. Грудные плавники удлинняются, перемещаясь вверх. У *Lepidosiren* и *Protopterus* они становятся нитевидными и лишены плавниковых лучей. Один или оба спинных и анальный плавники кистеперых (рис. 14) имеют мясистые лопасти с концентрированным внутренним скелетом, представленным базальной пластинкой (*b. pl*), к которой дистально прикрепляются радиалии. При отсутствии лопасти в переднем спинном лепидотрихии сочленяются непосредственно с базальной пластинкой (целаканты). Спинные плавники дипной обычно поддерживаются двумя рядами радиалий. Первый спинной и анальный могут иметь концентрированный внутренний скелет, но радиалии не сливаются в базальные пластинки. Кожные лучи хвоста поддерживаются одним — тремя (большинство дипной) рядами радиалий, сочленяющимися с отростками (*nsp*, *hsp*, рис. 13) невральных и гемальных дуг или реже самими отростками (некоторые кистеперые). В эволюции дипной в отличие от кистеперых наблюдается удлинение непарных плавников и слияние их в один сплошной. Кожные лучи плавников у кистеперых, как и у большинства *Osteichthyes*, костные (лепидотрихии), у дипной — роговые (цератотрихии, или камптотрихии).

Чешуя космоидного типа, ромбические (у древних кистеперых) или округлые со всевозможными переходами, диаметром от нескольких мм до 10 и более см. У ранних представителей — толстые и несут слой дентина (космина). Последний резорбируется в процессе эволюции до отдельных бугорков и гребней (*Holoptychioidei*, *Coelacanthida*) или исчезает полностью (*Rhizodontidae*, *Dipnoi*). Для поздних форм характерны тонкие циклоидные чешуи.

В костной ткани, как и у панцирных рыб, различаются три слоя. Наружный (I, рис. 16) образован пластинчатой костью. У ранних представителей (*Osteolepis*, *Porolepis*, *Dipnorhynchus*, *Dipterus*) он несёт блестящий паркет кожных зубов: зубы, сращенные суженным основанием с костью, расширяются кверху и, образуя плоскую поверхность, сливаются друг с другом своими боками. Дентиновая стенка таких зубов очень толстая и покрыта снаружи эмалеподобным слоем дуродентина (*d*). Полость пульпы (*p*) в виде одного или нескольких каналов (имеющих у дипной боковые ответвления), от которых радиально расходятся многочисленные тонкие дентинные каналы. В основании каждая пульпарная полость соединена с широкими вильямсоновыми каналами (*v*), пересекающими верхнюю половину среднего (губчатого) слоя (II) и соединенными вверху аркоподобными анастомозами (*a*). Между отдельными зубами открываются порами короткие вертикальные каналы (*c*). У *Porolepididae* в отличие от *Osteolepididae* и *Dipnoi* под наружным слоем кожных зубов находятся замурованные в кость и резорбирующиеся отдельные кожные зубы двух — четырех предыдущих генераций. Средний губчатый слой пронизан васкуляльными каналами (*w*) (особенно многочисленными у целакантов), которые окружены одной, реже двумя или несколькими пластинками остеонов. Базальный пластинчатый (изопединовый) слой (III) выделяется благодаря горизонтальной ориентации веретенновидных полостей остеобластов и отличается значительной толщиной.

Рост костей идет путем наслаения новых костных пластин на нижнюю поверхность базального слоя. Одновременно базальный и губчатый слой разрастаются по периферии. У древнейшего представителя *Holoptychiida* — *Porolepis* кости в процессе роста покрывались несколькими генерациями отдельных кожных зубов, не мешавших росту. И только при замедлении роста или его остановке поверх кости ложился сплошной паркет кожных зубов (Обручев, 1948). У *Osteolepididae* и *Dipnoi* нет генераций отдельных кожных зубов, а сразу появляется «паркет». Рост костей здесь сопровождается периодической (полной или частичной) линькой поверхностного дентина, происходящей по концентрическим «линиям Вестолла» (Westoll, 1936; Bystrow, 1942), которые отделяют центральные участки старого, резорбирующегося дентина от периферических, где формируются зубы новой генерации. Одновременно на кости может быть до трех «линий Вестолла», т. е. до четырех генераций дентиновых зубов. Зубы каждой новой генерации вдвое крупнее зубов предшествующей. Резорбция зубов начинается со стороны полости пульпы и

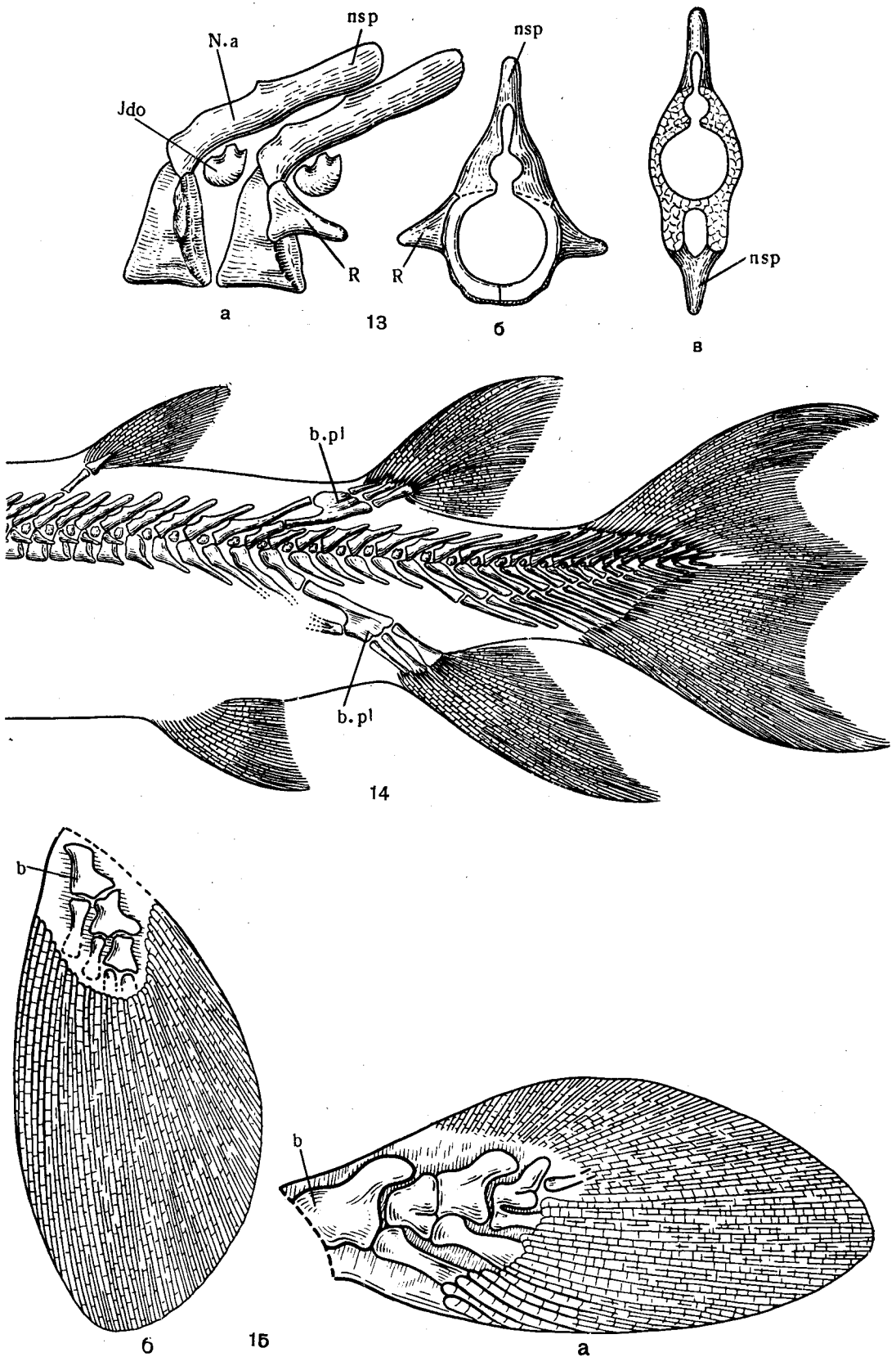


Рис. 13—15. *Eusthenopteron foordi* Whiteaves

13 — позвонки, $\times 2$; а — туловищный сбоку; б — туловищный спереди; в — хвостовой (Jarvik, 1952); 14 — скелет хвостовой части тела, $\times 1/2$ (Gregory a. Raven, 1941); 15 — парные плавники: а — грудной; б — брюшной; (оттуда же)
Объяснение обозначений см. в тексте

происходит неравномерно (по времени и интенсивности) на разных участках кости, что определяет волнистые контуры «линий Вестолла». По мере замены старого паркета новым к концу «линий Вестолла» сужается, перемещаясь к центру кости. Линька сопровождается перестройкой перекладин в среднем, губчатом слое. При этом

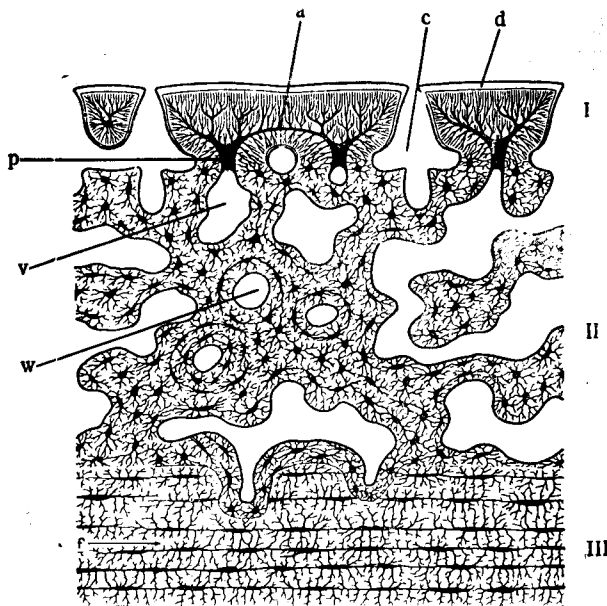


Рис. 16. Микростроение покровных костей *Osteolepis* (Bystrow, 1942)

Объяснение обозначений см. в тексте

вновь образовавшиеся участки губчатой ткани проникают постепенно в базальный, пластинчатый слой, за счет чего средний слой утолщается.

В процессе эволюции наблюдается постепенная редукция дентина вплоть до полного исчезновения. Сплошной дентиновый покров сохраняется только у представителей сем. *Osteolepididae*, доживающих до нижней перми. У других девонских и карбоновых остеолепид (*Eusthenoptera*, *Rhizodontidae*) поверхностный слой представлен исключительно костной тканью. У голоптихий, начиная со среднего девона (сем. *Holoptychiidae*), и целакантов имеется ряд генераций кожных зубов конусовидной или округлой формы, погружающихся в кость по мере ее роста. При этом у целакантов, в отличие от рипидистий, между соседними генерациями кожных зубов нет костной прослойки. Кости дипной утрачивают дентин, начиная с верхнего девона, утончаются и погружаются в кожу. Особенно тонкие и глубоко лежащие кости у нынеживущих двоякодышащих.

Чувствительные линии головы представлены у древних форм замкнутыми вет-

вящимися чувствительными (сенсорными) каналами и узкими короткими бороздами — ямочными линиями. У дипной с редукцией верхних слоев костей чувствительные каналы приближаются к поверхности или проходят в коже, ямочные линии отсутствуют.

Надглазничный канал (с. *supraorbitalis*, *soc*, рис. 4а) проходит по *nasalia*, *frontale* и *dermosphenoticum*. У целакантов несколько латеральнее, между *supraorbitalia* и *frontonasalia*. Впереди он соединяется с подглазничным (с. *infraorbitalis*, *ioc*). В передней части рыла последовонских целакантид между этими каналами развиваются дополнительные анастомозы. Надглазничный канал древних дипной короткий (кончается у *Dipterus* на боковых *frontalia*) и становится еще короче у более поздних представителей. Подглазничный канал (*ioc*, рис. 4б) тянется по *rostralia*, *lacrimale*, *jugale*, *postorbitale*, *dermosphenoticum*, соединяясь здесь с надглазничным (у самых ранних дипной эта связь отсутствует), и далее по *intertemporale*, продолжаясь в заушный канал (с. *postoticus*, *pos*, рис. 4а). Последний переходит в головной отдел боковой линии тела, которая проходит по латеральному *extratemporale*, *extrascapulare*, *posttemporale* и *supracleithrum*. Боковые линии обеих сторон связаны надвисочной комиссурой (с. *supratemporalis*, *sps*) на *extrascapularia*. Югальный канал (с. *jugalis*, *juc*, рис. 4б) соединяется с подглазничным на *jugale* (у целакантов на *postorbito-infraorbitale*), поворачивает назад через *squamosum* и *praeoroperculum* и продолжается в нижнечелюстной канал (с. *mandibularis*, *mc*). У латимерии в области *squamosum* от него отходит довольно длинная дорзальная ветвь. Нижнечелюстной канал тянется по *infra-dentalia*, на *postspleniale* от него может ответвляться вверх оральный канал (с. *ogalis*).

Названия ямочных линий соответствуют названиям костей, на которых они встречаются. Основные из них: лобная или передняя (у кистеперых на *frontale*, у дипной на *dermosphenoticum* или на боковых *frontalia*); теменная или средняя (на *parietalia*); задняя (на *extrascapularia*); верхнечелюстная (на *squamosum* и *praeoroperculum*); заднечелюстная (на *quadratojugale*); нижнечелюстная (на *infra-dentalia*) и гулярная (на *gularia*).

Принципы систематики и положение в системе

Благодаря высокой степени окостенения хрящевого черепа и посткраниального скелета древних форм остатки их встречаются довольно часто и изучены сравнительно хорошо. Анатомия нынеживущих представителей достаточно изве-

стна. И несмотря на невыясненность происхождения, положение Sarcopterygii как первого подкласса костных рыб вполне определено.

В подклассе хорошо различаются два надотряда: Crossopterygii и Dipnoi. Положение их в системе определяется происхождением дипной от кистеперых в качестве специализированной ветви, не давшей дальнейших ответвлений. Особенности строения двоякодышащих (цельность и аутостилия черепа, неполное развитие челюстей, наличие зубных пластинок, положение ноздрей и др.) — вторичны. Вместе с тем дипной, особенно древние формы, обладают многими признаками, общими с кистеперыми (комплект и строение плавников, план системы боковой линии, строение плечевого пояса, гистология покровных костей и чешуй, наличие спирального клапана в кишечнике, клоака и др.) и хорошо отличающимися их от лучеперых (Actinopterygii). Поэтому нет надобности разделять кистеперых и двоякодышащих в самостоятельные подклассы, наряду с лучеперыми, или выделять дипной в особый класс, противопоставляя кистеперым и лучеперым, объединяемым в классе Teleostomi, как это делает Л. С. Берг (1940, 1955).

По Л. С. Бергу (1955), Crossopterygii делятся на четыре отряда: Osteolepiformes, Holoptychiiformes (Porolepiformes), Rhizodontiformes, Coelacanthiformes. Положение двух первых отрядов основывалось в значительной степени на различиях в строении этмоидного отдела эндокrania (Jarvik, 1942), многие из которых, как показывают исследования последних лет (Kulczycki, 1960; Воробьева, 1959, 1960, 1962; Thomson, 1962) очень расплывчаты и не имеют существенного филогенетического значения. Выделение отряда Rhizodontiformes неоправдано, так как искусственно объединяет разные формы на основе единичных, разрозненных признаков. Поскольку Osteolepiformes и Holoptychiiformes морфологически очень близки и представляют единую ветвь в своем эволюционном развитии, их, по-видимому, следует объединить в качестве подотрядов (Osteolepidoidei и Holoptychioidei) отряда Rhipidistia, восстановив таким образом одну из групп Т. Гексли (Huxley, 1861). Тогда вторым отрядом Crossopterygii будут Coelacanthida (Actinistia, Huxley, 1861) — хорошо охарактеризованная естественная группа. Подразделение отряда Coelacanthida и подотряда Holoptychioidei на семейства дается по Бергу (1955). В подотряде Osteolepidoidei выделены три семейства: Osteolepididae, объединяющее четыре семейства Берга (Osteolepididae, Glyptoromidae, Gyroptychiidae, Parabatrachidae) в связи с недостаточностью данных для их характеристики, Eusthenopteridae и Rhizodontidae, относимые Бергом к отряду Rhizodontiformes. По-

ложение некоторых родов в семействе Osteolepididae сомнительно. В дальнейшем они, очевидно, будут выделены в особые семейства. Семейство Rhizodontidae сборное, но разделение его пока невозможно из-за недостаточной изученности большинства его представителей.

Систематика дипной в значительной степени основана на строении зубных пластинок (вследствие слабого окостенения скелета у более поздних форм) и поэтому искусственна, особенно в низших категориях. Большое количество описанных «видов» не существует в действительности, разграничение родов не всегда надежно; разделение на семейства и отряды подлежит ревизии. По Л. С. Бергу (1940), дипной делятся на Dipteri (палеозой) и Ceratodi (мезозой — ныне). Против подобного разделения выступает Ж. П. Леман (Lehman, 1959), но предложенная им классификация основана исключительно на строении плавников, без соблюдения исторической последовательности, и поэтому не может быть принята. Предложенное ниже деление дипной соответствует в основном системе Л. С. Берга (1940, 1955), но ранги надотрядов снижены до отрядов, а отрядов до подотрядов. Семейство Rhynchodipteridae включено условно в подотряд Phaneroleuroidae.

История развития

Sarcopterygii известны с середины раннего девона (*Porolepis*). Происхождение их, как и остальных рыб, появившихся в это время, остается неясным. Единственные предшествующие им группы — Placodermi и Acanthodei. От типичных представителей первых, Arthrodira или Antiarchi с их своеобразным планом строения, не могли возникнуть настоящие рыбы. Однако более ранние, позднесилурийские, неизвестные еще формы, обладавшие кожным скелетом из мелких пластинок и кожных зубов, так же как и акантоды, могли дать начало Sarcopterygii.

Уже в начале девона Sarcopterygii специализируются в двух разных направлениях (рис. 17). Из одних вырабатываются хищники с сильным озублением — кистеперые (Crossopterygii), из других — склерофаги с дробящими зубными пластинками на птеригоидах и praearcularia, с редукцией maxillare и dentale и с аутостилией черепа — дипной (Dipnoi). Тем не менее у древнейших представителей последних еще наблюдаются черты, сближающие их с кистеперыми: признаки возможного подразделения эндокrania (*Dipnorhynchus*, *Dipterus*), более полное развитие челюстных костей, остатки коронарных зубов (*Holodus*), еще не слившиеся зубы (*Fleuranthia*, *Dipnorhynchus*) и особенно микростроение чешуй и кожных костей (*Dipterus*), почти идентичное строению покровных костей сем. Osteolepididae

из кистеперых (жившего в то же время). Поэтому дипной следует рассматривать как специализованную ветвь кистеперых, рано приспособившуюся к склерофагии и к жизни в засушливых условиях.

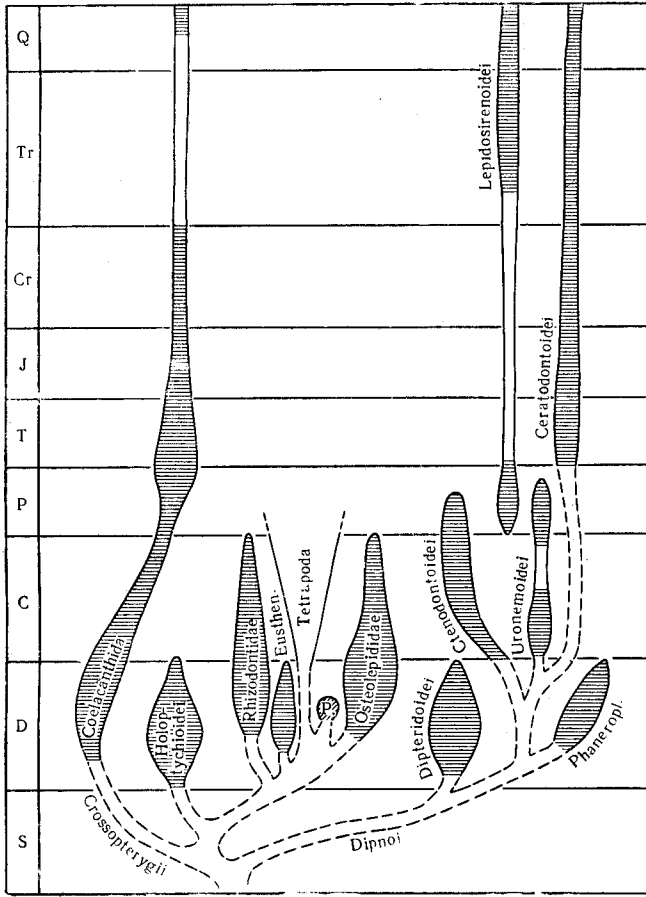


Рис. 17. Филогенетическое древо Sarcopterygii: Eusth.— Eusthenopteroidei; P.— *Panderichthys*, Phaneropt.— Phaneropteroidei

Остатки дипной известны, начиная с конца нижнего девона (*Dipnorhynchus*, Рейнская область). В среднем и верхнем девоне они распространены в Европе, Азии, С. Америке, Гренландии и Австралии, представляя довольно многочисленную и разнообразную группу (подотряд *Dipteroidei* и подотряд *Phaneropteroidei*). В карбоне Европы и С. Америки встречаются уже другие семейства (подотряд *Uronematoidei* и подотряд *Ceratodontoidei*). К концу палеозоя все *Dipterida* вымирают и начиная с нижнего триаса появляются представители отряда *Ceratodontida*, представленные в наше время тремя родами. Зубы *Ceratodus* довольно обильны повсюду в мезозое, *Protopterus* известен только с

олигоцена в Африке, а *Lepidosiren* в ископаемом виде не найден.

В эволюции дипной отмечаются некоторые закономерности, свойственные всем Sarcopterygii: исчезновение дентина на чешуях и покровных костях и превращение последних в чисто костные образования с последующим утончением их, исчезновение окостенений в хрящевом черепе и осевом скелете, редукция кожных костей, перемещение грудных плавников вверх и превращение гетероцеркного хвоста в дифицеркный. Одновременно происходит ряд изменений, обусловленных специализацией дипной: череп становится цельным; укорачивается щечная область; все более редуцируются кости, несущие по краям зубы; разбросанные на зубных пластинках зубы формируются в радиальные ряды, а затем в сплошные острые — режущие или тупые дробящие гребни, грудные плавники вытягиваются до нитевидных, непарные удлиняются и сливаются в один сплошной, тело из веретеновидного становится постепенно угреобразным (рис. 18). Современное двоякодышащее — завершающее звено этой цепи превращений, типичная реликтовая группа, доживающая свой век в специфических условиях засушливого климата.

Дипной, в которых когда-то на основании изучения их нынеживущих представителей хотели видеть предков земноводных или даже считали чешуйчатых амфибиями (*Lepidosiren*), позднее, когда стали известны ископаемые формы, уступили свое место в филогении четвероногих кистеперым. Последние начинают играть заметную роль среди других позвоночных с живетского века, когда представлены уже все основные группы.

Распространение кистеперых охватывает все материка до Антарктики включительно и многие острова. В девоне они известны из Европы, Британских островов, Азии, Гренландии, Шпицбергена, Новой Земли, С. Америки, Земли Элсмира, Австралии, Антарктики. В верхнем палеозое остатки кистеперых найдены пока только в Евразии и С. Америке. В триасе они распространены более широко: Шпицберген, Гренландия, Европа, С. Америка, Ю. Африка, Мадагаскар. Юрские находки уже реже — Европа и Британские о-ва, в мелу — Европа и Британские о-ва, Передняя Азия, Бразилия.

В эволюции кистеперых уже в девоне намечаются две линии. Одна — *Coelacanthida* (*Actinistia*), не имевшие хоан, приспособились к обитанию в морских глубинах. Целаканты немногочисленны в девоне, играют довольно заметную роль в фауне позднего палеозоя и триаса, убывают в числе в юре и мелу, неизвестны в третичных отложениях, но обнаружены в современной

фауне (латимерия). Другая линия — Rhipidistia, представлена формами, обладавшими хоанами. Часть рипидистий — Holoptychioidei вы-

В настоящее время большинство исследователей признают рипидистий предками наземных позвоночных, хотя и имеются еще сторонники происхождения четвероногих от дипной (например, Lehman, 1956). Относительно времени появления первых четвероногих, а также по поводу того, было их происхождение моноили полифилетичным, существуют разные точки зрения. Наиболее обоснована гипотеза полифилии, выдвинутая Э. Ярвиком (Jarvik, 1955), согласно которой многие тетраподы (в том числе и верхнедевонские ихтиостегиды) ведут свое начало от Osteolepidoidei, тогда как Urodela, безногие и некоторые стегоцефалы от Holoptychioidei. Ярвик (1955) утверждает, что имело место многократное возникновение линий четвероногих от разных форм рипидистий и что специализация этих линий выявилась еще до девона, а дальнейшие преобразования носили характер постепенных и незначительных изменений. В качестве фактического обоснования своей гипотезы он выдвигает резкие различия в строении рыла у Osteolepidoidei и Holoptychioidei и сходство в этоиде первых с Anura, а вторых с Urodela (Jarvik, 1942), а также особенности жаберного скелета у представителя Holoptychioidei — *Glyptolepis*, указывающие (Jarvik, 1962, 1963) на происхождение Urodela от этих кистеперых.

Но как показывают работы других авторов (Воробьева, 1959, 1960, 1962; Kulczycki, 1960; Thomson, 1962), различия в строении этоида Holoptychioidei и Osteolepidoidei не столь существенны и не имеют, по-видимому, большого филогенетического значения. Рассуждения Ярвика (1962, 1963) относительно преобразований жаберных дуг Holoptychioidei в висцеральный скелет Urodela большей частью умозрительны. Не оправдывает себя предположение о додевонской специализации линий наземных позвоночных, поскольку в силуре не было еще кистеперых рыб, близких к ним по строению.

Среди сторонников полифилетического происхождения четвероногих следует отметить также Н. Холмгрена (Holmgren, 1939). Руководствуясь различиями в эмбриональном развитии конечностей Urodela и Anura, он полагает, что линии этих земноводных разошлись на стадии, предшествующей древним четвероногим — стегоцефалам, и что между последними и кистеперыми (или кистеперыми — дипноями) существовала целая серия животных форм, парные плавники которых превращались постепенно разными путями в пятипалую конечность. Наиболее близкими к такой конечности он считает плавники кистеперой *Sauripterus* и дипной (последние на эмбриональной стадии развития, когда

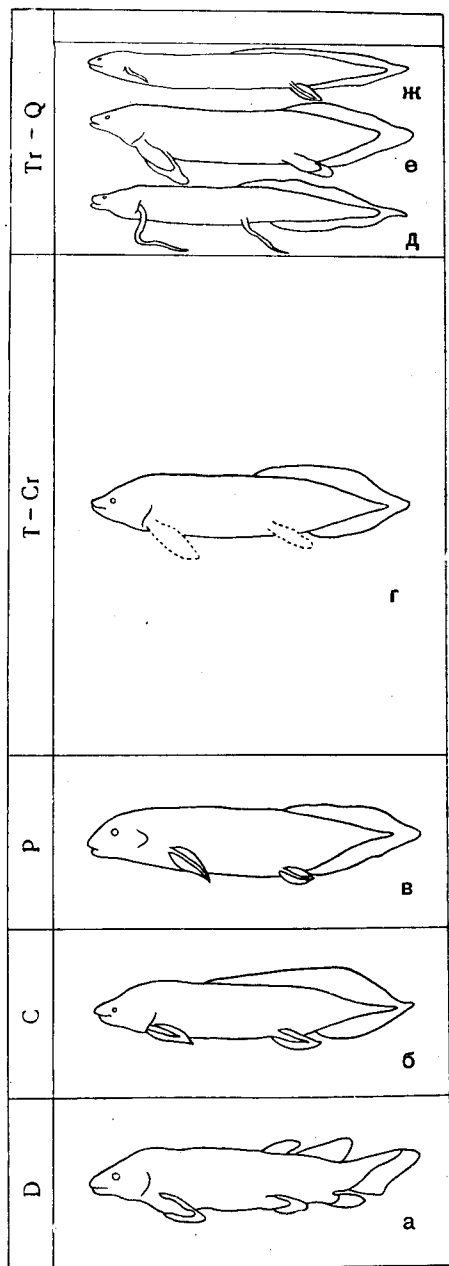


Рис. 18. Эволюция плавников дипной

a — Dipterus; б — Uronemus; в — Conchopoma; г — Ceratodus; д — Protopterus; е — Epiceratodus; ж — Lepidosiren (Schaeffer, 1953)

мирает к концу девона, остальные — Osteolepidoidei доживают до ранней перми, сильно сократившись в числе.

они еще имели зачатки дихотомического строения). Подтверждением мысли Холмгрена о существовании тетрапод с переходными конечностями от рыб к стегоцефалам может служить *Hesperoherpeton* — амфибия из верхнего карбона (пенсильван) Канзаса, США. Ряд особенностей строения ее, в частности эндоскелет конечностей, свидетельствует о примитивности и большой близости к остеолепидным рипидистиям. Безусловно, *Hesperoherpeton* представляет завершающее звено слепой ветви, но ведет ли эта ветвь самостоятельное начало от кистеперых или является ответвлением общего ствола четвероногих, судить трудно.

Исходя из вертикального распространения и морфологии кистеперых, следует скорее всего предположить, что выход их на сушу произошел не раньше середины среднего девона и связан, по-видимому, с группой Osteolepidoidei. Только у представителей этой группы (*Eusthenopteron*, *Panderichthys*) строение покровных костей и зубов можно считать сходным со строением костей и зубов предков наземных позвоночных (Bustrow, 1942; Воробьева, 1962). Структура эндоскелета парных плавников некоторых остеолепид (*Sauripterus*, *Eusthenopteron*, *Eusthenodon*) или близкая к ней вполне могла быть исходной для пятипалой конечности. В то же время мало вероятно, что конечность четвероногого произошла из длиннолопастного плавника, построенного по типу бисериального архиптеригия, характерного, очевидно, для Holoptychioidei. И вряд ли допустимо, что пятипалая конечность возникла из плавника рыб несколько раз, как того требует теория полифилии.

Экология и тафономия

Самые древние находки относятся к кистеперым (*Porolepis*) и происходят из морских отложений нижнего девона Рейнской области, нижнего — среднего девона С.-З. Сибирской платформы, среднего Урала и из континентальных отложений свиты вуд-бей Шпицбергена. В дальнейшем Holoptychiidae связаны исключительно с континентальными осадками. Osteolepididae и Rhizodontidae в девоне и карбоне встречаются преимущественно в континентальных отложениях, в частности в угленосных бассейнах, но найдены и в морских. Coelacanthida в палеозое — пресноводные, в мезозое переходят в море, где на значительных глубинах у Коморских островов сохраняются до наших дней (*Latimeria*). Эта разная экология двух отрядов связана с их различным строением и судьбой. Rhipidistia, обладавшие внутренними ноздрями, уже в среднем девоне вышли на сушу и дали начало

всему богатству наземных позвоночных. Coelacanthida, не имевшие легочного дыхания, ушли в реликтовые ниши океана.

Самые древние представители двоякодышащих, известные со среднего девона, времени наибольшего развития красноцветных отложений, были еще вполне нормальной «рыбообразной» формы, и только постепенно, к началу карбона приобретают вытянутую форму ныне живущих дипной с их сплошным непарным плавником (рис. 18). Уже некоторые палеозойские представители приспособились к легочному дыханию и к жизни в засушливой обстановке, о чем свидетельствуют находки ископаемых коконов в перми (Romer a. Olson, 1954).

Современные дипной — обитатели илистых мелководных водоемов. *Epiceratodus* — живущий в двух небольших илистых речках Австралии — медлительная, малоподвижная рыба, питающаяся моллюсками, ракообразными, червями и растениями. В период разливов, когда в воде много мути, и в засушливое время года, когда вода портится от гниющих организмов, цератод наряду с жабрами дышит легкими, периодически поднимаясь на поверхность воды. Яйца откладываются среди водяных растений. Южноамериканский *Lepidosiren* и африканский *Protopterus* в засушливое время года зарываются глубоко в ил и, свернувшись кольцом, впадают в спячку до следующего периода дождей. На поверхности кожи выделяется слизь, твердеющая и образующая вместе с илом плотный кокон. Дыхание в это время происходит при помощи легких через отверстие в коконе возле рта. *Lepidosiren* питается моллюсками, *Protopterus* нападает на лягушек и рыб.

Остатки кистеперых встречаются чаще в виде отдельных чешуй, зубов или костей в дельтовых отложениях, реже в виде цельных скелетов или их частей (в отложениях более спокойных вод). Прекрасная иногда сохранность позволяет детально изучить их строение и выяснить историю развития. От дипной сохраняются большей частью только отдельные зубные пластинки (табл. IV, фиг. 12; табл. V) или отдельные чешуи, представляющие большие трудности для определения. Черепа и полные экземпляры встречаются редко.

Геологическое и биологическое значение

Остатки Sarcopterygii в виде чешуй и зубов кистеперых и зубных пластинок дипной встречаются довольно часто, особенно в континентальных отложениях палеозоя, и могут играть заметную роль (в частности кистеперые) для их подразделения и корреляции. Однако сведения о

Sarcopterygii разрозненны и далеко не полны, а фрагментарность материала является подчас большим препятствием для его определения. Особенно представители сем. Osteolepididae (кистеперые) с их гладким дентиновым покровом невозможно различить даже по родам, имея отдельные чешуи и неполные кости.

Большой теоретический интерес как предшественники наземных позвоночных представляют кистеперые. Поскольку предки четвероногих все

еще не найдены, а теории происхождения их носят характер гипотез, проверить правильность последних можно только в результате дальнейшего изучения ископаемых и нынеживущих кистеперых.

Изучение ископаемых динной интересно с точки зрения познания закономерностей развития таких групп, реликты которых мы находим в современной нам фауне.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

НАДОТРЯД CROSSOPTERYGII. КИСТЕПЕРЫЕ

Хрящевой череп (эндокраний) в области выхода тройничного нерва разделен на две части, переднюю (этносфеноидную) и заднюю (отико-окципитальную), более или менее подвижные относительно друг друга. Этому разделению соответствует обычно неплотный контакт между *frontalia* и *parietalia*. Одна или две наружные ноздри, расположенные латерально или дорзолатерально. Есть особые внутренние ноздри (хоаны), отсутствующие у *Coelacanthida*. Верхнечелюстная дуга самостоятельная. Челюсти хорошо развиты, с сильным озублением. Парасфеноид в виде одной кости с небольшими восходящи-

ми отростками или без них. Обычно пара длинных гулярных пластинок и одна непарная перед ними. Тазовый пояс в виде двух пластинок, соединенных вентрально. Могут быть тела позвонков в виде колец или полуколец. Встречаются окостеневшие верхние ребра. Непарные плавники всегда самостоятельны. Внутренний скелет спинных и анального представлен обычно в базальном ряду пластинкой, в дистальном тремя радиалиями, или имеется членистая ось, как в парных. Кожные лучи плавников костные (лепидотрихии). Н. девон — ныне. Два отряда: *Rhipidistia* и *Coelacanthida*.

ОТРЯД RHIPIDISTIA

Наибольшая высота тела в средней части. Эндокраний окостеневает полностью. Носовые полости могут быть сближены и разделены тонкой перегородкой или раздвинуты межносковой областью, заключающей иногда полость. Нёбная поверхность этмоида имеет впереди углубление или парную яму. С каждой стороны одна или две ноздри. Есть хоаны. Имеется ольфакторный выступ и подвесной гребень (*crista suspendens*). Верхнечелюстная дуга причленяется к черепу самостоятельно и с помощью *hyomandibulare* (амфистилия). Базиптеригоидный отросток хорошо развит. Сошники большие. Есть нёбная пластина и *maxillaria*. *Suboperculum* и эктоптеригоид хорошо развиты. *Praeoperculum* самостоятельное. *Dentale* длинное; инфрадентальная серия представлена двумя *splenia*, *angulare* и *supraangulare*. Три озубленных короноида. Зубы бороздчатые снаружи, с простой или слож-

ной складчатостью стенок. *Clavicula* с восходящим отростком. Имеется *interclavicula*. Чувствительные каналы сравнительно узкие. Надглазничный проходит по *nasalia*, *frontale* и *dermosphenoticum*. Могут быть тела позвонков. Хвост без дополнительной средней лопасти. Чешуи ромбические или округлые. В чешуях и покровных костях между отдельными генерациями кожных зубов есть костная прослойка. Н. девон — н. пермь. Два подотряда: *Holoptychioidei* и *Osteolepidoidei*.

ПОДОТРЯД HOLOPTYCHIOIDEI

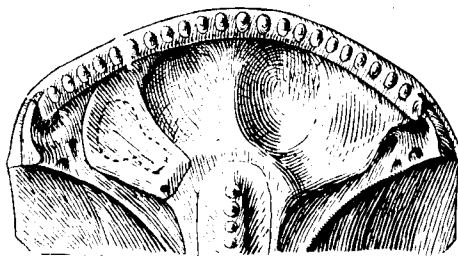
Этмоид с широкой межносковой областью и парной межносковой ямой на нёбной поверхности. Задненосовая стенка довольно тонкая латерально, утолщается медиально. Задненосовое отвер-

ствие, связывающее носовую полость с глазницей, отсутствует. Хоаны небольшие. Между глазницами нет тонкой перегородки: мозговая полость под черепной крышей. Ольфакторные каналы относительно короткие. Пинеального отверстия нет. Парасфеноид обычно широкий, впереди не доходит до этмоида. Сошники без вертикальной озубленной пластины и задних отростков, не контактируют друг с другом. Передний конец *dentale* образует гладкую расширенную площадку, которая может нести зубную спираль. Меккелева кость выступает на границе *praearticulare* с *infradentalia*. Восходящий отросток *clavicula* в выемке переднего края *cleithrum*, полностью налегая на последнее. Тел позвонков нет. Мясистая лопасть в парных плавниках длинная, заостренная; внутренний скелет, по-видимому, типа бисериального архиптеригия. Хвост гетероцеркный. Девон. Два семейства: *Porolepididae* и *Holoptychiidae*.

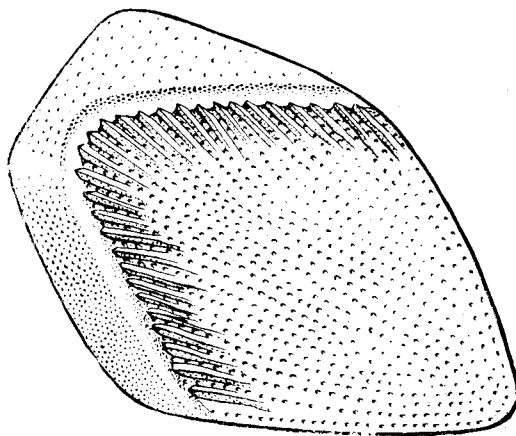
СЕМЕЙСТВО POROLEPIDIDAE
BERG, 1940

С каждой стороны две ноздри. Задняя сообщается с хоаной. Есть срединное *gulare*. *Dentale* образует симфиз. *Spleniale* граничит с *praearticulare*. Наружная поверхность зубов несет плоские широкие складки, разделенные тонкими глубокими бороздками, более частыми у основания зубов. Кости и ромбические чешуи покрыты сплошной мозаикой мелких зубов, между которыми открываются крупные поры. Под мозаикой погруженные в кость зубы предыдущих поколений куполообразной формы. Н. — ср. девон.

Porolepis Woodward, 1891. Тип рода — *Gyrolepis posnaniensis* Kade, 1858; ср. девон (валун) С. Германии. Рыбы от мелких до средних. В межноревой области, по-видимому, отсутствует этмоидная полость. Межноревые ямы очень глубокие. Срединное *gulare* удлинненной формы. *Oreosculum* неправильно-округлое. Нижняя челюсть высокая (длина в 3,5 раза больше высоты), с тупым передним концом. Прекоронаидная яма большая. *Spleniale* выдается из-под *praearticulare*. Симфиз большой. Поры нижнечелюстного канала в несколько рядов. Зубы с простой складчатостью стенок и свободной полостью пульпы. Характерный признак чешуй — крупные поры рядами от передних краев, иногда между гребешками (рис. 26, 19, 20; табл. I, фиг. 6, 7, 8). Несколько видов. Н. — ср. девон (зиген — живет) Прибалтики, Урала, С.-З. Сибирской платформы, Таймыра, Рейнской обл., Шпицбергена, Вьетнама.



19



20

Рис. 19, 20. *Porolepis* Woodward

19 — *Porolepis brevis* Jarvik, этмоид снизу, $\times 2,25$; н. девон Шпицберген (Jarvik, 1942); 20 — *Porolepis* sp., чешуя, $\times 8$ н. или ср. девон, Шпицберген (Ørvig, 1957)

СЕМЕЙСТВО HOLOPTYCHIIDAE
OWEN, 1860

С каждой стороны одна ноздря. Срединное *gulare* нередко отсутствует. Симфиз чаще только на *mentomandibulare*. Наружная стенка зубов обычно покрыта частыми, узкими и мелкими бороздами. Чешуи круглые, гладкие снаружи. В передней части их полукруглое поле мелких кожных зубов с заостренными или вдавленными и направленными назад вершинами. Ср. — в. девон.

Onychodus Newberry, 1857. Тип рода — *O. sigmoides* Newb., 1857; ср. девон Огайо, США. Рыбы от мелких до крупных. Гулярные пластинки и *oreosculum* удлинненной формы. Имеется срединное *gulare*. Нижняя челюсть с закругленным передним концом, с рядом крупных и рядом мелких, почти прямых острых зубов. Лишенная зубов площадка на *dentale* сравнительно небольшая. Имеется симфизная дуга с сильно загнутыми зубами. Зубы круглые в поперечном сечении, с большой пульпарной полостью и слабо складчатым основанием. Складки простые, без боковых ответвлений. *Interclavicula* без вытянутого отростка. *Clavicula* с относительно длинной нижней частью. Чешуи тонкие, покрыты, как и кости, мелкими коническими, наклоненными назад,

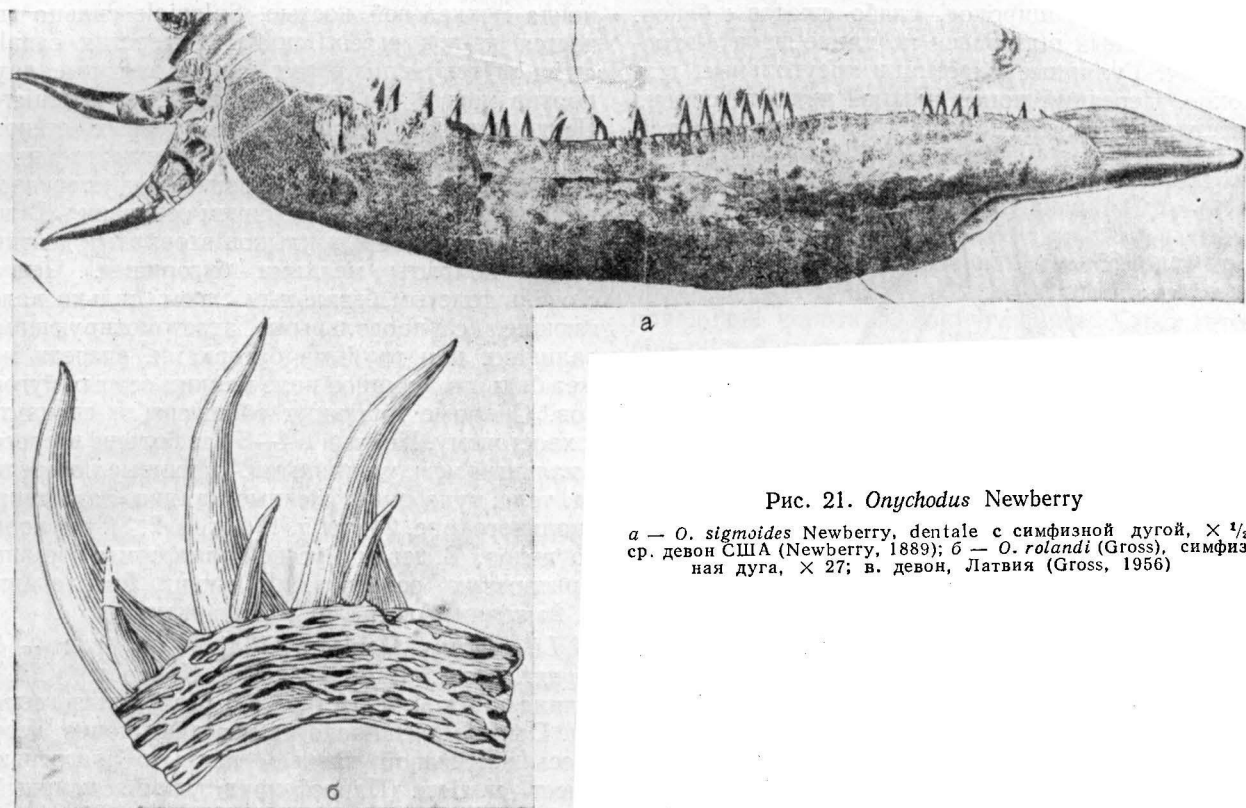


Рис. 21. *Onychodus* Newberry

a — *O. sigmoides* Newberry, dentale с симфизной дугой, $\times \frac{1}{2}$; ср. девон США (Newberry, 1889); *b* — *O. rolandi* (Gross), симфизная дуга, $\times 27$; в. девон, Латвия (Gross, 1956)

бороздчатыми кожными зубами, которые на чешуях могут сливаться в частые гребешки (рис.21; табл. I, фиг. 4, 5). Несколько видов. Ср.— в. девон СССР, З. Европы, Англии, Шпицбергена, США.

Glyptolepis Agassiz, 1844 (*Sclerolepis* Eichwald, 1844). Тип рода — *G. leptoptera* Ag., 1844; ср. девон Шотландии. Гулярные пластинки длинные и узкие. Передний конец нижней челюсти несет зубную спираль. Dentale впереди сильно утолщено, лишенная зубов площадка широкая. Praearticulare образует с dentale и передним отростком первого короноида длинный шов. Симфиз большой. Отверстие canalis articularis на нижней стороне, canalis praearticularis несколько позади, на внутренней стороне челюсти. Клыки слегка изогнуты, со слабо сплюсненной вершиной, боковыми гребнями и округлым поперечным сечением основания. В полости пульпы всех зубов есть вторичный дентин. Складки зубных стенок сложноветвистые (дендродонтные). Кости несут кожные зубы с сильно притупленными вершинами. Чешуи довольно тонкие, с тонкими дентиновыми валиками. Спинные плавники сближены, отодвинуты к хвосту, противостоят брюшным и анальному. Несколько видов. Ср.— в. девон Русской платформы, Новой Земли, Шотландии, Земли Элсмира, С. Америки.

Hamodus Obruchev, 1933. Тип рода — *H. lutkevitchi* Obr., 1933; ср. девон (в. живет, буртнекские слои) Прибалтики. Известны только зубы высотой 1—9 см. Вершина с зубцом (гарпун), основание сильно расширено, разделено продольной бороздой, овальное в поперечном сечении. Микростроение зубов сходно с *Glyptolepis* (рис. 22). Один вид.

Laccognathus Gross, 1941 (*Dendrodus* Pander, 1860). Тип рода — *L. panderi* Gr., 1941; в. девон (н. фран, швентойск. гор.) Прибалтики. На наружной стороне нижней челюсти три удлинненных ямы, открывающихся в примордиальный канал. Передний конец dentale утолщен слабо. Симфиз средних размеров. Praearticulare не достигает симфиза и не граничит впереди с dentale и первым короноидом. Spleniale слабо выдается из-под praearticulare. Кости с кожными зубами, заостренными или зазубренными. Складки стенок зубов сложноветвистые (дендродонтные). Чешуи тонкие, с блестящими куполовидными или вдавленными кожными зубами, не сливающимися в гребни (рис. 23). Один вид.

Holoptychius Agassiz, 1839 (*Dendrodus* Owen, 1841; *Platygnathus*, *Cricodus* Agassiz, 1844; *Lamnodus* Agassiz, 1845; ? *Siphonodus* Fischer, 1852). Тип рода — *H. nobilissimus* Ag., 1839; в. девон Шотландии. Очень крупные рыбы (до 5 м длиной).

Тело короткое, широкое, слабо сжатое с боков. Parietalный щит равен по длине фронтально-этноидному. Гулярные пластинки треугольные, широкие. Передний конец нижней челюсти сильно заострен. Первый короноид сдвинут вперед и

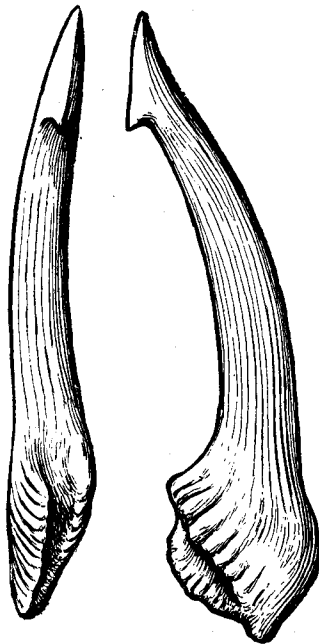


Рис. 22. *Hamodus lutkevitchi* Obruchev, зубы, $\times 1$; ср. девон, Псковская обл. (Bystrow, 1939)

ноида меккелевой костью. Spleniale сильно выдается из-под praearticulare. Отверстия canalis articularis и canalis praearticularis крупные, друг против друга на нижней стороне articulare. Дендродонтная складчатость зубных стенок. Клыки слегка изогнуты, с редкими гребнями дуродентина в нижней половине, ланцетовидной вершиной и округлым сечением основания. В полости пульпы старых клыков вторичный дентин. Кости покрыты мелкими бугорками. Чешуи с очень толстым базальным слоем, сильно налегающие, с продольными анастомозирующими валиками или грубыми бугорками, впереди может быть полулунное поле мелких острых бугорков. Спинные плавники сближены и сдвинуты к хвостовому. Первый в 4—5 раз больше второго. Анальный между спинными. Брюшные посередине тела, тупо закругленные, в два раза шире анального (рис. 24; табл. I, фиг. 1, 2, 3). Несколько видов. В. девон Русской платформы, Тимана, Британских островов, Бельгии, Гренландии, С. Америки, Австралии и Антарктики.

Litoptychus Denison, 1951. Тип рода — *L. bryanti* Den., 1951; в. девон Колорадо, США. Длина нижней челюсти в 4,5 раза больше высоты. Dentale расширено на переднем конце, несет здесь небольшой клык и покрыто шагренью, имеет симфиз. Парасфеноид узкий, длинный. Зубы конусовидные, с прямой вершиной, овальные в сечении, без ясных режущих краев, внизу крупноскладчатые. Складки простые или ветвящиеся, в них никогда не заходит кость. Полость пульпы свободная. Имеются овальные кольцевидные позвонки. Кости с мелкими бугорками, соединенными или слившимися в гребни. Чешуи круглые, 25—30 мм в диаметре, тонкие, без

прекороноидная яма очень маленькая. Лишенная зубов площадка на переднем конце dentale сравнительно небольшая. Praearticulare отделено от dentale и переднего отростка первого корс-

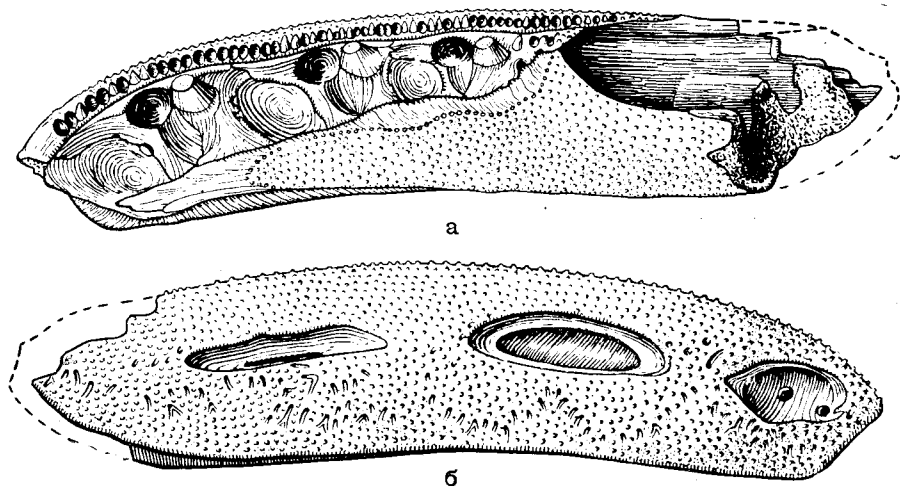


Рис. 23. *Laccognathus panderi* Gross, правая половина нижней челюсти а — медиально; б — латерально, $\times 3/5$; в. девон, Латвия (Gross, 1941)

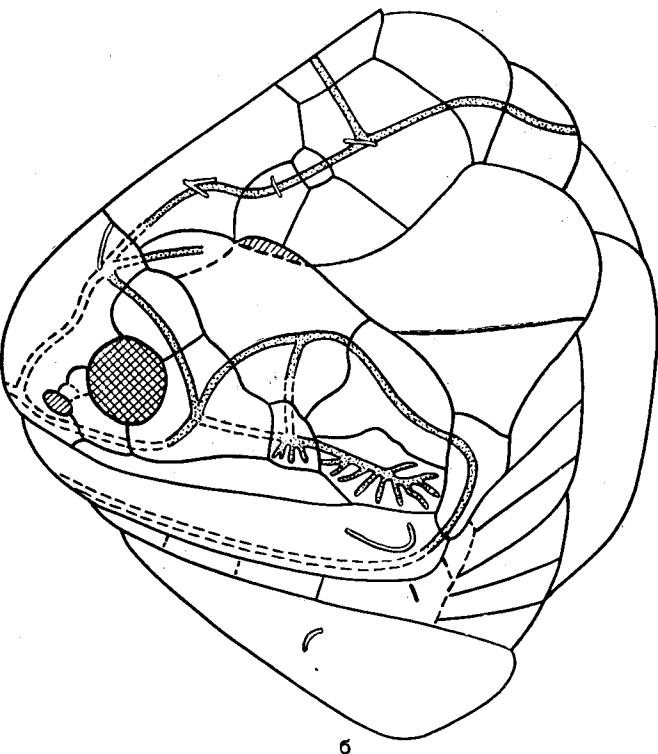
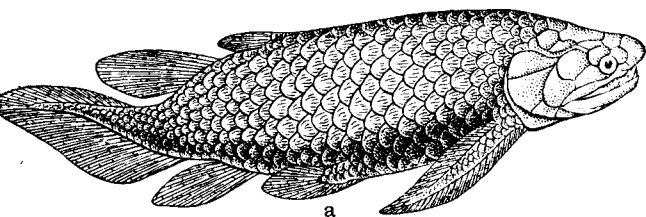


Рис. 24. *Holoptychius flemingi* Agassiz

a — общий вид, $\times \frac{1}{8}$ (Traquair из Broili u. Schlosser, 1923);
 б — череп сбоку, $\times 2$ (Jarvik, 1948)

бугорка или ребра внутри. Перекрываемая поверхность больше свободной. Орнамент — ветвящиеся гребни, сменяющиеся впереди радиальными рядами дентиновых бугорков с уплощенными и направленными назад вершинами. Один вид.

ПОДОТРЯД OSTEOLEPIDOIDEI

Носовые полости у большинства сближены, но могут быть широко раздвинуты. Передняя часть небной поверхности этмоида занята непарным углублением. Одна наружная ноздря. Задненосовая стенка тонкая. Носовая полость открывается в глазницу особым задненосовым отверстием, которое может сообщаться с хоаной или отделено от нее костной перемычкой. Ольфакторные каналы обычно длинные. Почти

всегда есть пинеальное отверстие. Парасфеноид обычно узкий, под этмоидом (рис. 6). Сошники с вертикальной озубленной пластиной, нередко с развитыми задними отростками, часто контактируют друг с другом. Передний конец dentale озублен, может нести клыки. Praearticulare граничит с infradentalia. Восходящий отросток clavicula налегает на нижнюю часть переднего края cleithrum. Есть позвонки в виде колец или полуколец (рис. 13). Мясистая лопасть в парных плавниках короткая, закругленная. Хвост гетероцеркный или дифицеркный. Ср. девон — н. пермь. Три семейства: Osteolepididae, Eusthenopteridae, Rhizodontidae.

СЕМЕЙСТВО OSTEOLEPIDIDAE COPE, 1889

Длина этмоида равна половине длины этмосфеноида. Два tectalia anteriora (рис. 25).

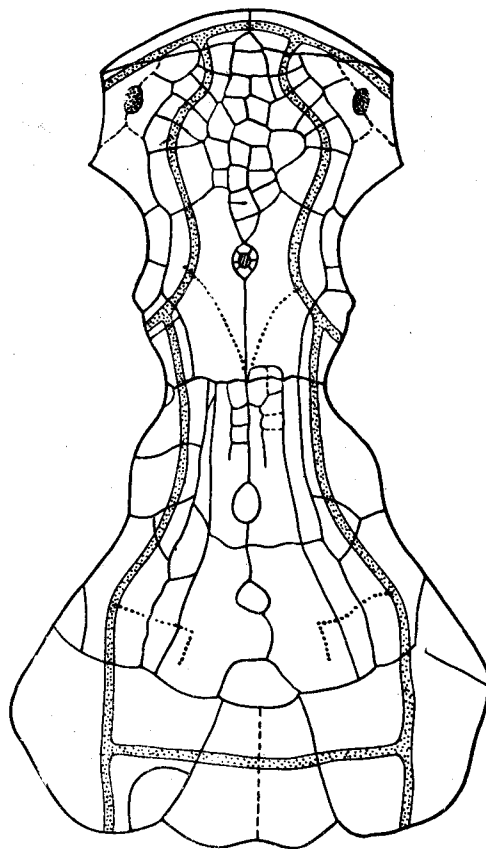


Рис. 25. Крыша черепа Osteolepididae (Jarvik, 1948)

Postrostralia posteriora много. Extratemporale может отсутствовать. Postorbitale образует край брызгальца. Pariетальный щит относительно длинный, в 1,1—1,5 раза короче фронто-этмоидного. Нижняя челюсть высокая. Зубы обычно

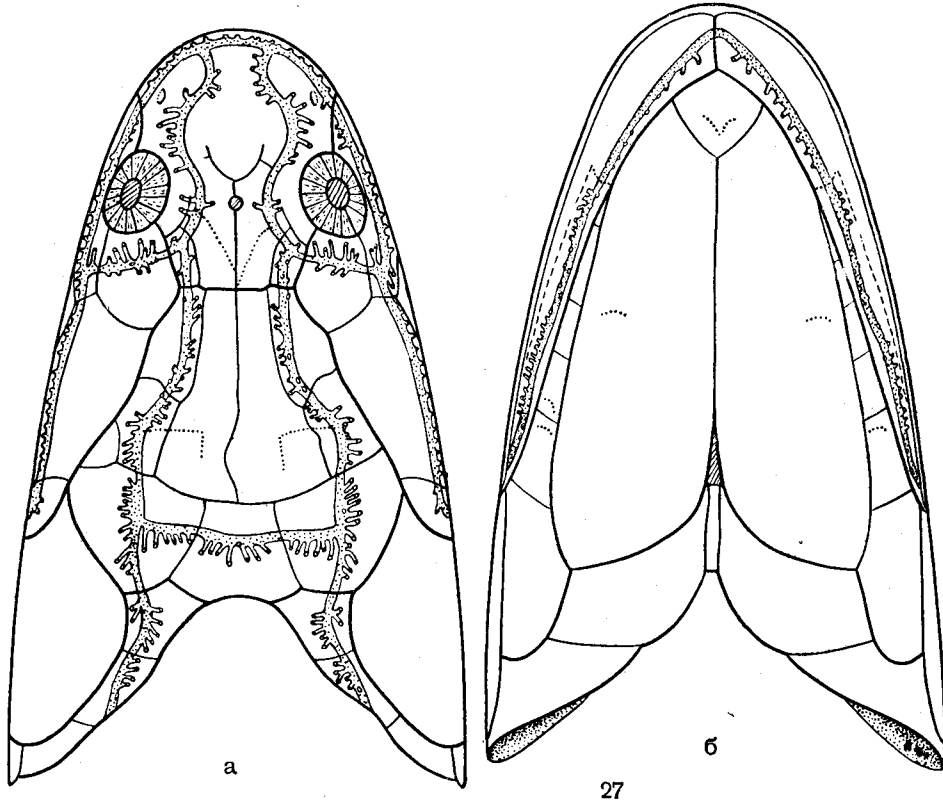
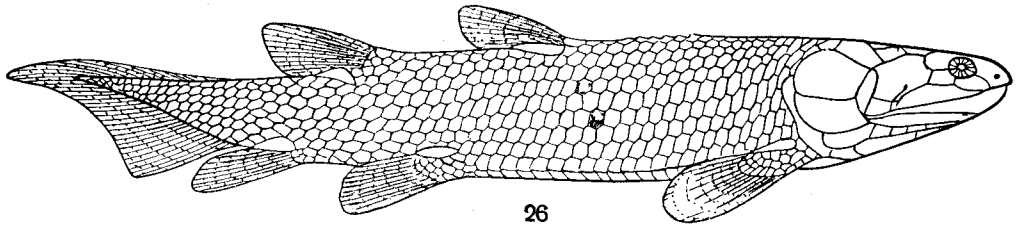


Рис. 26—27. *Osteolepis macrolepidota* Agassiz

26 — общий вид, $\times 3/4$; 27 — череп, $\times 2$: а — сверху; б — снизу; ср. девон, Шотландия (Jarvik, 1948)

е простыми, неветвящимися складками, между которыми не заходит кость, и свободной пульпарной полостью. Кости и чешуи обычно покрыты паркетом кожных зубов с мелкими порами между ними, под которыми есть костные бугорки или сеть ребрышек, обнажающихся при резорбции и стирании. Чешуи ромбические, с вертикальным ребром на внутренней поверхности, сочленовная каемка узкая, отделена бороздой. Ср. девон — н. пермь.

Osteolepis Valenciennes et Pentland, 1829 (*Pleiopterus* Agassiz, 1835; *Tripterus* McCoy, 1848; *Triplopterus* McCoy, 1855). Тип рода — *O. macrolepidota* Val. et Pentl., 1829; ср. девон (оркадиан) Шотландии. Небольшие стройные рыбы 7—45 см длиной. Этмоид высокий. Носовые полости сближены. Костная перемычка, отделяющая задненосовое отверстие от хоаны, посреди-

не высоты этмоида. Ноздри далеко впереди, видны сверху. Передние кости крыши черепа слиты. Орбиты средних размеров или крупные (не менее 0,4 длины парietального щита). Посторбитальный отдел не более 0,16—0,33 орбитального и преорбитального. Пинеальное отверстие обычно между орбитами. Dermosphenoticum довольно короткое. Щечная пластина более чем в 2 раза длиннее парietального щита. Jugale касается орбиты. Postorbitale короткое (высота равна длине). Длина maxillare равна 6,4 высоты. Чувствительные каналы ветвистые. Позвонки не окостеневают. Первый спинной плавник посредине тела, брюшные против промежутка между спинными, анальный между вторым спинным и хвостовым. Хвост гетероцеркный (рис. 26, 27). Два вида. Ср. девон Шотландии. Родовая принадлежность чешуй и костей из ср. — в. девона

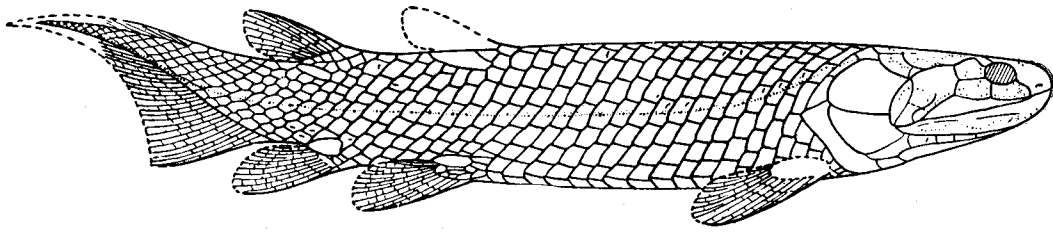


Рис. 28. *Thursius pholidotus* Traquair, $\times 5/8$; в. девон, Шотландия (Jarvik, 1948)

СССР, Антарктики, Австралии и др., отнесенных к этому роду, не выяснена.

Thursius Traquair, 1888. Тип рода — *Dipterus macrolepidotus* Sedgwick et Murchison, 1829; ср. девон (оркадиан) Шотландии. Рыбы не более 30 см длиной. Этмоид высокий. Носовые полости сближены. Костная перемычка между хоаной и задненосовым отверстием почти на уровне вентральной поверхности этмоида. Ноздри вблизи края рта, почти не видны сверху. Орбиты средних размеров (0,44—0,54 длины парietального щита). Передние кости крыши черепа слиты. Есть пинеальное отверстие. Спинные плавники сближены, брюшные и анальный против первого и второго спинных. Хвост гетероцеркный (рис. 28). Три вида. Ср. девон Прибалтики (*Megalichthys fischeri* Eichwald, 1844), Шотландии; в. девон Канады, Рейнской обл.

Gyroptychius McCoy, 1848 (*Diplopterax* M'Cooy, 1855; *Canningius* Säve-Söderbergh, 1937). Тип рода — *Diplopterus agassizi* Traill, 1841, пом. геп. праеосс.; ср. девон Шотландии. Тело удлиненное, до 45 см длиной. Этмоид высокий. Носовые полости сближены. Костная перемычка между хоаной и задненосовым отверстием на уровне вентральной поверхности этмоида. Ноздри вблизи края рта и не видны сверху. Передние кости черепа слиты. Орбиты не более 0,45 длины парietального щита. Посторбитальный отдел более $1/3$ длины орбитального и преорбитального. Пинеальное отверстие в посторбитальном отделе. *Dermosphenothis* длинное, узкое. Щечная пластина длинная, низкая, более 2,2 раза длиннее парietального щита. *Lacrimale* обычно граничит с *postorbitale*, отделяя *jugale* от орбиты. *Maxillare* низкое (длина в 10 раз больше высоты). Трубки чувствительных каналов ветвистые. Позвонки не окостеневают. Спинные плавники отодвинуты к хвосту, первый немного позади начала брюшных, второй против анального, хвост почти дифицеркный. Чешуи мелкие (рис. 29, 30). Около шести видов. Ср. девон Шотландии, Гренландии, Норвегии, Рейнской обл.

Latvius Jarvik, 1948. Тип рода — *Osteolepis grewingki* Gross, 1933; в. девон. (н. фран, снето-

горские сл.) Прибалтики. Небольшие рыбы до 30 (?) см длиной. Передние кости черепа слиты. Ноздри видны сверху. Пинеальное отверстие в посторбитальном отделе. Длина *maxillare* в 6 раз больше высоты. Передний зуб *dentale* намного превосходит по величине последующие. Длина нижней челюсти в 4—4,5 раза больше высоты ее. Многочисленные поры каналов боковой линии в 2—3 ряда (в отличие от всех других родов с однорядным расположением их). Под паркетом кожных зубов тонкие бугорки и валики (рис. 31). Один вид.

Megistolepis Obruchev, 1955. Тип рода — *M. klementzi* Obr., 1955; в. девон (фран, кохайская св.) Минусинской и Тувинской котловин. Крупные рыбы, до 2 м длиной. Чешуя 2 см длиной. На нижней челюсти шовные поверхности для симфизных окостенений (табл. IV, фиг. 8). Один вид.

? *Panderichthys* Gross, 1941 (*Polyplocodus* Pander, 1860). Тип рода — *Cricodus rhombolepis* Gr., 1930; в. девон (н. фран, аматские сл.) Латвии. До 2 м длиной. Ростр широкий и довольно длинный. Ноздри у края рта. Этмоид низкий. Носовые полости широко раздвинуты и открываются в глазищу отверстием, сообщающимся с хоаной. Хоанная вырезка маленькая. Имеется этмоидная полость. Передний конец *dentale* несет клык и *praedentale*. *Supraangulare* не закрывает нижнего края челюсти. В складки нижней крупноборозчатой половины зубов заходит кость не глубже, чем до двух третей складок, не проникая в их ответвления (ризодонтная складчатость). Полость пульпы малых зубов свободна, в клыках частично заполнена костно-дентиновыми перекладинами. Кости и чешуи без паркета кожных зубов, покрыты костными бугорками или гребнями, образующими ячеистую скульптуру (рис. 32, 33; табл. II, фиг. 6; табл. III, фиг. 2—9). Три-четыре вида. В. девон Русской платформы и Тимана.

? *Glyptopomus* Agassiz, 1844 (*Glyptolaemus* Huxley, 1859). Тип рода — *G. minor* Ag., 1844; в. девон (в. фамен) Шотландии. Стройные рыбы щукообразной формы, до 60 см длиной. Ноздри высоко, хорошо видны сверху. Носовые полости широко раздвинуты. Фронтально-этмоидный щит

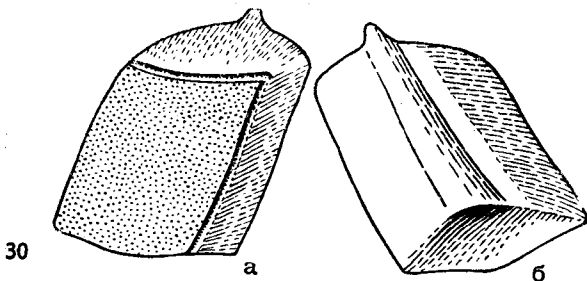
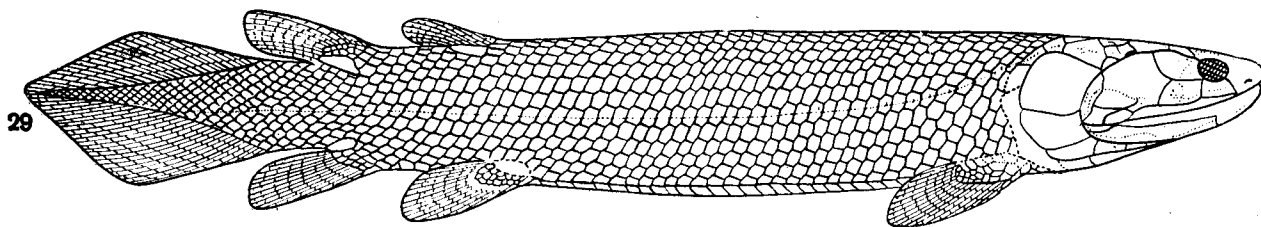


Рис. 29—30. *Gyroptichius agassizi* (Traill)
29 — общий вид, $\times 1/3$; 30 — чешуя; а — снаружи; б — изнутри,
 $\times 6$ ср. девон, Шотландия (Jarvik, 1948)

короткий (равен или короче париетального). Орбиты не более 0,3 длины париетального щита. Пинеальное отверстие между орбитами или несколько сзади. Щечная пластина в 2 раза длиннее париетального щита. Трубки чувствительных каналов сильно ветвятся. Первый спинной

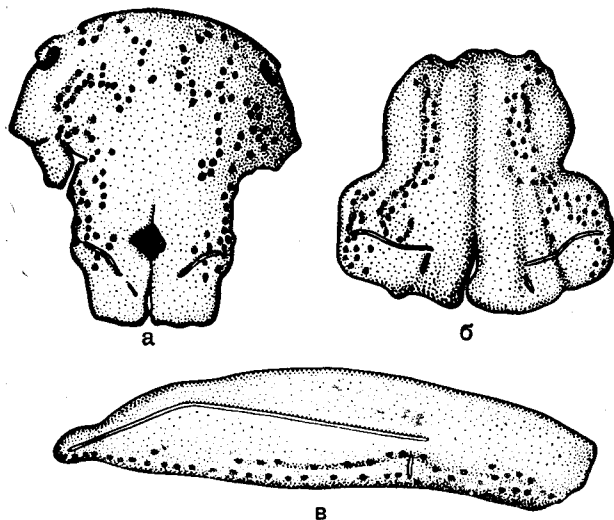


Рис. 31. *Latovius grewingki* Gross

а — фронто-этмоидный щит; б — париетальный щит; в — нижняя челюсть латерально, $\times 3$; в. девон, Латвия (Gross, 1936a)

плавник позади середины тела, брюшные и анальный в промежутках между спинными и хвостовым. Хвост дифицеркный. Чешуи и кости без паркета кожных зубов, с костными ребрышками, иногда образующими сеть. Четыре вида. В. девон (в. фамен) Шотландии, США.

Megalichthys Agassiz, 1844 (*Centroodus* McCoy, 1848; *Parabatrachus* Owen, 1853; *Rhomboptichius* Young, 1866). Тип рода — *M. hibberti* Ag., 1844; ср. карбон Англии. До 1,5 м и более длиной. Удлиненно-веретеновидное тело. Передние кости крыши черепа не слиты. Нет пинеаль-

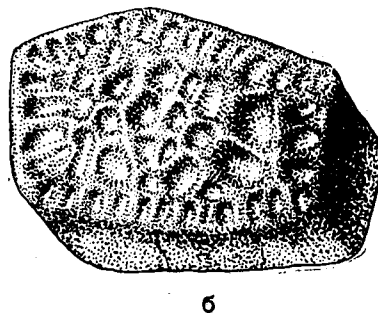
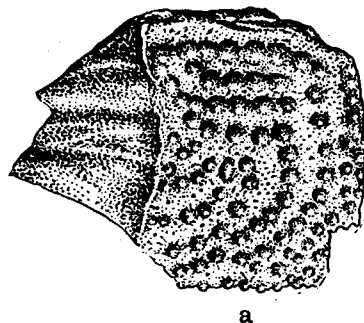
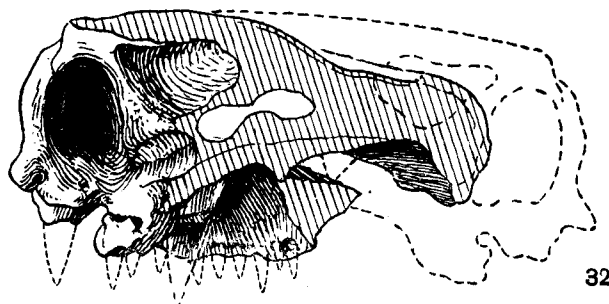


Рис. 32—33. *Pande. ichthys* Gross

32 — *P. stolbovi* Vorobyeva, этмоид сзади, $\times 1$; в. девон (шелонские — ильменские слои), Ленинградская обл. (Воробьева, 1963a); 33 — чешуя: а — *P. rhombolepis* Gross, $\times 4$; в. девон (аматские слои), Латвия; б — *P. bystrowi* Gross, $\times 3$; в. девон (орловско-сабуровские слои), Орловская обл. (колл. Палеонтол. ин-та)

ного отверстия. Длина орбит не более 0,3 длины парietального щита. *Dermosphenoticum* длинное. *Jugale* касается края орбит. *Dentale* впереди несет клык, равный по диаметру короноидному. По-видимому, только два короноида. Окостеневшие позвонки в виде тонких колец. Спинные плавники противостоят брюшным и анальному. Хвост гетероцеркный. Чешуи квадратные, крупные, до 2,2 см, сочленовная каемка значительной ширины. Несколько видов. Карбон Европы и С. Америки.

Ectosteorhachis Cope, 1880. Тип рода — *E. nitidus* Cope, 1880; н. пермь Техаса. Наибольшая ширина этмоида в задней части. Ноздри сдвинуты вперед и высоко над краем рта, хорошо видны сверху. Ростр широкий. Носовые полости широко раздвинуты, этмоидной полости нет. Сошники не контактируют друг с другом. Парасфеноид широкий, слит с эндокранием и несет узкую озубленную пластинку. Имеется задненосовое отверстие, отделенное от хоаны костной перемычкой. Пинеального отверстия нет. Зубы крупноскладчатые у основания. Передний конец нижней челюсти несет клыки. Один вид.

СЕМЕЙСТВО EUSTHENOPTERIDAE BERG, 1955

Длина этмоида около одной трети длины этмосфеноида. Одно *tectale anterior* и одно *postrostrale posterior*. Всегда есть *extratemporale*. Нижняя челюсть сравнительно низкая. Между складками в основании зубов кость (ризодонтная складчатость). Чешуи и кости покрыты костными бугорками и гребнями, иногда образующими сеть. Чешуи округлые, довольно тонкие, снаружи в центре короткое ребрышко; сочленовная каемка широкая и нерезко выражена. Ср. — в. девон.

Tristichopterus Egerton, 1861. Тип рода — *T. alatus* Egert., 1861; ср. девон Шотландии. Небольшие веретенovidные рыбы с довольно высоким этмоидом. Носовые полости сближены и разделены тонкой перегородкой. Задненосовое отверстие отделено от хоаны костным мостиком. Большая хоанная вырезка. Parietalный щит длинный, $\frac{5}{7}$ фронто-этноидного. Зубы округлые в сечении. Хвост гетероцеркный. Позвонки в виде колец. Один вид.

Eusthenopteron Whiteaves, 1881. Тип рода — *E. foordi* Whit., 1881; в. девон В. Канады. Рыбы 30 см — 1 м длиной, очень похожие на *Tristichopterus*. Орбиты крупные ($\frac{1}{4}$ длины фронто-этноидного щита). Преорбитальный отдел равен посторбитальному. *Posterior supraorbitale* граничит с *dermosphenoticum* и не отделяет *lacrimalle* и *jugale* от орбиты. Передняя часть *lacrimalle* выше задней. *Maxillare* наибольшей высоты в зад-

ней половине. Пинеальное отверстие обычно на уровне центров радиации *frontalia*. Parietalный щит сравнительно длинный, 0,54 фронто-этноидного. Нижняя челюсть низкая, длина в 8—9 раз больше высоты. Передние зубы на *dentale* мелкие. Зубы крупноскладчатые в основании, могут быть с киями по бокам. Кость доходит до конца расщепов между складками, складки простые или слабо ветвистые. Полость пульпы свободная. Орнамент костей и чешуй гребенчато-бугорчатый, с преобладанием бугорков. В позвоночнике окостеневают верхние и нижние дуги и интердорзальные элементы (верхние плевроцентры). Непарные плавники отодвинуты назад, первый спинной впереди брюшных, второй почти против анального. Хвост слабо гетероцеркный, со средней лопастью. Перекрываемая часть чешуй менее $\frac{1}{2}$ общей их поверхности (рис. 4, 5, 13, 14, 15, 34; табл. II, фиг. 5). Четыре вида. В. девон (фран) Прибалтики, Шотландии, Канады, В. Гренландии.

Eusthenodon Jarvik, 1952. Тип рода — *E. wängsjöi* Jarv., 1952; в. девон (в. фамен) В. Гренландии. Крупные рыбы, до 2,5 м длиной. Строевые этмоидного отдела эндокrania, как у *Eusthenopteron*. Орбиты небольшие (0,12 длины фронто-этноидного щита). Преорбитальный отдел короче посторбитального. *Posterior supraorbitale* отделяет *jugale* и *lacrimalle* от орбиты и не граничит с *dermosphenoticum*. Задняя часть *lacrimalle* несколько выше передней. Наибольшая высота *maxillare* в передней половине. Пинеальное отверстие позади центра радиации *frontale*. Parietalный щит короткий, широкий, в 2,3 раза короче фронто-этноидного. Длина нижней челюсти больше высоты в 6—6,5 раз. Передние зубы на *dentale* мелкие. Зубы крупноскладчатые в основании. Характер захождения кости в складки как у *Eusthenopteron*. Полость пульпы заполнена перекладинами кости, в старых клыках на них слой вторичного дентина. Орнамент костей бугорчато-гребенчатый (отдельные бугорки редки). Орнамент чешуй — тонкие извилистые переплетающиеся гребни; перекрываемая зона — $\frac{3}{4}$ общей поверхности (рис. 3а; 35, табл. I, фиг. 9—14; табл. II, фиг. 1). Два вида. В. девон (ср. фран) Главного девонского поля (*E. wenjukowi* (Ronon)); в. фамен Гренландии.

? *Platycephalichthys* Vorobyeva, 1959. Тип рода — *P. bischoffi* Vorobyeva, 1959; в. девон (ср. фран) Главного девонского поля, р. Ловат. Очень крупные рыбы, до 4 м длиной. Этмоид уплощенный. Ростр короткий. Носовые полости разделены широкой межносковой областью, включающей этмоидную полость. Хоанная вырезка маленькая. Орбиты небольшие. Преорбитальный отдел короткий: составляет половину

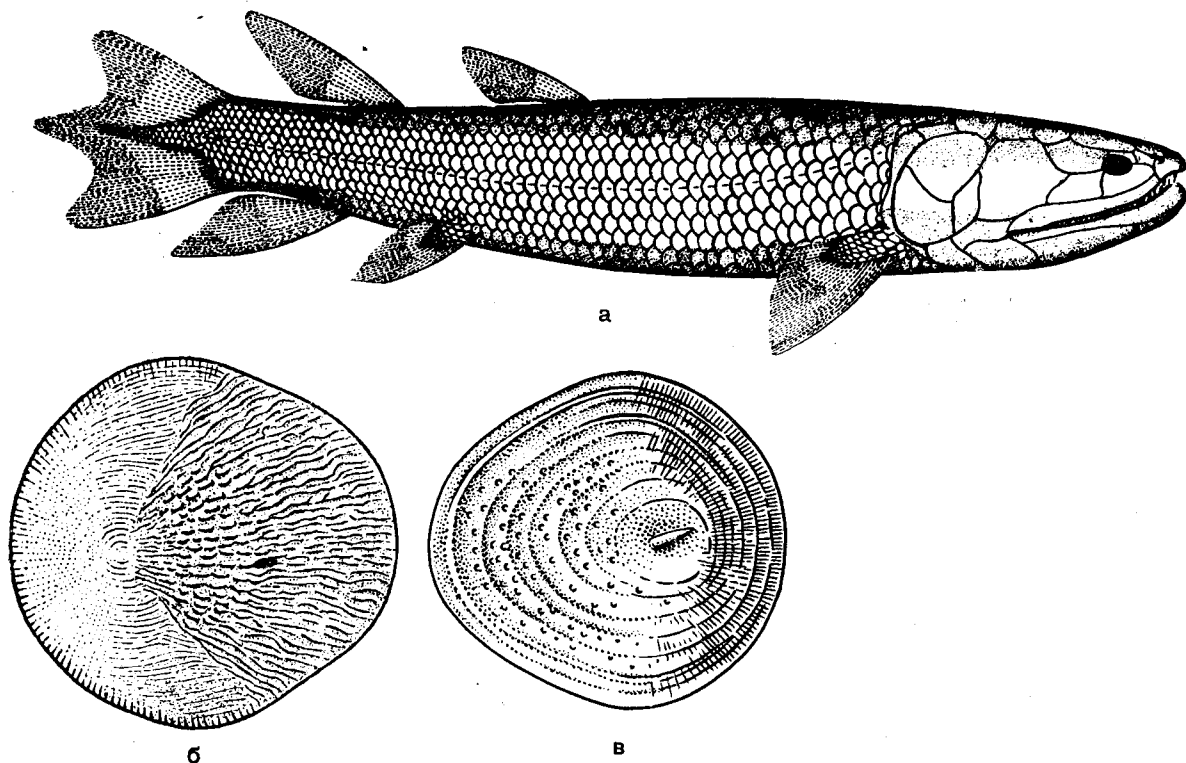


Рис. 34. *Eusthenopteron foordi* Whiteaves

а — общий вид, $\times 16$; б, в — чешуя: б — снаружи; в — изнутри, $\times 5$; в. девон, Канада (Jarvik, 1950)

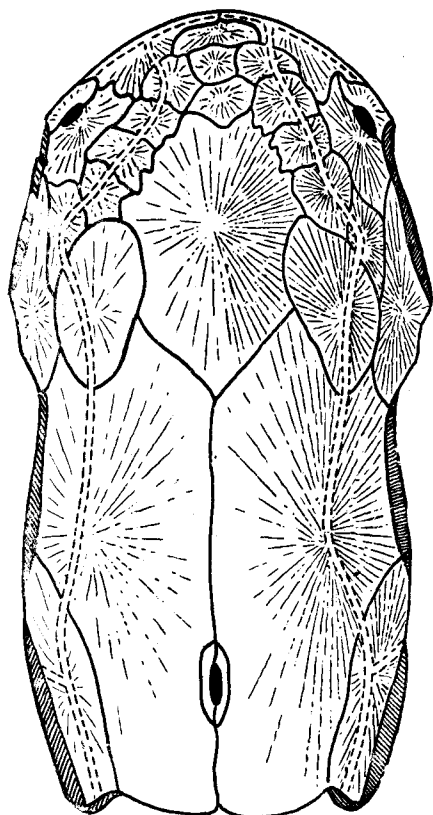


Рис. 35. *Eusthenodon wenjukowi* (Rohon), фронто-этноидный щит, $\times 1$; в. девон (шелонские — ильменские слои), Ленинградская обл. (Воробьева, 1960б)

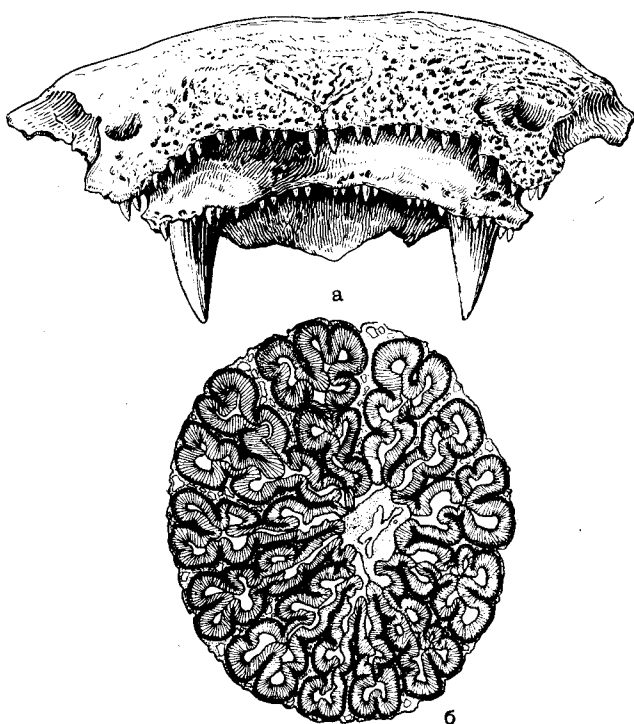


Рис. 36. *Platycephalichthys bischoffi* Vorobyeva

а — череп спереди, $\times \frac{2}{3}$; б — микростроение основания зуба диаметром 2—3 мм; в. девон (снежские — надснежские слои), Новгородская обл. (колл. Палеонтол. ин-та)

орбитального и посторбитального. Posterior supraorbitalе отделяет от орбиты postorbitale и jugale. Postorbitale достигает края брызгальца. Задняя часть lacrimalе значительно выше передней. Высота maxillare несколько больше в задней части. Пинеальное отверстие в задней половине frontale. Длина нижней челюсти в 5—6 раз больше высоты. Передние зубы на dentale крупные, клыковидные. Нижняя половина зубов мелко складчатая, верхняя — крупно складчатая. Кость заходит во все складки, но достигает их конца только в верхней половине зуба. Скульптура костей гребенчато-бугорчатая. Чешуи (?) небольшие, 12—13 мм в диаметре (рис. 7, 36; табл. II, фиг. 2, 3, 4; табл. III, фиг. 1). Три вида. В. девон (ср. фран — фамен) Главного девонского поля.

СЕМЕЙСТВО RHIZODONTIDAE TRAQUAIR, 1881

Зубы с простой складчатостью, кость в складки обычно не заходит, полость пульпы свободная. Бывают позвонки в виде колец или дуг. Кости и чешуи без кожных зубов и несут бугорки или гребни, иногда сливающиеся в сеть. Чешуи округлые или овальные, обычно тонкие, с бугорком или продольным ребрышком внутри. В. девон — в. карбон.

Sauripterus Hall, 1843. Тип рода — *S. taylori* Hall, 1843; в. девон (фамен) Пенсильвании, США. Крупные рыбы. Нижняя челюсть до 25 см длиной, низкая. Зубы лезвиевидные до основания, с большой полостью пульпы. Позвонки в виде колец. Лепидотрихии только по нижнему краю грудного плавника. Кости с бугорками, более или менее сливающимися в короткие извилистые гребни. Чешуи округло-треугольные, с мелкими коническими или округлыми бугорками. Три вида. В. девон США, Шотландии.

Devonosteus Jaekel, 1927. Тип рода — *D. proteus* Jkl., 1927; в. девон (фран) Вильдунгена, Германия. Известен только плохо сохранившийся череп. Два праemaxillaria. Maxillare с пятью, сошники с двумя тупыми конусовидными зубами. Меккелев хрящ, по-видимому, не окостенел. Palatoquadratum окостеневшее. Один вид.

Thamatolepis Obruchev, 1941. Тип рода — *T. edelsteini* Obr., 1941; в. девон (фамен) Минусинской котловины. Зубы сложно-складчатые. Крупные высокие чешуи (длина 13—26 мм, ширина 14—19 мм), с мелкими удлиненными почти не сливающимися бугорками на свободной поверхности, которая отделяется тройкоогнутой границей от перекрываемой части. На внутренней стороне вертикальное ребро. Слабо развитое сочленение типа выступа и ямки (табл. IV, фиг. 7). Один вид.

Rhizodus Owen, 1840. Тип рода — *Megalichthys hibernica* Agassiz et Hibbert, 1836; н. карбон Шотландии. Очень крупные рыбы (передняя половина нижней челюсти около 25 см). Dentale впереди несет большой клык. Зубы крупно складчатые внизу, гладкие и лезвиевидные вверху, с 1—2 режущими краями, овальные в сечении. Между складками в основании зубов кость. Полость пульпы небольшая. Interclavicula с длинным отростком. Чешуи большие, довольно тонкие, округло-квадратные. Скульптура — бугорки и ребрышки, образующие сеть. Несколько видов. Н. карбон Британских о-вов, С. Америки.

Rhizodopsis Young, 1866 (*Characodus*, *Ganododus*, *Gastrodus* Owen, 1867; *Orthognathus* Barkas, 1873). Тип рода — *Holoptychius sauroides* Williamson, 1849; ср. карбон Британских о-вов. Около 50 см длиной. Передняя половина тела сильно сжата с боков. Строение эндокrania как у *Osteolepis*. Parietalный щит длиннее фронтально-эпиморного. Передний конец dentale несет большой клык. Зубы без режущих краев, круглые в сечении, гладкие. Interclavicula без длинного отростка. Спинные плавники против брюшных и анального. Хвост гетероцеркный. Чешуи удлиненно-округлые, тонкие, центр окостенения совпадает с геометрическим. Скульптура чешуй — очень тонкие, радиальные, гладкие, волнистые гребни, пересекающие хорошо заметные концентрические ребрышки колец нарастающей. На свободной части, составляющей $\frac{1}{4}$ поверхности чешуи, гребни менее частые, чем на перекрываемой, борозды между ними в два раза шире гребней (табл. IV, фиг. 1). Несколько видов. Н. карбон Подмосковья, Донбасса, Минусы; карбон 3. Европы и С. Америки.

Strepsodus Young, 1866 (*Dendroptychius* Young, 1866; *Archichthys* Hancock et Atthey, 1870; *Labyrinthodontosaurus* Barkas, 1873). Тип рода — *Holoptychius sauroides* Binney, 1841; ср. карбон Британских о-вов. Рыбы средних или крупных размеров. Зубы несколько загнуты назад или прямые, округлые в сечении, гладкие лабиально, бороздчатые лингвально. Clavicula и interclavicula как у *Rhizodus*. Кости и чешуи с бугорками или извилистыми гребнями. Чешуи 35—40 мм в диаметре, тонкие, центр окостенения обычно сдвинут вперед. Задний и передний сектора с гладкими радиальными ребрышками, более грубыми сзади (табл. IV, фиг. 5, 6). Несколько видов. Н. карбон Сибири; н. — ср. карбон Франции, Англии, Австралии, Канады.

Кроме того: *Colonodus*, McCoy, 1848, н. карбон Ирландии; *Sigmodus* Waagen, 1879, пом. праеос., пермь Соляного кряжа. Проблематические конусовидные зубы с большой полостью пульпы.

ОТРЯД COELACANTHIDA (ACTINISTIA). ЦЕЛАКАНТЫ

Наибольшая высота тела на уровне переднего края первого спинного плавника (рис. 37). Эндокраний у ранних в виде двух окостенений, у поздних хрящевой с отдельными окостенениями

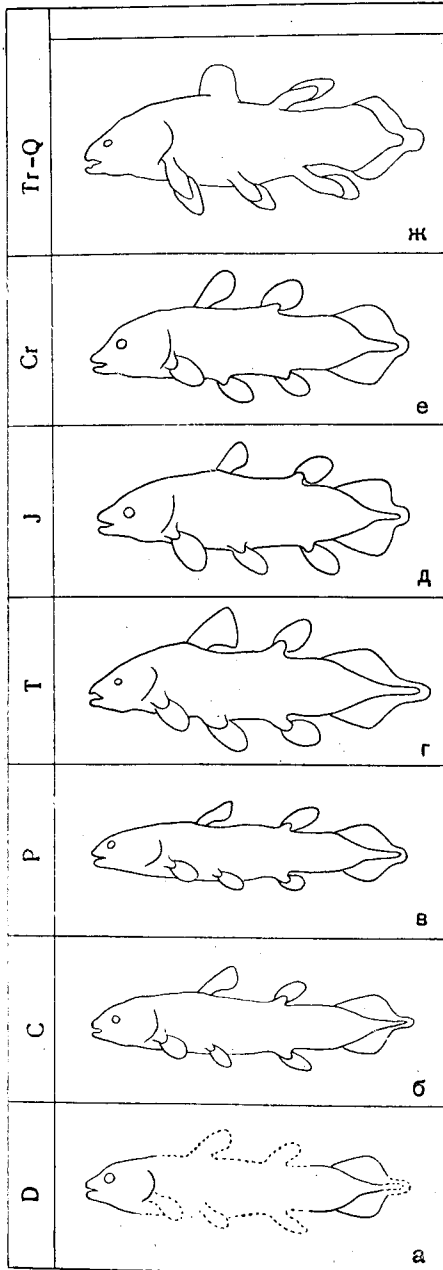


Рис. 37. Эволюция формы тела у целакантов (Schaeffer, 1952b)

a — *Diplocercides*; *б* — *Rhabdoderma*; *в* — *Coelacanthus*; *г* — *Diplurus*; *д* — *Undina*; *е* — *Macropoma*; *ж* — *Latimeria*

(парное этмоидное, срединное сфероидное (базисфеноид), парные ушные и затылочные). Этмоид кверху расширяется и включает ростральную полость. На небной поверхности его нет углублений. С каждой стороны две ноздри с общим внутренним отверстием. Хоан нет. Задне-носовая стенка толстая. Носовая полость не сообщается с глазницей. Канал для обонятельного нерва очень короткий. Ольфакторный выступ и подвешной гребень не выражены. Нюомандибуларе редуцируется. Верхнечелюстная дуга приключается к эндокранию самостоятельно. Базиптеригонидный отросток частично или полностью редуцирован. Имеется предушной отросток. Сошники слабо развиты, без озубленной вертикальной пластины и заднего отростка. Нет *maxillaria* и небной пластины. *Suboperculum* и *ectopterygoideum* отсутствуют или слабо развиты. *Praeoperculum* слито с *quadrato-jugale*. *Dentale* короткое, перекрыто единственным *splendale* и *angulo-supraangulare*. Два короноида, передний — маленький, без зубов. Зубы гладкие снаружи, без складок, с большой полостью пульпы. *Clavicula* без восходящего отростка, сильно перекрывает *cleithrum*. Имеется *extracleithrum*, не гомологичное костям других рыб. Нет *interclavicula*. Чувствительные каналы довольно широкие. Надглазничный между *supraorbitalia* и *frontonasalia*. Есть добавочные анастомозы между ним и подглазничным. Плавательный пузырь у некоторых окостеневший. Тела позвонков только иногда в хвостовой области. Первый спинной и анальный плавники смещены вперед. Хвост дифицеркный с дополнительной средней лопастью. Каждый луч поддерживается одной радиалией. В парных плавниках радиалии сильно редуцированы. Лепидотрихии частично сегментированы, в спинных и анальном могут сидеть на пластинке. Чешуи округлые с кожными зубами или валиками. Между генерациями зубов отсутствует костная прослойка. Ср. девон — ныне. Три подотряда: *Diplocercidoidei*, *Coelacanthoidei*, *Laugioidei*.

ПОДОТРЯД DIPLOCERCIDOIDEI

Эндокраний окостеневает. Есть базиптеригонидный отросток. Межглазничная перегородка окостеневавшая. Сошники сравнительно большие. Имеются *suboperculum* и *ectopterygoideum*. Нет окостеневших ребер. Ср. девон — карбон. Два семейства: *Diplocercididae* и *Rhabdodermatidae*.

СЕМЕЙСТВО DIPLOCERCIDIDAE
STENSIÖ, 1922

Эндокраний окостеневаает в виде двух непарных костей (ethmosphenoideum и otico-occipitale). Базиптеригоидный отросток хорошо развит. Nasalia и postrostralia многочисленные. На парасфеноиде имеется гипофизное отверстие. Склеротические пластинки неизвестны, возможно, не окостеневают. В хвостовой области есть окостеневшие тела позвонков. Ср.— в. девон.

Euporosteus Jaekel, 1927. Тип рода — *E. eifeliensis* Jkl., 1927; ср. девон (живет) 3. Германии. Маленькие рыбы. Этмоид около $\frac{1}{2}$ длины этмосфеноида, отношение ширины к длине и высоте 4 : 3 : 2. Парасфеноид широкий, в задней трети с короткими концентрическими рядами шагреневых зубов. Чувствительные каналы с крупными порами. Один вид.

Diplocercides Stensiö, 1922. Тип рода — *Holoptychius kayseri* Koenen, 1895; в. девон (фран) 3. Германии. Маленькие стройные рыбки. Operculum с тупым нижним краем. Нижняя челюсть длинная и низкая. Короноид треугольный, длинный и низкий. Поры чувствительных каналов мелкие и многочисленные. Небольшие тупые конические зубы. Чешуи с многочисленными продольными гребешками, занимающими менее $\frac{1}{2}$ поверхности, на границе с перекрываемой частью ряды дентиновых бугорков. Два вида. В. девон Германии и Италии.

Nesides Stensiö, 1937. Тип рода — *N. schmidti* St., 1937; в. девон 3. Германии. Рыбы 15—20 см длиной. Этмоид составляет $\frac{2}{5}$ длины этмосфеноида, широкий и низкий (отношение ширины к длине и высоте — 5 : 5 : 2). Operculum с заостренным нижним краем. Нижняя челюсть высокая. Короноид четырехугольный, высокий и короткий. Передняя часть парасфеноида несколько шире задней. Поры чувствительных каналов многочисленные и маленькие. Зубы низкие, с округлыми или очень тупыми коническими вершинами. Орнамент чешуй — короткие гребешки, расходящиеся радиусами от заднего края и занимающие более $\frac{1}{2}$ поверхности чешуи. Один вид.

Dictyonosteus Stensiö, 1918. Тип рода — *D. arcticus* St., 1918; в. девон Шпицбергена. Этмосфеноид сильно окостеневший, задненосовая стенка не очень толстая, носовые полости маленькие, ольфакторный канал высоко (у других целакантов он в нижней части этмоида). Один вид.

? *Bogdanovia* O. Obrucheva, 1955. Тип рода — *B. orientalis* O. Obr., 1955; в. девон Центр. Казахстана. Чешуи овальные, длина их больше ширины; орнамент из параллельных или слегка расходящихся непрерывных, тесно расположенных гребешков. Кости головы несут продолго-

ватые бугорки и короткие тонкие гребешки, расходящиеся от центра окостенения. Operculum овальное, с прямым верхним и округлым нижним краем, на переднем крае ямка для hyomandibulare (рис. 38, табл. IV, фиг. 2—4). Один вид.



Рис. 38. *Bogdanovia orientalis* O. Obrucheva, чешуя, $\times 4$; в. девон, Центр. Казахстан (Обручева, 1955)

СЕМЕЙСТВО RHABDODERMATIDAE
BERG, 1955

Этмосфеноид распадается на маленькие парные ethmoidea и большое sphenoideum. Базиптеригоидный отросток развит слабо, сочленение его с метаптеригоидом, по-видимому, отсутствовало. Otico-occipitale представлено парными ушными окостенениями (prootica) и рядом окципитальных элементов. Nasalia имеются, самостоятельных postrostralia нет. Гипофизное отверстие на парасфеноиде не отмечено. Склеротические пластинки окостеневают. Карбон.

Rhabdoderma Reis, 1888 (*Holopygus* Agassiz, 1844; *Conchiopsis* Cope, 1873). Тип рода — *Coelacanthus elegans* Newberry, 1856; ср.— в. карбон (пенсильван), Огайо, США. Мелкие рыбы. Praeoperculum небольшое, не граничит с lacrimojugale. Короноид почти треугольный. Extracleithrum не отделено от cleithrum. Тазовый пояс с тремя направленными вперед гребнями и медиальным отростком, с зазубренным внутренним краем. Базальная пластинка первого спинного плавника округлая. Анальный плавник серповидный, почти вертикальный. Лепидотрихии гладкие. Кости с бугорками и гребнями. Чешуи с продольными частыми гребнями, сходящимися по средней линии. Несколько видов. Карбон Донбасса, 3. Европы, Британских островов, С. Америки.

? *Coelacanthopsis* Traquair, 1905. Тип рода — *C. curta* Traq., 1905; н. карбон Шотландии. Мелкие рыбы с укороченным телом и большой головой. Невральные и гемальные дуги с относительно длинными отростками. Возможно отсутствие двух самостоятельных спинных плавников. Спинной плавник сдвинут сильно назад (начинается против заднего конца брюшной полости). Один вид.

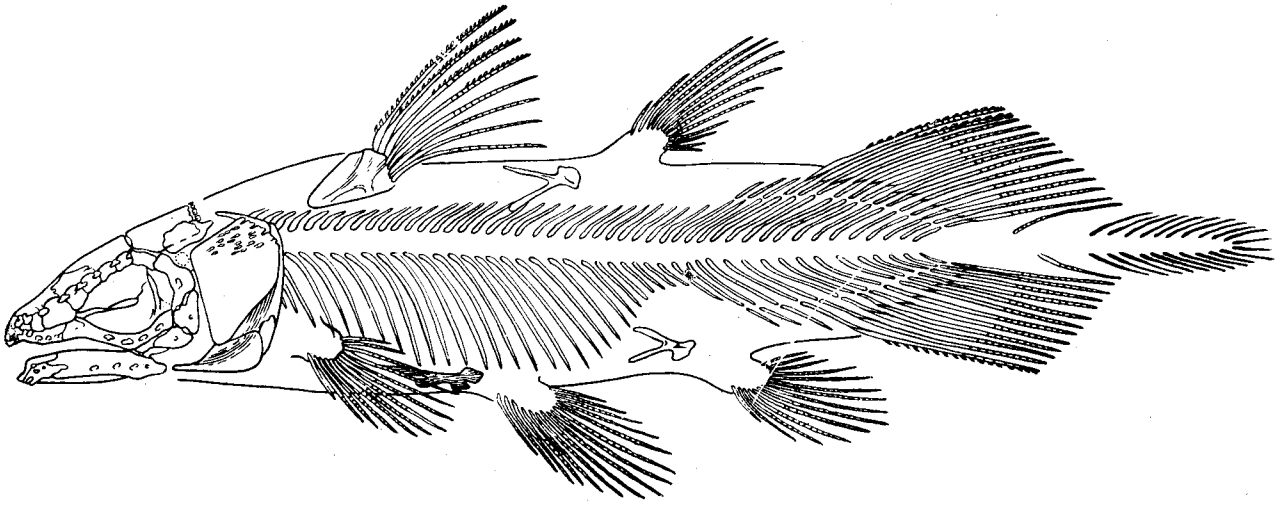


Рис. 39. *Diplurus newarki* (Bryant), реставрация скелета $\times 3/2$; в. триас, северо-восток США (Schaeffer, 1952)

ПОДОТРЯД СОЕЛАКАНТОИДЕИ

Эндокраний в значительной степени хрящевой, с отдельными окостенениями: парный этмоид, базисфеноид, парные ушные и затылочные. Базиптеригиоидный отросток не развит. Сошники обычно маленькие. Suboperculum и эктоптеригиоид могут отсутствовать. В передней части фронтально-этноидного щита медианная фонтанель. Есть окостеневшие ребра. Базальная пластинка первого спинного плавника обычно треугольная, второго спинного и анального — раздвоенная (рис. 39). Пермь-ныне. Два семейства: Coelacanthidae и Latimeriidae.

СЕМЕЙСТВО СОЕЛАКАНТИДАЕ AGASSIZ, 1843

Одно (редко два) праеахилларе, образующее конец рыла или в виде маленького краевого элемента. Ростральных костей несколько или они отсутствуют. Antorbitale с двумя отверстиями для ноздрей, может отсутствовать и тогда ноздри на rostrale laterale. Передняя часть птеригоида обычно в виде длинного низкого стержня, задняя — широкая и высокая, с выемкой на верхнем крае. Пермь — мел.

? *Spermatodus* Cope, 1894. Тип рода — *S. pustulatus* Cope, 1894; н. пермь Техаса, США. Крупные рыбы. Высокие и длинные щечные кости, длинный и узкий парietальный щит. Squamosum в контакте с черепной крышей. Postorbitale редуцировано. Праеoperculum слито с quadrato-jugale и не граничит с lacrimo-jugale. Коронаид четырехугольный. Articulare самостоятельное. Чувствительные каналы очень узкие. Кости и чешуи с бугорками. Один вид.

Coelacanthus Agassiz, 1836. Тип рода — *C.*

granulatus Ag., 1839; в. пермь Англии. Рыбы средних размеров, более или менее стройные. Голова большая. Базисфеноид средней длины, с расходящимися прямоугольными (вид сверху) предушными отростками. Сравнительно высокие щечные кости и узкий парietальный щит. Operculum треугольное, большое. Значительная редукция окостенений в орбитальной области. Коронаид четырехугольный. Articulare самостоятельное. Отдельное extracleithrum. Тазовый пояс с двумя направленными вперед гребнями, без медиального отростка, внутренний край его главной части зазубрен. Базальная пластинка анального плавника вытянута вдоль тела. Короткие окостеневшие ребра. Лепидотрихии гладкие, не расширены, соединены проксимально на большом расстоянии. Грудные плавники низко и далеко позади первого спинного. Брюшные небольшие. Хвост довольно длинный, с хорошо развитой средней лопастью. Кости с уплощенными бугорками. Чешуи овальные, с мелкими бугорками или продольными гребешками. Несколько видов. В. пермь — н. триас Русской платформы (татарский ярус), Великобритании, З. Европы, США, Ю. Африки?, Мадагаскара.

Whiteia Moy-Thomas, 1935. Тип рода — *W. woodwardi* M.-Th., 1935; н. триас Мадагаскара. Мелкие рыбы, до 12—15 см длиной. Два frontalia (переднее и заднее). Четыре supraorbitalia. Склеротическое кольцо окостеневшее. Пять коротких вплотную расположенных щечных костей. Имеется ростроспиракулярная косточка, отделяющая (вместе с postorbitale) squamosum от фронтально-этноидного щита. Праеoperculum может граничить с lacrimo-jugale. Надглазничный канал с крупными порами. Парасфеноид довольно узкий, расширяющийся впереди. Коронаид четырехугольный. Supraangulo-angulare длинное

и высокое. Отсутствуют зубы на праemaxillare и короноиде. Тазовый пояс с двумя гребнями, направленными вперед, и с медиальным отростком без зазубрин. Окостеневшие хвостовые и спинные ребра. Плавники хорошо развиты, за исключением хвостового. Последний очень маленький, с сильно выдающейся узкой средней лопастью. Второй спинной отодвинут назад, над анальным. Грудные под первым спинным, брюшные по середине тела. Чешуи с параллельными слабо извилистыми гребешками или продольными бугорками. Два вида. Н. триас Мадагаскара.

Piveteauia Lehman, 1952. Тип рода — *P. madagascariensis* Lehman, 1952; н. триас Мадагаскара. Мелкие рыбы с невысоким телом. Все плавники хорошо развиты. Верхняя лопасть хвостового несколько больше нижней. Грудные высоко и несколько впереди первого спинного. Чешуи с гребешками, чаще параллельными, сзади иногда вытянутые бугорки. Один вид.

Wimania Stensiö, 1921 (*Leioderma* Stensiö, 1918). Тип рода — *W. sinuosa* St., 1921; н. триас Шпицбергена. Крупные рыбы. Базисфеноид короткий, с большими, сближенными у основания предушными отростками. Dermosphenticum сливается с frontale в длинную кость. Несколько маленьких supraorbitalia. Четыре широко раздвинутых щечных кости. Supraangulo-angulare довольно длинное и низкое. Короноид треугольный. Многочисленные заостренные конические зубы. Сенсорные каналы с узкими порами. Орнамент костей очень тонкий или отсутствует. Чешуи удлинненно-овальные, с частыми тонкими и нередко разорванными продольными гребешками (рис. 40). Два вида? Н. триас Шпицбергена.

Sassenia Stensiö, 1921. Тип рода — *S. tuberculata* St., 1921; н. триас Шпицбергена. Близок к *Wimania*. Средние или мелкие рыбы. Пять широко раздвинутых щечных костей. Передняя часть птеригоида выше задней. Короноид треугольный. Озубление слабое, в виде заостренных конических зубов. Сенсорные каналы с маленькими порами. Кости с многочисленными тесно расположенными округло-плоскими бугорками. Чешуи овальные, с округлыми или несколько вытянутыми бугорками, иногда также с короткими гребешками. Два вида. Н. триас Шпицбергена.

Axelia Stensiö, 1921. Тип рода — *A. robusta* St., 1921; н. триас Шпицбергена. Крупные или средние рыбы. Базисфеноид короткий, с расходящимися небольшими предушными отростками. Dermosphenticum слито с frontale в довольно короткую кость. Четыре больших supraorbitalia. Щечные кости редуцированы до чешуеподобных пластинок и двух трубок, окружающих сенсорные каналы. Supraangulo-angulare высокое, треугольное. Зубы дробящие, с низкими коронками.

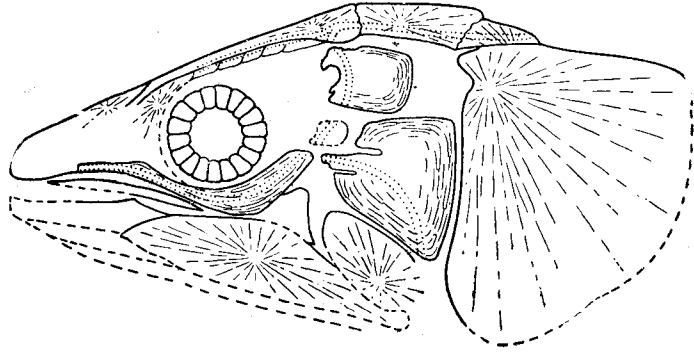


Рис. 40. *Wimania sinuosa* Stensiö, череп сбоку, $\times 0,5$; н. триас, Шпицберген (Stensiö, 1932)

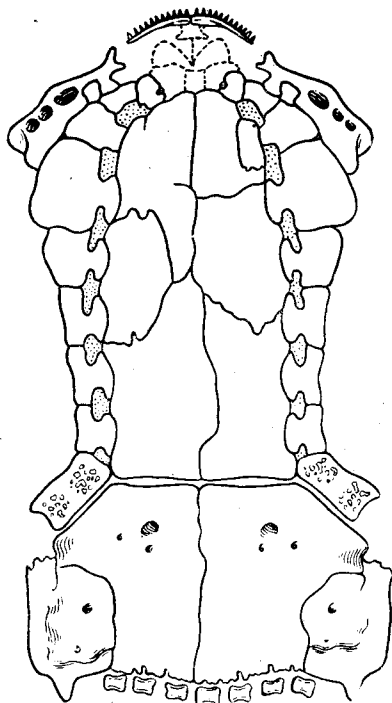
Поры чувствительных каналов широкие. Лепидотрихии узкие, соединенные проксимально на небольшом расстоянии, в первом спинном и хвостовом плавниках несут бугорки. Парные плавники довольно маленькие. Первый спинной очень высокий, с коротким основанием. Хвостовой — высокий и длинный. Кости с бугорками и гребешками. Два вида. Н. триас Шпицбергена.

Mylacanthus Stensiö, 1921. Тип рода — *M. lobatus* St., 1921; н. триас Шпицбергена. Похож на *Axelia*. Довольно крупные рыбы. Задняя часть птеригоида узкая, высокая. Озубление сильное, дробящее. Чувствительные каналы хорошо развиты, с очень большими порами. Кости с несколько вытянутыми бугорками или короткими продольными гребешками. Чешуи овальные, с короткими гребешками, расходящимися сзади. Один вид.

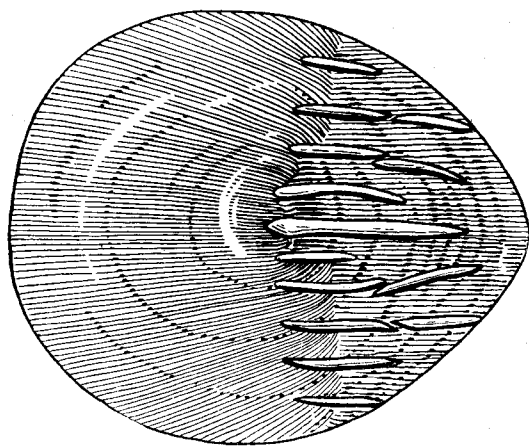
Moenkopia Schaeffer et Gregory, 1961. Тип рода — *M. wellesi* Sch. et Greg., 1961; н. триас запада США. Базисфеноид длинный, с хорошо выраженной аддукторной ямой на боковой поверхности. Предушные отростки сближены, прямоугольные (вид сверху). Питутитарная вырезка между ними обычно узкая. Отверстия для *p. profundus* и *p. abducens* отсутствуют. Один вид.

Scleracanthus Stensiö, 1921. Тип рода — *S. asper* St. 1921; н. триас Шпицбергена. Близок к *Mylacanthus*. Очень крупные рыбы. Озубление дробящее. Поры чувствительных каналов большие. Базальная пластинка первого спинного плавника с двумя отростками. Лепидотрихии узкие, соединены проксимально на $\frac{2}{3}$ своей длины, у первого спинного плавника с двумя рядами маленьких острых шипов. Орнамент костей и чешуй — продольные, острые гребни. Чешуи треугольно-округленные, заостренные сзади. Один вид.

Heptanema Bellotti, 1857. Тип рода — *H. paradoxum* Bel., 1857; в. триас Альп. Маленькие, довольно стройные рыбы. Лепидотрихии соединены проксимально на значительном расстоянии,



41



42

Рис. 41—42. *Diplurus newarki* (Bryant)

41 — крыша черепа, $\times 4$; 42 — чешуя снаружи, $\times 23$; в. триас, северо-восток США (Schaeffer, 1952)

дистально не расширяются, в первом спинном и хвостовом плавниках с заостренными шиповидными бугорками. Первый спинной плавник развит сильнее второго. Хвостовой довольно низкий, длинный, с рудиментарной средней лопастью. Брюшные отодвинуты сильно назад. Кости с заостренными бугорками или маленькими шипами. Чешуи с большим продольным гребешком посредине, по бокам 1—2 пары более мелких гребешков. Два вида. В. триас Альп.

Graphiurichthys White et Moy-Thomas, 1937.
Тип рода — *Graphiurus callopterus* Клер, 1886,

пом. ген. праеосс.; в. триас Альп. Маленькие рыбы. Лепидотрихии соединены проксимально на коротком расстоянии, дистально расширяются, у переднего края первого спинного и хвостового плавников с бугорками. Грудные плавники довольно маленькие. Спинные и брюшные хорошо развиты, последние отодвинуты сильно назад. Хвостовой с короткими лопастями. Кости и удлиненно-овальные чешуи с бугорками. Один вид.

Diplurus Newberry, 1878. Тип рода — *D. longicaudatus* Newb., 1878; в. триас северо-востока США. Рыбы до 70 см длиной. Базисфеноид короткий, с большими, расходящимися предущными отростками. Голова большая, с крупными отверстиями надглазничного канала. Праеорегскулум вытянуто и граничит с lacrimo-jugale. Нижняя челюсть короткая. Озубление слабое. Extracleithrum самостоятельное. Тазовый пояс с двумя передними гребнями и медиальным отростком с зазубренным внутренним краем. Лепидотрихии узкие, соединяются в нижней половине, в парных и спинных плавниках с острыми шипами. Все плавники хорошо развиты. Хвостовой с длинной средней лопастью. Первый спинной позади грудных, брюшные между грудными и анальным, второй спинной впереди анального. Скульптура костей гребенчатая. Чешуи овальные, 1—2 см длиной, с 14—16 продольными параллельными гребешками (рис. 39, 41, 42). Один вид.

Osteopleurus Schaeffer, 1941. Тип рода — *Coelacanthus newarki* Bryant, 1934; в. триас востока США. Рыбы около 7 см длиной, с довольно высоким, хорошо обтекаемым телом. Тазовый пояс четырехугольный. Имеются длинные окостеневшие грудные ребра. Брюшные плавники между спинными, анальный несколько позади второго спинного. Чешуи с 4—5 продольными, широко раздвинутыми грубыми гребешками. Один вид.

Holophagus Egerton, 1861 (*Undina* Münster, 1834). Тип рода — *H. striolaris* (Münster), 1834; в. юра Ю. Германии. Два самостоятельных праемахиллярия. Пять коротких вплотную лежащих щечных костей. Праеорегскулум граничит с lacrimo-jugale длинным швом. Парасфеноид сравнительно узкий. Коронаиды треугольные Птеригонид трехветвистый, с сильно выпуклым дорзальным краем. На крае нижней челюсти озубление отсутствует, несколько полых конических зубов на сошниках и праемахиллярия. Тазовый пояс якоревидный. Тело короткое, спинные и анальный плавники хорошо развиты, средняя лопасть хвостового несколько выдается. Лепидотрихии широкие и толстые, часто расширяющиеся дистально и плотно соединенные проксимально, с маленькими бугорками на передних лучах

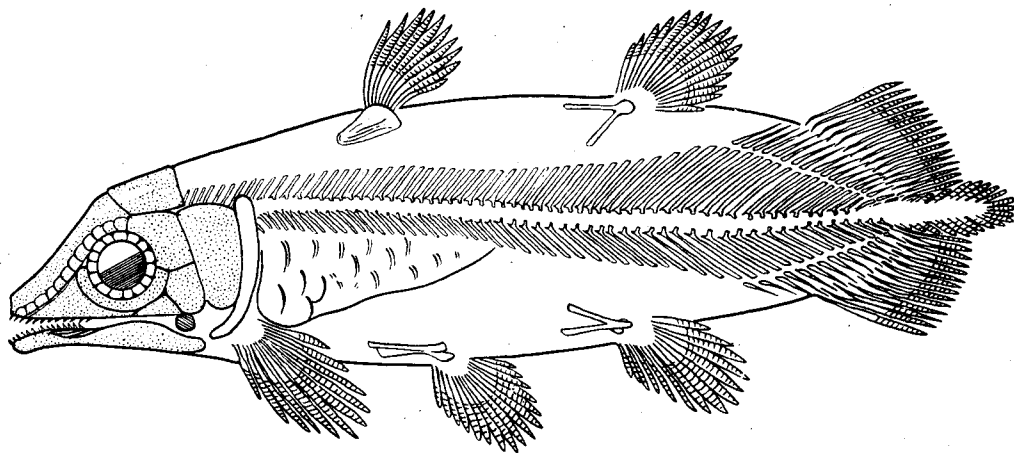


Рис. 43. *Holophagus gulo* Egerton, реставрация скелета, $\times 2/3$; в. триас, Альпы (Woodward, 1891)

хвостового и первого спинного плавников. Кости и чешуи с бугорками и тонкими разорванными гребешками (рис. 43). Несколько видов. В. юра З. Европы.

Coccoderma Quenstedt, 1858, em. Reis, 1888. Тип рода — *C. suevicum* Quenst., 1858; в. юра Ю. Германии. Articulare самостоятельное. Анальный плавник под вторым спинным, брюшные перед спинными. Грудные сильно смещены вперед. Средняя лопасть хвоста хорошо развита и выдается. Лепидотрихии широкие и крепкие, часто расширенные дистально и соединенные проксимально, с маленькими бугорками на передних лучах первого спинного и хвостового плавников. Кости с разбросанными бугорками, многочисленными на чешуях. 3—5 видов. В. юра Британских о-вов и Германии.

Libys Münster, 1842. Тип рода — *L. polypterus* Mün., 1842; в. юра Ю. Германии. Близок к *Holophagus*. Поры сенсорных каналов очень большие. Лепидотрихии широкие и крепкие, часто расширяющиеся дистально и тесно соединенные проксимально, в первом спинном и хвостовом плавниках сильно сегментированы. Чешуи с удлиненными бугорками. Два вида. В. юра Германии.

Mawsonia Woodward, 1907. Тип рода — *M. gigas* Woodw., 1907; н. мел Бразилии. Крупные и мелкие рыбы с ребристым орнаментом костей. Спинные плавники отодвинуты назад, второй меньше первого, но несколько больше анального. Хвостовой сильный, с рудиментарной средней лопастью. Лепидотрихии гладкие, расширенные и соединенные дистально. Окостеневшие спинные ребра. Чешуи не найдены. Три вида. Н. мел Бразилии, Ливии, Конго.

Macropoma Agassiz, 1835. Тип рода — *M. mantelli* Ag., 1835; в. мел Англии. Intertemporalia в виде двух маленьких косточек, независимых

от parietalia. Rostrale сливается с praemaxillare. Dermosphenoticum самостоятельное. Щечные кости большие, смыкаются краями. Праеорбитулум граничит с lacrimo-jugale. Коронаид четырехугольный. Articulare слито с angulo-supraangulare. Крупные и мелкие конические зубы, нередко расположенные группами. Поры чувствительных каналов очень маленькие. Лепидотрихии крепкие и прямые, не расширяющиеся дистально и соединенные проксимально на очень коротком расстоянии, в первом спинном и хвостовом плавниках с двумя рядами заостренных бугорков. Средняя лопасть хвоста рудиментарна. Кости с бугорками и ямками, чешуи с продольными шипами. Три вида. В. мел З. Европы и Ливана.

СЕМЕЙСТВО LATIMERIIDAE BERG, 1940

Праemaxillaria представлены серией маленьких озубленных пластинок. Rostralia и tectalia многочисленные. Самостоятельное antorbitale отсутствует. Передняя ноздря в рostrальных костях, задняя у переднего края орбиты. Парные, анальный и второй спинной плавники с длинной мясистой лопастью в виде ножки, превосходящей (кроме брюшных) длину плавниковых лучей. Нынеживущие.

Latimeria Smith, 1939 (*Malania* Smith, 1953). Тип рода — *L. chalumnae* Smith, 1939; соврем., у Коморских о-вов в Индийском океане. Рыбы до 1,5 м длиной. Голова большая, рыло тупое. Тело умеренно сжатое с боков. Роstrальная полость включает парный ольфакторный орган, открывающийся наружу тремя парами протоков. Глаза типично сумеречной рыбы (из рецепторных элементов палочки в изобилии, колбочки скудные). Мозг мал, занимает $1/100$ часть мозговой полости. Воздушный пузырь редуцирован до трубки длиной 5—7 см. Dentale под-

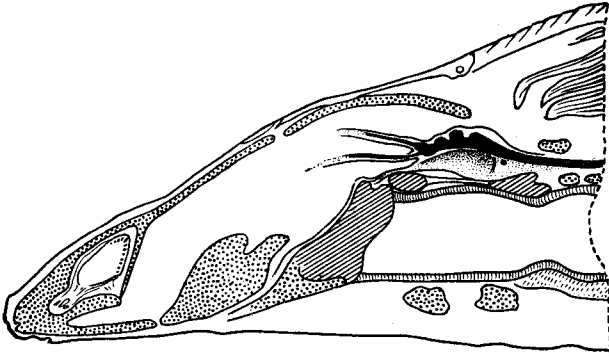


Рис. 44. *Latimeria chalumnae* Smith, продольный разрез через голову, $\times 1/3$; соврем., Коморские о-ва (Millot et Anthony, 1956)

держивается с обеих сторон двумя рядами маленьких, лишенных зубов пластинок. Озубление предполагает хищный образ жизни. Чешуи крупные, перекрываемая поверхность составляет $3/4$, свободная покрыта острыми дентиновыми бугорками (рис. 44). Один вид.

ПОДОТРЯД LAUGIOIDEI

Эндокраний более окостеневший, чем у *Soleasanthoidei* (за счет вторичного окостенения межглазничной перегородки и отико-окципитального отдела). Базиптеригонидный отросток отсутствует. Сошники маленькие. *Suboperculum*, *эктоптеригонид*, *quadrato-jugale* и *праеоперкулум* не развиты. Есть короткие окостеневшие ребра.

Этмоид парный, сфеноидный отдел длинный. *Otico-occipitale* представлено парными передними толстыми *prootica* и непарным тонким задним *occipito-opisthoticum*. *Praemaxillare* сливается с *rostrale*. Имеется тонкое склеротическое кольцо. Птеригонид с длинным низким передним стержнем и широкой высокой задней частью. В первом спинном плавнике лучи сидят непосредственно на базальной пластинке, мясистой лопасти нет.

Laugia Stensiö, 1932. Тип рода — *L. groenlandica* St. 1932; н. триас В. Гренландии. Маленькие стройные рыбы (длина около 20 см, превосходит высоту более чем в 6 раз). Голова небольшая. *Frontale* короткое и, по-видимому, не сливается с *dermosphenoticum*. *Supraorbitalia* маленькие. *Rostralia* сливаются в одну кость. *Supratemporale* соединено с *parieto-intertemporale* длинным швом. Три отдельных щечных кости: *postorbitale*, *squamosum* и *lacrimo-jugale*. *Squamosum* отделено от крыши черепа неокостеневшим промежуток. Коронид коротко-четырёхугольный, сильно выдается. *Supraangulo-angulare* длинное и низкое. Озубление слабое, из заостренных мелких конических зубов. Поры сенсорных каналов небольшие. Лепидотрихии гладкие, соединены проксимально, в брюшных плавниках дистально расширены. Грудные плавники маленькие и высокие, брюшные большие, впереди спинных под грудными. Первый спинной высокий, с коротким основанием, второй спинной и аналь-

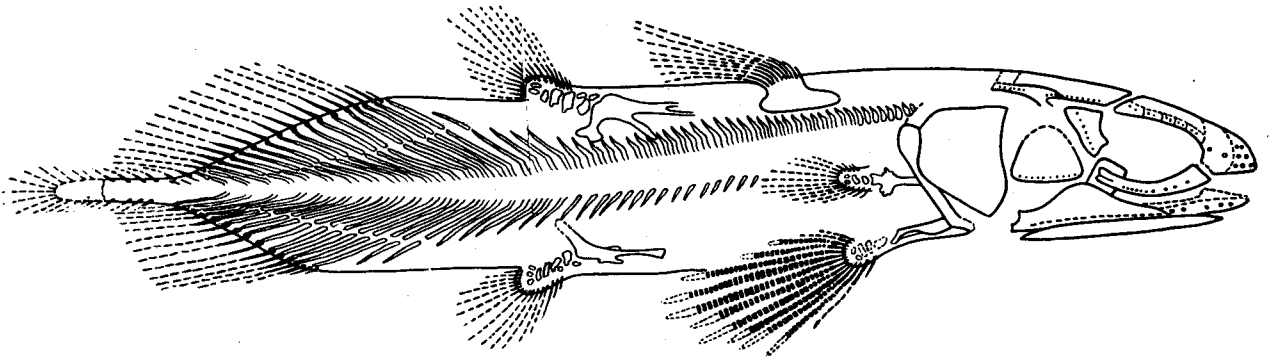


Рис. 45. *Laugia groenlandica* Stensiö, реставрация скелета, $\times 1/2$; н. триас, В. Гренландия (Stensiö, 1932)

Тазовый пояс в контакте с плечевым. Скелет парных плавников в виде архиптеригиальной оси из 3—4 косточек. Такие же ряды косточек (радиалий) вдаются в основания второго спинного и анального плавников. Базальная пластинка последнего раздвоенная, первого спинного трапециевидная, второго спинного с тремя отростками. Н. триас. Одно семейство.

ный хорошо развиты. Хвост довольно длинный, с развитой средней лопастью. Кости с острыми бугорками и неравномерно расположенными гребешками. Чешуи удлинненно-треугольные, с грубыми продольными прерывистыми гребешками или удлинненными бугорками (рис. 45). Один вид.

НАДОТРЯД DIPNOI. ДВОЯКОДЫШАЩИЕ

У палеозойских хрящевой череп окостеневал одной сплошной костью, у современных эндохондральные окостенения развиты слабо. Две пары ноздрей, расположенных вентрально. Задние соответствуют (но не гомологичны) хоанам кистеперых. Верхнечелюстная дуга сливается с эндокранием (аутостилия). Накладные кости многочисленны у древних, у нынеживущих число их сильно сокращено. Dentale, maxillare и praemaxillare редуцируются. Озубление обычно в виде двух пар зубных пластинок. Парасфеноид из трех слившихся костей с более или менее развитым задним отростком. Две пары гулярия или они отсутствуют. Газовый пояс представлен одной пластинкой. Имеются иногда тела позвонков в виде амфицельных дисков с отверстием для хорды или

без него. Встречаются окостеневшие нижние ребра. Парные плавники с длинной сегментированной осью, к которой с обеих сторон причленяются радиалии (бисериальный архиптеригий). У некоторых нынеживущих сохраняется только основная ось. Кожные лучи роговые (камптотрихии, или цератотрихии). Непарные плавники у поздних сливаются в один сплошной. Внутренний скелет их образован обычно двумя рядами радиалий (базальных пластинок нет). У нынеживущих воздушный пузырь изменен в единичное или двойное легкое, есть легочное кровообращение и зачаточная задняя полая вена; предсердие разделено (неполно) перегородкой на правую и левую половины. Ср. девон — ныне. Два отряда: Diptera и Ceratodontida.

ОТРЯД DIPTERIDA

Эндохраний окостеневают в разной степени. Чувствительные каналы в толще костей или в коже. Обычно есть ямочные линии. Кости черепа многочисленны, нередко на рыле сливающиеся. По крайней мере у некоторых есть dentale, зачаточные maxillare и praemaxillare. Щечная область обычно представлена полностью. Есть гулярные пластинки. Невральные дуги и остистые отростки сращены. Тела позвонков у некоторых имеются. В анальном плавнике может быть концентрированный эндоскелет. Хвостовой плавник гетероцеркный или дифицеркный. Ср. девон — пермь. Четыре подотряда: Dipteroidei, Phaneropleuroidei, Uronemoidei, Stenodontoidei.

ПОДОТРЯД DIPTEROIDEI (STENODIPTERINI)

Эндохраний окостеневают в виде одной непарной кости. Покровные кости черепа лежат под эпидермисом и покрыты, как и чешуя, дентином, периодически резорбировавшимся и отлагавшимся вновь. Чувствительные каналы проходят в толще костей, открываясь наружу порами. Ямочные линии глубокие. Может быть пинеальное отверстие. Нет maxillare. Есть dentale. Spleniale, postspleniale и angulare — самостоятельные, есть кости крышечной области. Две пары крупных гулярных пластинок. На

птеригоидах и нижней челюсти зубные пластинки или отдельные зубы. Хвостовой плавник эпицеркный. Спинные и анальный не слиты. Второй спинной короткий или умеренно удлиненный. Грудные очень низко на теле. Чешуи толстые, округлые, сильно налегающие. Девон. Два семейства: *Dipnorhynchidae* и *Dipteridae*.

[СЕМЕЙСТВО *DIPNORHYNCHIDAE*

BERG, 1940

(*Holodontidae* Gorizdro-Kulczycka, 1950)

Эндокраний сильно окостеневший, с признаками возможного подразделения. Кости крыши черепа расположены пятью продольными рядами (рис. 46) и покрыты толстым слоем дентина.

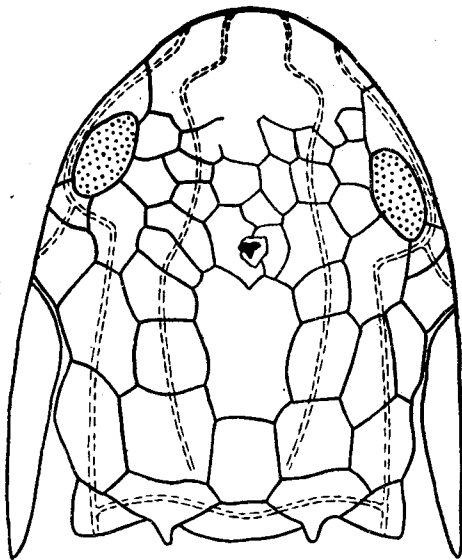


Рис. 46. *Dipnorhynchus süssmilchi* (Etheridge), крыша черепа, $\times 2/3$; ср. девон, Австралия (Hills, 1941)

Кости рыла слившиеся. Большое число костей в межорбитальной области. Есть пинеальное отверстие. Нижние челюсти сильные, удлиненные, с короноидными зубами, но без зубных пластинок (рис. 47, 48). Небные зубные пластинки с зубами (в виде бугорков), расположенными беспорядочно или прямыми рядами. *Dentale* хорошо развито, озублено. Длинная щечная пластина. *Quadratum* вертикальное. *Oreoculum* отодвинуто назад. Межглазничный канал не соединяется ни с подглазничным, ни с затылочной комиссурой. Осевой скелет неизвестен. Девон.

Dipnorhynchus Jaekel, 1927. Тип рода — *Ganorhynchus süssmilchi* Etheridge, 1906; низы ср. девона, Новый Южный Уэльс. Рыбы 50—70 см длиной. Ушная область удлинена и, в отличие от

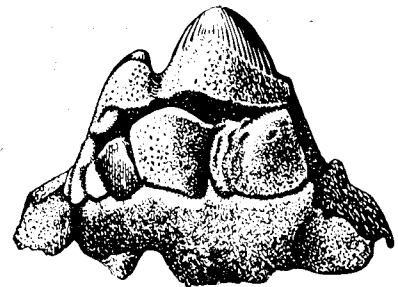
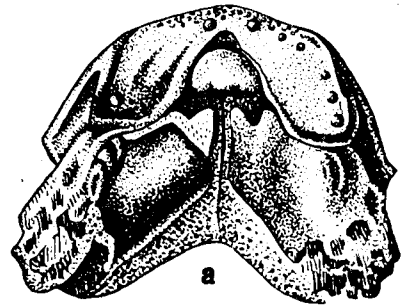
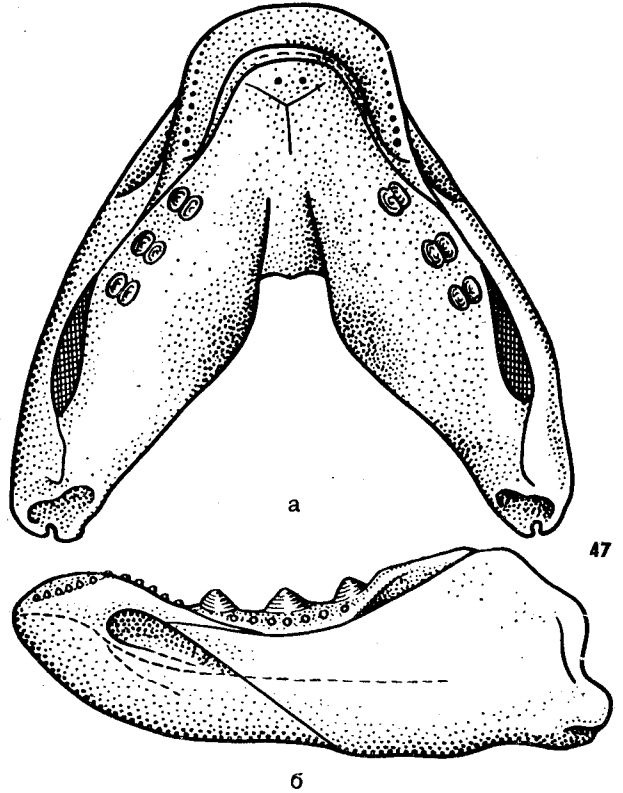


Рис. 47—48. *Holodipterus* White et Moy-Thomas
47 — *H. sanctacrucensis* (Gorizdro-Kulczycka), нижняя челюсть, $\times 1$; а — дорзально; б — медиально; в. девон, Польша (Gorizdro-Kulczycka, 1950); 48 — *H. kiprijanowi* (Pander), а — череп вентрально, $\times 1$; б — зуб, $\times 4,5$; в. девон (в. фамен), окр. Орла (голотип, Pander, 1858)

других дипной, имеются ушные вырезки. Сравнительно короткая преорбитальная область. Орбиты маленькие. Узкий парасфеноид из трех самостоятельных костей, без заднего отростка.

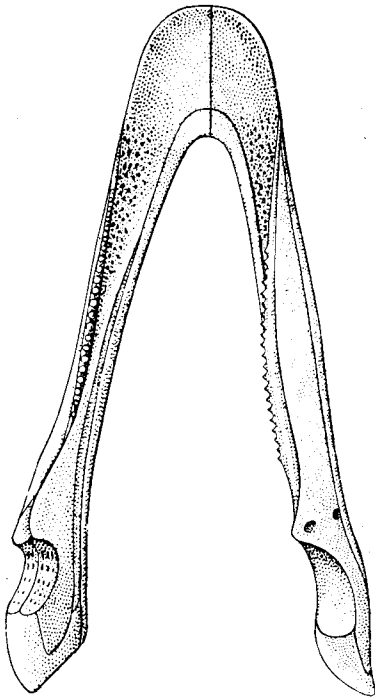


Рис. 49. *Griphognathus minutidens* Gross, нижняя челюсть дорзально, $\times 3$; в. девон (н. фран), Латвия (Gross, 1956)

Зубные пластинки очень маленькие, с мелкими, довольно плотно и беспорядочно разбросанными бугорками. Мелкие, очень частые поры на костях головы (рис. 46). Кроме типа, *D. lehmanni* Westoll, 1952; н. девон (зиген), Рейнской обл.

Ganorhynchus Traquair, 1873. Тип рода — *G. woodwardi* Traq., 1873; возраст и местонахождение не указаны. Крупные рыбы, от которых известна этмоидная часть черепа с остатками зубных пластинок. Последние несут крупные округлые зубы, частично сливающиеся в гребни. На рыле довольно мелкие, не часто расположенные поры (табл. IV, фиг. 9). Несколько видов. Ср.— в. девон северо-запада Русской платформы, З. Европы, С. Америки.

Holodipterus White et Moy-Thomas, 1940 (*Archaeotylus* Meyer, 1864). Тип рода — *Holodus kiprijanowi* Pander (nom. gen. praecoc.), 1858; в. девон (фамен) окр. Орла. Рыбы средних размеров. Крупные поры на костях головы. Зубные пластинки прямые, сходны с таковыми у *Dipnorhynchus*, коронарные зубы похожи на зубы

Ganorhynchus (рис. 47, 48). Кроме типа, *H. sanctacrucensis* (Gor.-Kulcz., 1950); в. девон (фран) Польши.

Griphognathus Gross, 1956. Тип рода — *G. minutidens* Gr., 1956; в. девон. (н. фран) Латвии. Рыбы средней величины. Нижняя челюсть вытянутая, с длинным ретроартикулярным отростком. По краю праеартiculare короткие, конусовидные зубы, нередко с боковыми вершинами. Гистологически зубы похожи на зубы *Dipterus* (рис. 49). Один вид.

СЕМЕЙСТВО DIPTERIDAE OWEN, 1846

Эндокраний умеренно или слабо окостеневает, отделы его полностью слиты. Покровные кости крыши черепа менее многочисленны, чем у *Dipnorhynchidae*, их рядовое расположение нарушено. На костях могут быть «линии Вестолла» — следы резорбции дентинового слоя. Число костей в межорбитальной области сравнительно небольшое (рис. 7a). Пинеального отверстия обычно нет. Коронарных зубов нет. На праеартiculare зубные пластинки с веерообразным расположением зубов (рис. 9). Dentale укорочено, без зубов. Укороченная щечная пластина. Надглазничный канал не соединяется с подглазничным, но связан с затылочной комиссурой. Сильное окостенение осевого скелета. Невральные и гемальные отростки сливаются с дугами. Ср. — в. девон.

Dipterus Sedgwick et Murchison, 1828 (*Catopterus* Agassiz, 1833; *Polyphractus* Agassiz, 1844; *Paradipterus* Jaekel, 1927; *Eoetenodus* Hills, 1929). Тип рода — *D. valenciennesii* Sedgw. et Murch., 1828; ср. девон Шотландии. Небольшие до средней величины (7—30 см) веретенообразные рыбы с широкой уплощенной головой и тупым рылом. Сравнительно длинная преорбитальная часть. Сплошной этмоидный щит. Парасфеноид ромбической формы, без заднего отростка. Меккелева и небо-квадратная кость окостеневают. Зубные пластинки с 5—6 бугорчатыми гребнями, расположенными довольно близко друг к другу. Зубы округлые, несколько сжатые, по 2—10 на каждом гребне (рис. 7, 8, 9, 50, 51; табл. IV, фиг. 10, 12; табл. V, фиг. 5, 6). Много «видов». Ср.— в. девон Европы, С. Америки, Австралии.

Pentlandia Watson et Day, 1916. Тип. рода — *Dipterus macropterus* Traquair, 1888; ср. девон Шотландии. Покровные кости в этмоидной области не образуют сплошного покрова. Парасфеноид может быть с коротким задним стеблем. Тело более высокое, хвост менее гетероцеркный, второй спинной и парные плавники длиннее, чем у *Dipterus*. Один вид.

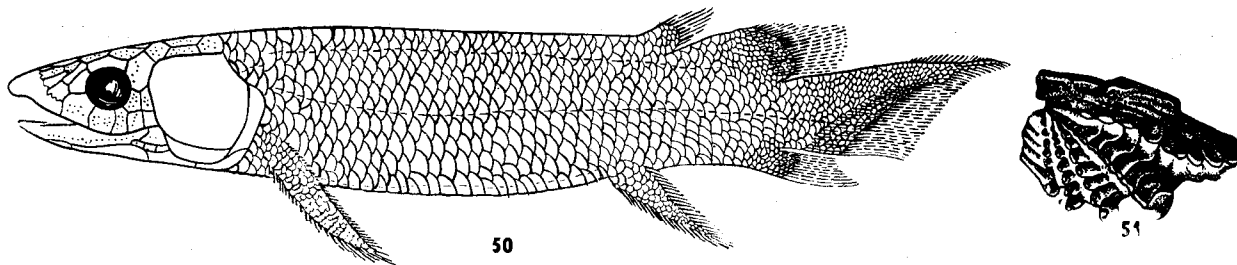


Рис. 50, 51. *Dipterus* Sedgwick et Murchison

50 — *D. valenciennesii* Sed. et Mur., $\times 1$; ср. девон, Шотландия (Forster-Cooper, 1937); 51 — *D. verneuilli* Pander, верхняя зубная пластинка, $\times 1$; в. девон, Ленинградская обл. (Pander, 1858)

Chirodipterus Gross, 1933. Тип рода — *C. wildungensis* Gr., 1933; в. девон (фран) Рейнской области. Череп относительно короткий. Изогнутый зубной валик на сошнике и симфизе нижней



Рис. 52. *Conchodus jerofejewi* (Pander), верхняя зубная пластинка, $\times 1/5$; в. девон (н. фран), Волхов (лектотип, Pander, 1858)



Рис. 53. *Grossipterus crassus* (Gross), левая небная зубная пластинка, $\times 1$; в. девон, Латвия (Gross, 1934)

челюсти. Зубные пластинки с пятью раздвинутыми довольно далеко друг от друга рядами высоких и острых немногочисленных зубов. Один вид.

Palaedaphus Van Beneden et Koninck, 1864. Тип рода — *P. insignis* Van Bened. et Kon., 1864; в. девон Бельгии. Очень крупные рыбы. Зубные пластинки до 17 см длиной, с 4—5 массивными ребрами, несущими крупные округлые зубы. Нижнечелюстные зубные пластинки контактируют друг с другом на симфизе. Их лингвальный край вогнутый. Дентин у переднего края рыла загибается на внутреннюю поверхность рта (табл. V, фиг. 2). Пять видов. В. девон (фран) Бельгии, С. Франции, (евлановские слои) Русской платформы (*P. livnensis* Obruchev, 1960).

Synthetodus Eastman, 1896. Тип рода — *S. trisulcatus* Eastm., 1896; в. девон Айовы, США. Известны только верхние и нижние сросшиеся зубные пластинки от 10 до 40 мм в поперечнике. Каждая из них имеет гладкую наружную поверхность и состоит из трех частей: парных яйцевидных и маленькой симфизной. Два вида. В. девон (фран) США.

Conchodus McCoy, 1848 (*Cheirodus* Pander, 1858). Тип рода — *C. ostreaeformis* McCoy, 1848; в. девон (фран) Шотландии. Мелкие и крупные рыбы, известные только по зубным пластинкам. Нижние пластинки широкие, тонкие, неправильно треугольные, вполне или почти гладкие, с несколькими короткими ребрами у наружного края. Верхние пластинки сливаются в одну непарную (рис. 52; табл. V, фиг. 1). Несколько видов. В. девон Русской платформы (*C. jerofejewi* Pander, 1858; фран), Польши (фран), Рейнской обл. (живет).

Heliodus Newberry, 1875. Тип рода — *H. lesleyi* Newb., 1875; девон (фамен) США. Очень крупные рыбы. Верхние зубные пластинки срастаются в одну непарную (до 20 см в диаметре), несут восемь бугорчатых ребер, разделенных глубокими бороздами. Один вид.

Grossipterus Obruchev, gen. nov. Тип рода — *Dipterus? crassus* Gross, 1933; в. девон (н. фран) Прибалтики. Крупные рыбы (длина черепа до 15—18 см). Кости без дентина, со слабыми ребрышками. Operculum маленькое. Небные зубные пластинки гладкие, с семью короткими гребнями из слившихся тупых зубов (рис. 53; табл. IV, фиг. 13). Один вид.

Rhinodipterus Gross, 1956. Тип рода — *Dipterus secans* Gr., 1933; в. девон (н. фран) Латвии. Рыбы средней величины, с вытянутым рылом. Сплошной этмоидный щит. Передние ноздри в виде больших отверстий. Парасфеноид вытянутый, с длинной задней частью. Пóry чувствительных каналов большие и сравнительно немногочисленные.

ные. Птеригоидные зубные пластинки с пятью отдельными рядами узких многовершинных зубов, нижнечелюстные с девятью слившимися

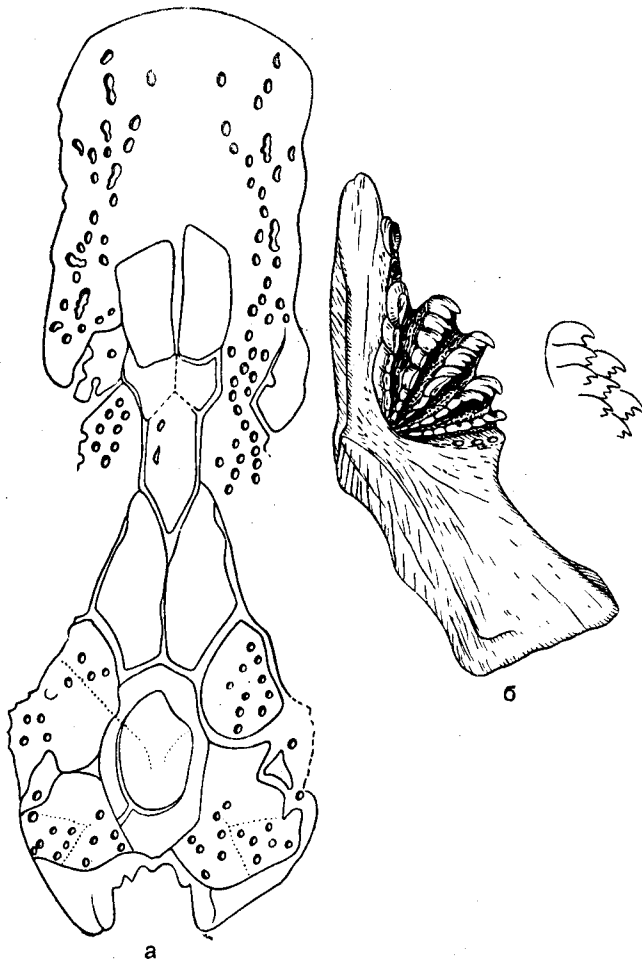


Рис. 54. *Rhinodipterus secans* (Gross)

а — крыша черепа, $\times 3$; б — левый птеригоид с зубной пластинкой, $\times 4,5$; в. девон, Латвия (Gross, 1956)

рядами одновершинных зубов (рис. 54; табл. V, фиг. 3, 4). Три вида. Ср. девон (живет) Германии; в. девон (н. фран) Латвии, Бельгии.

ПОДОТРЯД PHANEROPLEUROIDEI

Умеренное или слабое окостенение эндокрания. Никаких окостенений в этмоиде. Покровные кости черепа без дентина, обычно толстые. Чувствительные каналы заключены в толщу костей. Имеются ямочные линии. Пинеального отверстия нет. Могут быть зачаточные praemaxillare и maxillare. Postspleniale и angulare обычно сливаются. Крышечные кости, по-видимому,

представлены полностью. Одна пара gularia. На птеригоидах и praearticulare отдельные зубы или зубные пластинки с рядами конических бугорков. Хвост эпицеркный. Спинные плавники могут сливаться друг с другом и с хвостовым. Второй спинной обычно с очень длинным основанием. Анальный отдельный, обычно небольшой. Парные плавники сильно удлиненные, грудные низко на теле. Чешуи тонкие, без дентина. В. девон. Четыре семейства: Phaneropleuridae, Scaumenaciidae, Fleurantiidae, Rhynchodipteridae.

СЕМЕЙСТВО PHANEROPLEURIDAE HUXLEY, 1861

Ямочные линии глубокие. Птеригоидные зубные пластинки с прямыми гребнями из слившихся зубов. Спинные плавники с длинными основаниями, сливаются друг с другом. Второй спинной

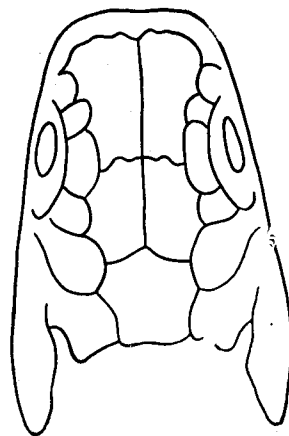


Рис. 55. *Phaneropleuron andersoni* Huxley, крыша черепа (Weitzel, 1927)

почти сливается с хвостовым. Анальный мал и очень близок к хвосту. Легкое окостенение осевого скелета. Радиалии спинных плавников в два ряда. Невральные и гемальные отростки сливаются с дугами. В. девон.

Phaneropleuron Huxley, 1861. Тип рода — *P. andersoni* Нух., 1861; в. девон Шотландии. Тело сжатое с боков, голова широкая, уплощенная, с латеральными орбитами. Длина преорбитальной области равна посторбитальной. Одно непарное большое заднее postrostrale. Operculum большое, соединяется с suboperculum. Зачаточные praemaxillare и maxillare. По краям челюстей серия конических зубов. Зубные пластинки треугольные, с зазубренными плоскими гребнями. Парасфеноид с коротким задним стеблем. Чешуи циклоидные, средних размеров, очень тонкие, с гладкой поверхностью (рис. 55). Один вид.

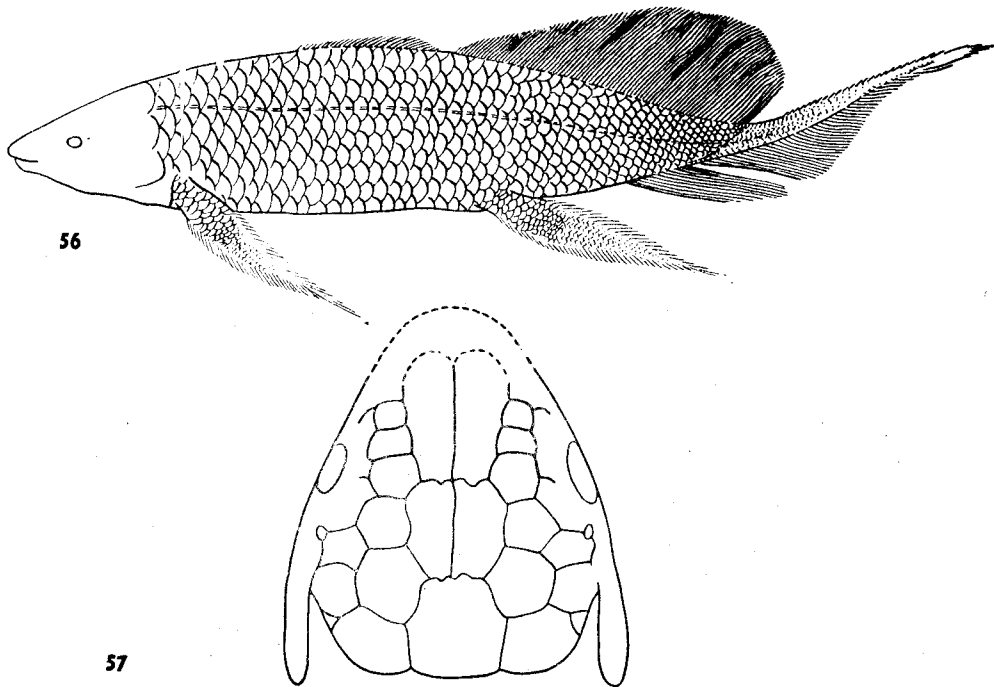


Рис. 56 -57. *Scaumenacia curta* (Whiteaves)
 56 — общий вид; в. девон, В. Канада (Hussakof, 1912); 57 — крыша черепа (Weitzel, 1927)

СЕМЕЙСТВО SCAUMENACIIDAE BERG, 1940

Ямочные линии глубокие. На птеригоидах и праеартуляриях зубные пластинки с бугорчатыми гребнями, расходящимися из одного (внутреннего) угла. Два frontalia и два postrostralia medialis (рис. 56). Спинные плавники не слиты. Анальный мал и умеренно удален от хвостового. Сильное окостенение осевого скелета. Первый спинной плавник без внутреннего скелета, анальный с концентрированным скелетом. Невральные и гемальные отростки сливаются с их дугами. Чешуи орнаментированы в свободной части. В. девон.

Scaumenacia Traquair, 1893 (*Canadipterus* Jaekel, 1927). Тип рода — *Phaneropleuron curtum* Whiteaves, 1881; в. девон (н. фран) В. Канады. Крупные рыбы. Длина тела в 6 раз превышает длину головы. Парасфеноид с коротким задним стержнем. Многовершинные сошниковые клыки. Зубные пластинки с семью рядами слабо заостренных и несколько сжатых с боков зубов. Небноквадратная кость слабо окостеневшая. Спинные плавники с длинными основаниями, первый очень низкий. Брюшные длиннее и несколько шире грудных. В анальном лепидотрихии прикрепляются к трем радиалиям, а последние связаны с четырьмя базалиями. Чешуи округ-

лые, орнаментированы извилистыми гребнями (рис. 56, 57). Один вид.

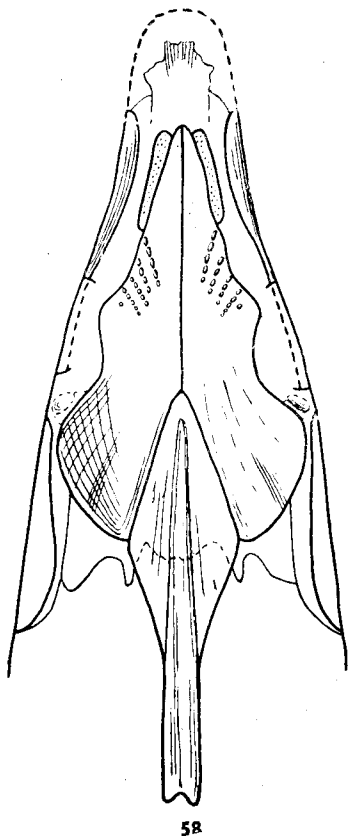
? *Oerovia* Lehman, 1959. Тип рода — *O. nordica* Lehm., 1959; в. девон (в. фамен) В. Гренландии. Маленькие рыбы с удлинённым ростром. Парасфеноид ромбический, с длинным задним стержнем. Зубные пластинки сходные с предыдущим родом, но зубы более заостренные и сильнее сжаты с боков. Один вид.

СЕМЕЙСТВО FLEURANTIIDAE BERG, 1940

Родственны Scaumenaciidae. Ямочные линии неглубокие. Рыло удлиненное, рот большой. Вместо зубных пластинок на птеригоидах и праеартуляриях радиальные ряды конических зубов (рис. 58). Спинные плавники не сливаются, с двумя рядами радиалий (рис. 59). Первый спинной и анальный короткие, с лопастями у оснований. Анальный с концентрированным внутренним скелетом. Второй спинной высокий и длинный. Чешуи орнаментированы в свободной части. В. девон.

Fleurantia Graham-Smith et Westoll, 1937. Тип рода — *F. denticulata* Gr.-Sm. et. West., 1937; в. девон (н. фран) Канады. Череп удлиненный. Очень длинные птеригоиды. Парасфеноид с хорошо выраженным задним отростком.

Имеется *extrascapulare laterale* и самостоятельное заднее *dermosphenoticum*. Зубы мелкие, дробящие (на передней части птеригоидов и частично на медиальной поверхности нижней челюсти) и крупные, остроконечные. Последние располагаются рядами, но не связаны в гребни. В анальном плавнике цератотрихии прикрепляются к двум радиалиям, которые связаны с тремя базалиями. Одна из последних несет



также камптотрихии. Свободная поверхность чешуи ромбическая, покрыта сплетением тонких гребней, параллельных оси тела (рис. 58, 59). Один вид.

? *Jarvikia* Lehman, 1959. Тип рода — *J. arctica* Lehm., 1959; в. девон (фамен) В. Гренландии. Плоский череп, вытянутый роstr, латеральные орбиты. Центральное *parietale* пересекается супратемпоральной комиссурой. Одно *postrostrale*. Парасфеноид узкий, с задней ромбической пластинкой, продолжается далеко вперед. Отсутствуют *extrascapulare laterale* и самостоятельное заднее *dermosphenoticum*. Один вид.

СЕМЕЙСТВО RHYNCHODIPTERIDAE BERG, 1940

Рыбы с плоским длинным черепом и маленькими орбитами. Зубных пластинок нет, могут быть лишь редкие мелкие зубы на нижней челюсти и птеригоидах. Непарные плавники самостоятельные с короткими основаниями (рис. 60). Имеются окостеневшие позвонки. Передние невральные дуги могут быть не слиты со своими остистыми отростками. Чешуи крупные, орнаментированные. В. девон.

Rhynchodipterus Säve-Söderbergh, 1937. Тип рода — *R. elginensis* S.-Söd., 1937; в. девон (фамен) Шотландии. Рыбы до 50 см с сильно удлинённым рылом и латеральными орбитами. Пять *extrascapularia*. Operculum круглое, большое. Cleithrum с гладкой наружной поверхностью. Спинные плавники отодвинуты к хвосту, первый уже и округленнее, чем второй. Анальный заостренный, вблизи хвоста. Грудные очень длинные и узкие. Хвостовой с высокой развитой нижней лопастью, верхняя мала или отсутствует. Тела передних позвонков окостеневают. Чешуи круглые, с очень тонкими параллельными

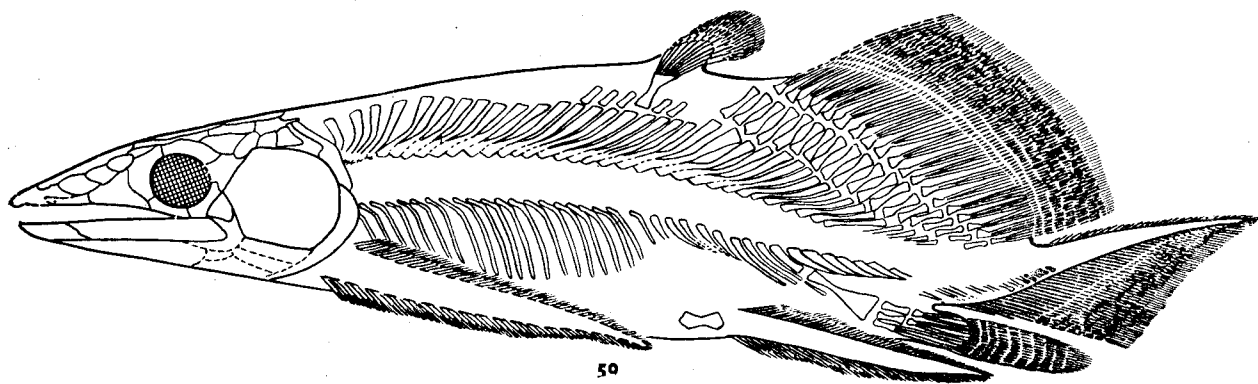


Рис. 58—59. *Fleurantia denticulata* Graham-Smith et Westoll

58 — небная поверхность черепа, $\times 2$; 59 — общий вид; в. девон, Канада (Graham-Smith a. Westoll, 1937)

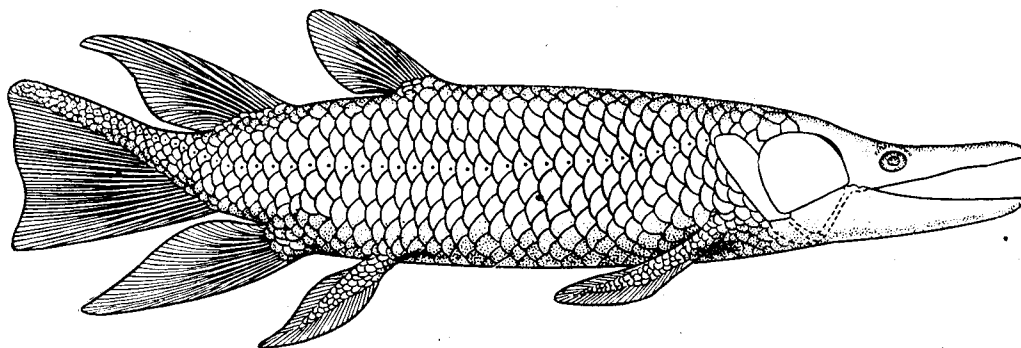


Рис. 60. *Rhynchodipterus elginensis* Säve-Söderbergh, $\times 1/4$; в. девон, Шотландия (Säve-Söderbergh, 1937)

или слабо радиальными ребрышками (рис. 60). Один вид.

Soederberghia Lehman, 1959. Тип рода — *S. groenlandica* Lehm., 1959; в. девон (в. фамен) В. Гренландии. Крупные рыбы. Череп вогнутый сверху, с длинным широким ростром. Орбиты дорзолатеральные. Менее пяти extrascapularia.

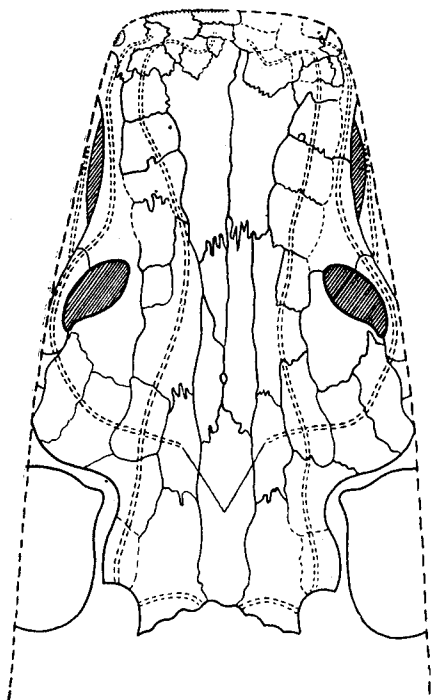


Рис. 61. *Soederberghia groenlandica* Lehman, крыша черепа, $\times 1/3$; в. девон, В. Гренландия (Lehman, 1955)

Одна пара postrostralia, многочисленные pascalia. Parietale с большим задним отростком. Opresculum несколько удлиненное. Крыша черепа сужается в жаберной области. Нижняя челюсть с сильным ангулярным отростком. Задняя

часть парасфеноида длинная и низкая. Позвонки с массивными центрами. Чешуи эллипсоидные (рис. 61). Один вид.

ПОДОТРЯД URONEMOIDEI

Эндокраний окостеневаает лишь частично, есть парное occipitale laterale. Покровные кости и чешуи без дентина, тонкие. Каналы боковой линии проходят в коже. Ямочные линии мелкие или отсутствуют. Может быть dentale. Задние парные gularia редуцируются. Postspleniale и angulare сливаются. Редукция зубных пластинок до отдельных зубов. Все непарные плавники слиты. Парные очень длинные, остролопастные. Чешуи мелкие, круглые, с гладкой или ребристой поверхностью. Слабое окостенение осевого скелета. Н. карбон — н. пермь. Два семейства: Uronemidae и Conchopomatidae.

СЕМЕЙСТВО URONEMIDAE TRAQUAIR, 1890

Очень слабые или никаких окостенений в эндокрании. Ямочные линии мелкие или отсутствуют. Кости передней части головы многочисленные, неслитые (есть непарные interfrontale и internasale). На птеригоидах и praearticulare краевые ряды сравнительно крупных конических зубов. Хвост переходный между эпицеркным и дифицеркным. Грудные плавники довольно низко на теле. Н. карбон.

Uronemus Agassiz, 1844 (*Ganopristodus* Traquair, 1881). Тип рода — *U. lobatus* Ag., 1844; н. карбон Шотландии. Тело несколько сжато с боков, покрыто тонкими чешуями средних размеров. Спинной плавник начинается близко к голове. Краевые зубы сжаты с боков, остальные в виде конических бугорков. Два вида. Н. карбон Шотландии.

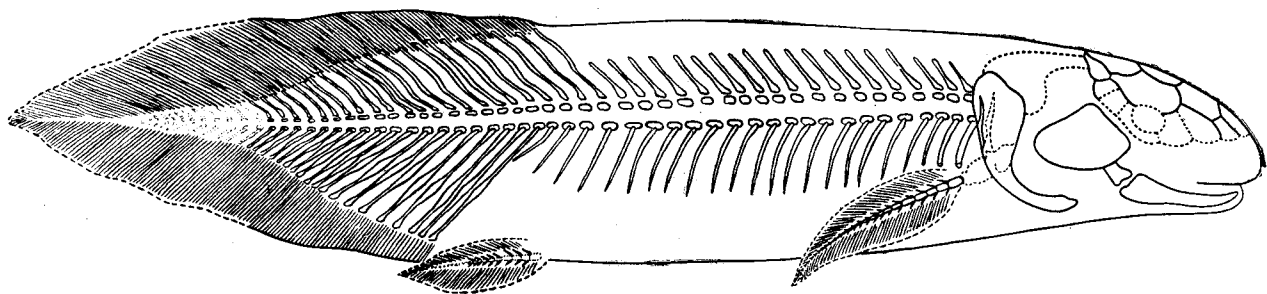


Рис. 62. *Conchopoma gadiforme* Кнер, общий вид, $\times 3/5$; н. пермь, Рейнская обл. (Weitzel, 1927)

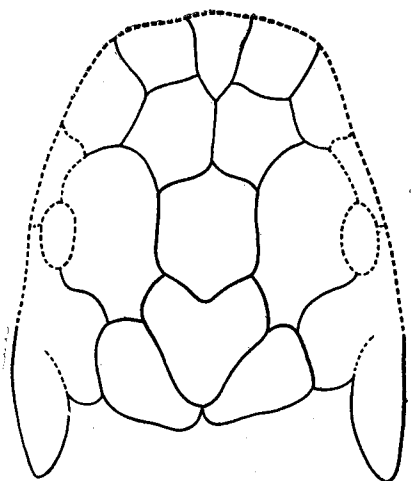


Рис. 63. *Conchopoma gadiforme* Кнер, крыша черепа; н. пермь, Рейнская обл. (Weitzel, 1927)

**СЕМЕЙСТВО CONCHOPOMATIDAE
BERG, 1940**

Есть окостенение в затылочной области. Ямочные борозды отсутствуют; кости глубоко в коже, на голове сливаются (*frontale* с *dermosphenoticum* и *intertemporale*). *Internasale* нет, но *interfrontale* крупное (рис. 63). На парасфеноиде, птеригоиде, *praearticulare* и *dentale* (?) мелкие конические или округлые зубы. Птеригоид без краевых зубов. Парасфеноид с непарной низкой озубленной пластинкой, неизвестной у других дипной. Хвост дифицеркный. Грудные плавники высоко на теле (рис. 62). Передние невральные отростки отделены от дуг. В скелете спинного плавника окостеневают лишь один ряд радиалей.

Conchopoma Кнер, 1868 (*Peplorhina* Соре, 1873). Тип рода *C. gadiforme* Кнер, 1868; н. пермь Рейнской обл. Тело удлиненное, сжатое с боков. Голова относительно большая. Строение крыши черепа сходное с *Sagenodus*. Большие *frontalia centrale* и *posterior mediale*. Последнее сливается с *parietale mediale*. Выпуклое орбису-

лит. Зубные пластинки с неравномерно расположенными коническими или округлыми зубами. Чешуи мелкие, тонкие, с гладкой или сетчатой поверхностью (рис. 62, 63). Два вида. В. карбон США; н. пермь Рейнской обл.

ПОДОТРЯД STENODONTOIDEI

Эндокраний не окостеневают. Кости и чешуи без дентина. Чувствительные каналы замкнуты в костях. Ямочные борозды мелкие или отсутствуют. Нет *dentale*. Краевых зубов нет. Зубные пластинки с расходящимися бугорчатыми или зубчатыми гребнями. *Gularia* малы или отсутствуют. *Postspleniale*, *spleniale* и *angulare* слиты без шва. Хвост дифицеркный. Все непарные плавники слиты. Парные длинные. Грудные высоко и выдаются над телом. Слабое окостенение осевого скелета. Нет базального скелета у анальных плавников. Н. карбон — н. триас.

**СЕМЕЙСТВО STENODONTIDAE
WOODWARD, 1891**

Покровные кости черепа, особенно впереди, многочисленные. Нет самостоятельных *maxillare* и *praemaxillare*, нет серии краевых зубов. Сошник редуцируется и сохраняется только у основания большого многовершинного клыка. Задние парные *gularia* редуцируются. Парасфеноид очень длинный, его задний отросток может достигать позвоночника. Тел позвонков нет. Имеются окостеневшие округлые в поперечнике ребра, невральные, гемальные дуги и *basalia* плавников.

Stenodus Agassiz, 1838. Тип рода — *C. cristatus* Ag., 1838; карбон Англии и Ю. Шотландии. Тело сжато с боков. Кости довольно тонкие, ямочные линии отсутствуют. Одно заднее *postrostrale*. Зубные пластинки широкие, треугольные или неправильно-овальные, с многочисленными (10—14) параллельными или слабо расходящимися зазубренными гребнями. Единственная затылочная кость. Чешуи крупные, тонкие, округло-квадратные, без орнамента, с концентрическими

линиями роста (рис. 64). Ряд видов. Карбон З. Европы, С. Америки, Австралии.

Prosagenodus Romer et Smith, 1934. Тип рода — *P. castrensis* R. et S., 1934; н. карбон (Честер) Иллинойса, США. Девять бугорчатых

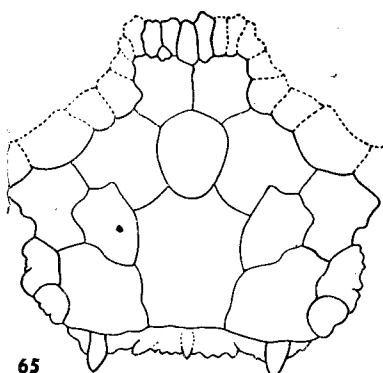
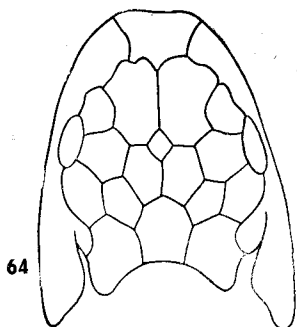


Рис. 64—65. Ctenodontidae, крыша черепа

64 — *Ctenodus* Agassiz; 65 — *Sagenodus* Owen (Weitzel, 1927)

гребней на зубных пластинках длиной 24 мм, разделенных глубокими бороздками. Краевые

гребни сходятся под прямым углом. Бугорки хорошо выражены, сжаты с боков. Один вид.

Sagenodus Owen, 1867 (*Petalodopsis* Barkas, 1874; *Ptyonodus* Cope, 1878; *Megapleuron* Gaudry, 1883). Тип рода — *S. inaequalis* Owen, 1867; ср. карбон Великобритании. Кости толстые, ямочные линии мелкие. Структура неба и нижней челюсти одинаковы с *Ctenodus*. Задние postrostralia в виде серии мелких костей. Большое operculum, узкое suboperculum, маленькие gula-gia. Зубные пластинки довольно узкие, с 5—9 сильно расходящимися, слабо зазубренными гребнями (у *S. dialophus* 15 сильно бугорчатых гребней), похожи на зубные пластинки *Prosagenodus*, но более сложные (рис. 65). Несколько видов. Карбон — н. пермь З. Европы и С. Америки.

Proceratodus Romer et Smith, 1934. Тип рода — *P. carlinvillensis* R. et S., 1934; в. карбон Иллинойса, США. Семь, реже девять широких, гладких (или слабо бугорчатых) гребней на довольно крупных зубных пластинках (длиной 5—6 см). Три вида. В. карбон — пермь США.

? *Nielsenia* Lehman, 1959. Тип рода — *N. nordica* Lehm., 1959; в. девон (в. фамен) В. Гренландии. Известна лишь крыша черепа. Маленькое центральное frontale, заключенное между боковыми frontalia и длинным центральным parietale. Два dermosphenotica с каждой стороны. Один вид.

? *Palaeophichthys* Eastman, 1908. Тип рода — *P. parvulus* Eastm., 1908; ср. карбон США. Маленькие (4—5 см длиной) угреобразные рыбы, с слившимися непарными плавниками. Расстояние от конца рыла до начала спинного плавника в 2,5 раза больше длины головы. Верхняя и нижняя дуги окостеневшие, с длинными и тонкими остистыми отростками. Чешуи очень тонкие, с продольной бороздчатостью. Один вид.

ОТРЯД CERATODONTIDA

Эндокраний не окостеневаает. Кожные кости и чешуи без дентина. Чувствительные каналы в виде борозд на поверхности костей или в коже. Ямочные линии отсутствуют. Кости крыши черепа немногочисленные, обычно тонкие и крупные. Боковые кости головы сильно редуцированы. Над этmoidом обычно непарная кость. Нет maxillare, праemaxillare, dentale и краевых зубов. Гулярные пластинки отсутствуют. Operculum и suboperculum испытывают редукцию. Жаберные дуги хрящевые. У всех представителей имеются зубные пластинки (табл. V, фиг. 7, 8, 9). Все непарные плавники поддерживаются одним — тремя рядами радиалий. Хвостовой дифицеркный, обычно слит со спинным и анальным (рис. 18 г — ж). Грудные высоко на боках. Не-

вральные дуги и остистые отростки окостеневаают отдельно (за исключением иногда хвостовой области). Тел позвонков нет. Н. триас — ныне. Два подотряда: Ceratodontoidei и Lepidosirenoidei.

ПОДОТРЯД CERATODONTOIDEI

Эндокраний хрящевой. Имеются clavicula, cleithrum и posttemporale. В осевом скелете могут быть легкие окостенения. Тело веретеновидное. Парные плавники не редуцированы, листовидные, с плавниковыми лучами. Эндокраний типа бисериального архиптеригия. Чешуи крупные, тонкие. Легкое непарное. Жабры хорошо развиты. Клапаны в артериальном конусе, как

у ганоидных рыб. Яичник незамкнутый. Развитие без метаморфоза. Два перитонеальных отверстия позади клоаки. Триас — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО CERATODONTIDAE
GILL, 1872

Зубные пластинки треугольные или полуовальные, с 4—7 сильно расходящимися гребнями, несущими иногда мелкие зубчики (табл. V, фиг. 8, 9). Парные плавники длинные, хорошо развитые. Н. триас — ныне.

Ceratodus Agassiz, 1838 (*Hemictenodus* Jaekel, 1890). Тип рода — *C. latissimus* Ag., 1838; в. триас (рэт) Англии. Тело удлиненное, голова маленькая с уплощенным рылом. Крыша черепа представлена двумя непарными средними и двумя парными боковыми костями. Кости довольно толстые, хорошо орнаментированы. Чувствительные каналы в бороздах или желобках на поверхности костей. Operculum и suboperculum редуцированы слабо. Зубные пластинки дробящего типа — широкие, массивные, плоские, с небольшим числом (4—5) слабо бугорчатых гребней, не разделенных сквозными вырезками. Сошники, по-видимому, без зубов. Первый спинной плавник далеко впереди, на уровне грудного. Второй спинной не сливается с хвостовым. Легкое окостенение осевого скелета. Более задние невральные и передние гемальные отростки отделены от дуг. Прибрежно-морские моллюскоядные формы (табл. V, фиг. 8). Много видов. Н. триас г. Б. Богдо; юра Русской платформы; триас — мел Европы и С. Америки; в. юра Китая.

Epiceratodus Teller, 1891 (?*Neoceratodus* Castelpau, 1876; ?*Gosfordia* Woodward, 1890). Тип рода — *Ceratodus forsteri* Krefft, 1870; соврем., Австралия. Тело длиной до 175 см. Крыша черепа представлена двумя непарными и двумя парными пластинками. Кости очень тонкие, с чуть заметным орнаментом. Чувствительные каналы в коже. Есть хрящевые hyomandibulare и supplecticum. Operculum и suboperculum сильно редуцированы. Зубные пластинки режущие — узкие, высокие, с острыми 6—7 гребнями, разделенными сквозными вырезками. Пара небольших режущих зубов на сошнике. Второй спинной плавник сливается с хвостовым. Осевого скелет не окостеневаает. Невральные и гемальные отростки отделены от дуг. Дуги в виде пластинок, имеются вставочные элементы. Пять жаберных дуг. Легкое неполно разделено на две симметричные половины, над кишечником. Пресноводные растительно-животнойядные формы, не впадающие в спячку (рис. 66, 67; табл. V, фиг. 9). Много видов. Н. триас Русской платформы,

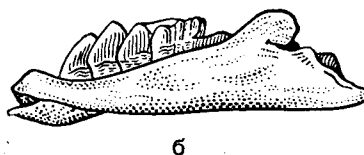
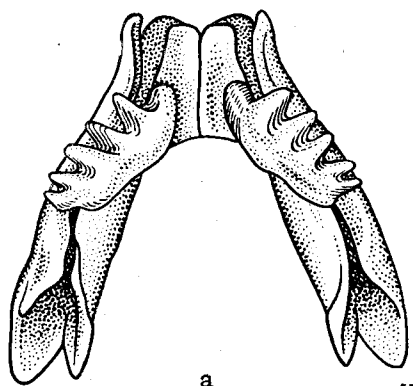
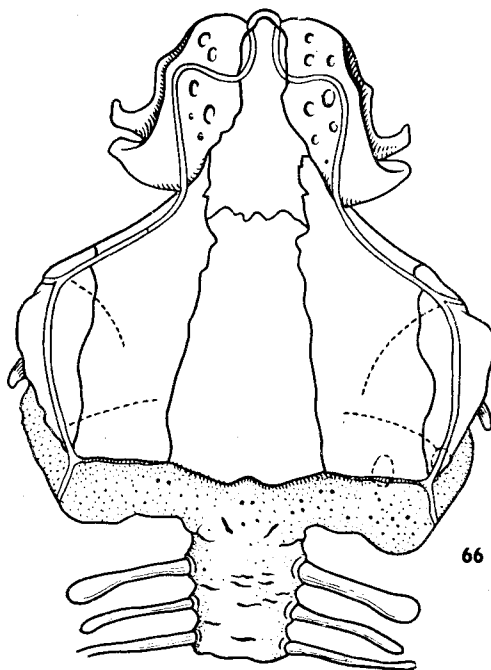


Рис. 66—67. *Epiceratodus forsteri* (Krefft)

66 — череп сверху, $\times \frac{1}{4}$ (Holmgren a. Stensjö, 1936); 67 — нижняя челюсть, $\times \frac{1}{4}$; а — дорзально; б — латерально; соврем., Австралия (Watson a. Gill, 1923)

г. Б. Богдо и Ферганы; триас — третика Австралии, Африки, Америки, Европы, Индии.

Paraceratodus Lehman, 1959. Тип рода — *P. germaini* Lehm., 1959; в. триас Мадагаскара. Рыбы длиной до 1 м. В крыше черепа три непарных и пять парных костей. Чувствительные

каналы, по-видимому, в коже. Не менее 63 позвонков, около 35 пар ребер. Кости без орнамента. Один вид.

Microceratodus Teixeira, 1954, Тип рода — *M. angolensis* Teix., 1954; триас Анголы, З. Африка. Мелкие рыбы с таким же планом строения крыши черепа, как у *Paraceratodus*. Не более 40 позвонков, около 23 ребер и меньше, чем у *Paraceratodus*, количество супраневральных и гипогемальных окостенений. Довольно большое operculum. Возможно, есть праеоперкулум. Prae-articulare несет зубную пластинку. Кости без орнамента. Один вид.

ПОДОТРЯД LEPIDOSIRENOIDEI

Эндокраний в значительной степени перепончатый. На дорзальной стороне его фонтанель. Кости тонкие. Чувствительные каналы проходят в коже. Operculum и suboperculum сильно редуцированы. Плечевой пояс образован двумя в основном хрящевыми дугами. Осевой скелет не окостеневаает. Невральные и гемальные отростки отделены от дуг. Тело сильно удлиненное, парные плавники длинные, нитевидные, эндоскелет представлен одной центральной осью. Второй спинной плавник слит с хвостовым. Чешуи мелкие, округлые. Легкие парные, лежат под кишечником. Жабры несовершенные. Клапаны в артериальном конусе, как у амфибий. Замкнутые яичники и хорошо обособленные яйцеводы. Развитие с метаморфозом. Перед клоакой одно перитонеальное отверстие. Пермь? — ныне. Два семейства: Protopteridae и Lepidosirenidae.

СЕМЕЙСТВО PROPTERIDAE GÜNTHER, 1872

Тело веретеновидное. Сошники без зубов. Пять жаберных щелей. Подъязычная дуга образована двумя палочковидными hyoidea. Невральные дуги несросшиеся. Олигоцен? — ныне.

Protopterus Owen, 1839 (*Rhinocryptis* Peters, 1844). Тип рода — *Lepidosiren annectens* Owen,

1839; соврем., тропическая Африка. Крупные рыбы до 2 м длиной. Крыша черепа образована двумя непарными костями: fronto-parietale и supraoccipitale. Зубные пластинки с тонкими режущими зазубренными многочисленными гребнями. По вентральному краю грудных и дорзальному краю брюшных плавников может быть низкая кайма. Яйца 3,5—4 мм в диаметре, откладываются в ямку в иле. Переживает время засухи в пересыхающих водоемах, инкапсулируясь в кокон. Хищник. Три вида. Пресные воды центр. Африки. Зубные пластинки в олигоцене — н. миоцене Африки.

СЕМЕЙСТВО LEPIDOSIRENIDAE BONAPARTE, 1841

Тело угреобразное. Два конических зуба на сошнике. Четыре жаберных щели. Подъязычная дуга состоит из двух ceratohyalia, соединенных непарной sorula. Зубные пластинки с тремя (четырьмя) режущими гребнями. Невральные дуги срастаются по верхнему краю. Пермь? — ныне.

? *Gnathorhiza* Cope, 1883. Тип рода — *Stenodus pusillus* Cope, 1877; пермь США. Известны только маленькие зубные пластинки с тонкими зазубренными гребнями, тремя на нижнечелюстных и четырьмя на верхнечелюстных. Передний гребень самый длинный (табл. V, фиг. 7). Три вида. Карбон? — пермь США; н. триас (ветлужский ярус) Русской платформы.

Lepidosiren Fitzinger, 1837. Тип рода — *L. paradoxo* Fitz., 1837; соврем., бассейн р. Амазонки. Рыбы до 125 см длиной. Крыша черепа образована непарным fronto-parietale и двумя боковыми затылочными костями. Зубные пластинки с тремя гладкими гребнями, из которых самый длинный задний. Парные плавники без каймы. Яйца 6,5—7 мм в диаметре, откладываются в норку. В период пересыхания водоемов зарывается в ил и впадает в оцепенение. Растительоядный. Один вид.

ЛИТЕРАТУРА

Общая часть

Берг Л. С. 1940. О положении Polypteridae в системе. Зоол. ж., т. 19, № 5, стр. 724—740.

Обручев Д. В. 1947. Тип Chordata. Хордовые. Атлас руков. форм. иск. фаун СССР, т. 3. Девонская сист., стр. 191—206.— 1948. Об эволюции строения покровных костей костных рыб. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, стр. 281—285.

Сергиенко А. А. 1961. Класс Osteichthyes. Костные рыбы. В кн.: Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной обл., т. 2. Тр. СНИИГГИМС, вып. 20, стр. 564—567.

Byström A. P. 1942. Deckknochen und Zähne der *Osteolepis* und *Dipterus*. Acta zool., v. 23, p. 263—289.

Casier E. 1961. Matériaux pour la faune ichthyologique eocrétaçique du Congo. Ann. Mus. Roy. Afrique Centr., Tervuren, Sci. géol., N 39, p. 12—96.

Denison R. H. 1951. Late Devonian fresh-water fishes from the western United States. Fieldiana: Geology, v. 2, N 5, p. 219—261.

Hills E. S. 1943. The ancestry of the Choanichthyes. Austral. J. Sci., v. 6, N 1, p. 21—23. Hussakof L. 1912. Notes on Devonian fishes from Scaumenac Bay, Quebec. Bull. N. Y. State Mus., N 158, p. 127—139. Huxley T. H. 1861. Preliminary essay upon the systematic arrangement of the fishes of the Devonian epoch. Mem. Geol. Surv. U. Kingdom. Dec. 10, p. 1—41.

Gross W. 1956. Über Crossopterygier und Dipnoer aus dem baltischen Oberdevon im Zusammenhang einer vergleichenden Untersuchung des Porenkanalsystems paläozoischer Agnathen und Fische. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. (5), N 6, p. 1—140.

Jarvik E. 1942. On the structure of the snout of crossopterygians and lower gnathostomes in general. Zool. Bidrag Uppsala, v. 21, p. 235—675.— 1952. On the fish-like tail in the ichthyostegid stegocephalians with descriptions of a new stegocephalian and a new crossopterygian from the Upper Devonian of East Greenland. Palaeozool. Groenland., v. 5, p. 1—90.— 1955. The oldest tetrapods and their forerunners. Sci. Monthly, v. 80, N 3, p. 141—154.

Moy-Thomas J. A. 1935. Notes on the types of fossil fishes in the Leeds City Museum. II. Acanthodii, Dipnoi and Crossopterygii. Proc. Leeds, Philos. Soc. v. 3, p. 111—116.

Nielsen A. 1936. Some few preliminary remarks on Triassic fishes from East Greenland. Medd. Grønland., v. 112, N 3, p. 1—55.

Örvgiv T. 1957. Remarks on the vertebrate fauna of the Lower Upper Devonian of Escuminac Bay, P. Q., Canada, with special reference to the porolepiform crossopterygians. Arkiv. zool. (2), v. 10, N 6, p. 367—426.— 1961. New finds of acanthodians, arthrodires, crossopterygians, ganoids and dipnoans in the Upper Middle Devonian Calcareous Flags (Oberer Platten-Kalk) of the Bergisch Gladbach-Paffrath Through (Pt 2). Paläontol. Z., Bd. 35, N 1/2, S. 10—27.

Romer A. S. 1955. Herpetichthyes, Amphibioidei, Choanichthyes or Sarcopterygii? Nature, v. 176, p. 126.

Säve-Söderbergh G. 1933. The dermal bones of the head and the lateral line system in *Osteolepis macrolepidotus* Ag. with remarks on the terminology of the lateral line system and on the dermal bones of certain other crossopterygians. Nova Acta Regiae Soc. Sci. Uppsal. (4), v. 9, N 2, p. 1—130.— 1941. Notes on the dermal bones of the head in *Osteolepis macrolepidotus* Ag. and the interpretation of the lateral line system in certain primitive vertebrates. Zool. Bidrag Uppsala, v. 20, p. 523—542. Schaeffer B. 1952. Rates of evolution in the coelacanth and dipnoan fishes. Evolution, v. 6, N 1, p. 101—111.

Traquair R. H. 1888. Notes on the nomenclature of the fishes of the Old Red Sandstone of Great Britain. Geol. Mag. (3), v. 5, p. 505—517. 1890. On the fossil fishes found at Achanarras Quarry. Ann. Mag. Natur. Hist. (6), v. 6, p. 479—486.— 1893. Notes on the Devonian fishes of Campbelltown and Scaumenac Bay in Canada. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, v. 12, p. 111—125.

Westoll T. S. 1936. On the structure of the dermal ethmoid shield of *Osteolepis*. Geol. Mag., v. 73, N 862, p. 157—171. White E. I., Trewavas E., Marshall N. B., Tucker D. W. 1955. Herpetichthyes, Amphibioidei, Choanichthyes or Sarcopterygii? Nature, v. 176, p. 126. Woodward A. S. 1906. On a Carboniferous fish fauna from the Mansfield district, Victoria. Mem. Nat. Mus. Melbourne, N 1, p. 1—32.

См. также в общем списке по позвоночным: Goodrich E. S. 1930; Eichwald E. 1853—1861; Owen R. 1840—1845; в общем списке по бесчелюстным и рыбам: Берг Л. С. 1940, 1955; Agassiz L. 1833—1843, 1844; Goodrich E. S. 1907, 1909; Gross W. 1930, 1933; Holmgren N. u. Stensiö E. 1936; McCoy F. 1955; Moy-Thomas J. A. 1939; Müller J. 1844; Regan C. T. 1928; Schmidt W. J. 1959; Stensiö E. 1947; Woodward A. S. 1889—1901; в списке по Heterostraci: Обручев Д. В. 1933, 1938; в списке по Osteostraci: Обручев Д. В. 1961; в списке по Palaeoniscii и Chondrostei: Stensiö E. A. 1921.

Систематическая часть

I. *Crossopterygii*.

- Берг Л. С. 1939. Кистеперые рыбы, или *Crossopterygii*. Природа, № 7, стр. 82. Быстров А. П. 1950. Микроскопическое строение костей и зубов кистеперой рыбы карбона *Megalichthys*. Докл. АН СССР, т. 74, № 1, стр. 119—124.
- Воробьева Э. И. 1959. Новый род кистеперых рыб *Platycephalichthys* из верхнего девона р. Ловатья. Палеонтол. ж., № 3, стр. 95—106.— 1960а. Новые данные о роде кистеперых рыб *Panderichthys* из девона СССР. Там же, № 1, стр. 87—96.— 1960б. О систематическом положении *Eusthenopteron wenjukowi* (Rohon). Там же, № 2, стр. 121—129.— 1962. Ризодонтные кистеперые рыбы Главного девонского поля СССР. Тр. Палеонтол. ин-та, 94, стр. 1—138.— 1963а. Род *Porolepis* из девона СССР. Палеонтол. ж., № 2, стр. 83—92.— 1963б. Подкласс *Crossopterygii*. Кистеперые. В кн.: «Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной обл.», т. 3. Тр. СНИИГГИМС, вып. 21, стр. 215—216.
- Кондратьева М. Г. и Обручев Д. В. 1955. О возрасте бавлинской свиты Саратовского правобережья. Докл. АН СССР, т. 105, № 5, стр. 1074—1075.
- Лиелпийш П. П. 1959. Об остатках агнат и рыб нижних слоев девона Прибалтики. Изв. АН Лат. ССР, № 5, стр. 121—130.
- Обручев Д. В. 1939. Открытие нижнедевонской ихтиофауны в СССР. Докл. АН СССР, т. 22, № 5, стр. 291—292.— 1941. Девонские рыбы Минусинского края. Тр. палеонтол. ин-та, т. 8, вып. 4, стр. 23—48. Обручев А. О. П. 1955. Верхнедевонские рыбы центрального Казахстана. Сов. Геол., вып. 45, стр. 84—99.
- Смит Дж. 1962. Старина четвероного. М., стр. 1—214.
- Сушкин П. П. 1947. Новые данные о древнейших наземных позвоночных и условиях их нахождения. Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва, т. 6, стр. 99—103. Световидов А. Н. 1952. Живая ископаемая рыба. Природа, № 11.
- Третьяков Д. 1947. Древнейшие четвероногие и их происхождение. Усп. совр. биологии, вып. 23, № 2, стр. 293—304.
- Хабарков А. В. 1927. О кистеперых из русского карбона. Изв. Геол. ком-та, т. 46, № 4, стр. 299—309.— 1939. Класс рыбы — Pisces. Атлас руков. форм. ископ. фаун СССР, т. 5, средний и верхний отделы каменноугольной системы, стр. 148—155.— 1941. То же, там же, т. 4, нижний отдел каменноугольной системы, стр. 164—170.
- Шванвич Б. Н. 1939. Живая ископаемая рыба. Природа, № 7, стр. 81—82. Шмалъгаузен И. И. 1960. Биологические основы организации кистеперых рыб. Палеонтол. ж., № 1, стр. 3—15.
- Agassiz L. 1834. On the fossil fishes of Scotland. Rep. Brit. Assoc. Advanc. Sci., 4 meet., 1834, p. 646—649.
- Aldinger H. 1930. Ueber das Kopfskelett von *Undina acutidens* Reis und den kinetischen Schädel der Coelacanthiden. Zbl. Mineral. Geol. Paläontol., N 1, S. 22—48.— 1931a. Ueber einige Besonderheiten im Schädeldach von *Eusthenopteron foordi* Wh. (Pisces, Crossopterygii). Ibid., N 6, S. 300—305.— 1931b. Ueber karbonische Fische aus Westfalen. Paläontol. Z., Bd. 13, S. 186—201. Arambourg C. 1958. Sous-classe des Crossopterygiens. Formes fossiles. Traité de Zoologie, v. 13, f. 3, p. 2541—2552.
- Atthey T. 1877. Notes on a paper by R. H. Traquair, on the structure of the lower jaw in *Rhizodopsis* and *Rhizodus*. Ann. Mag. Natur. Hist. (4), v. 20, p. 129—130.
- Bernhäuser A. 1961. Zur Knochen- und Zahnhistologie von *Latimeria chalumnae* Smith und einiger Fossilformen. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl., Abt. 1, Bd. 170, N 3—4, S. 119—137. Broom R. 1905. On a species of *Coelacanthus* from the Upper Beaufort beds of Aliwi North. Rec. Albany Mus. Grahamstown, v. 1 p. 338—339.— 1913. On the origin of cheiropterygium. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., v. 32, p. 459—464.
- Bryant W. 1919. On the structure of *Eusthenopteron*. Bull. Buffalo Soc. Natur. Sci., v. 13, N 1, p. 1—33.— 1934. New fishes from the Triassic of Pennsylvania. Proc. Amer. Philos. Soc. Philadelphia, v. 73, N 5, p. 319—326.
- Bystrow A. P. 1939. Zahnstruktur der Crossopterygier. Acta zool., v. 20, p. 283—338.— 1959. The microstructure of skeleton elements in some vertebrates from Lower Devonian deposits of the USSR. Ibid., v. 40, N 1, p. 59—83.
- Cope E. D. 1880. Second contribution to the history of Vertebrata of the Permian formation of Texas. Proc. Amer. Philos. Soc. Philadelphia, v. 19, p. 38—58.— 1891. On the characters of some Palaeozoic fishes. Proc. U. S. Nat. Mus., v. 14, p. 447—463.
- Dean B. 1893. On the fin structure of *Diplurus*. Trans. N. Y. Acad. Sci., v. 13, p. 22. Dehm R. 1956. Ein Coelacanthide aus dem Mittleren Keuper Frankens. Neues Jahrb. Geol. Paläontol., Monatsh. N 11, S. 525—529. Dolgopold Saez M. 1940. Noticias sobre peces fósiles Argentinos. Coelacantidos titonienses de Plaza Huincul. Notas Mus. La Plata (paléontol.), v. 5, N 25, p. 295—298.
- Eaton T. H. 1939. The crossopterygian hyomandibular and the tetrapod stapes. J. Washington Acad. Sci., v. 29, p. 109—118. Egerton P. M. G. 1861. Description of *Tristichopterus*, *Acanthodes*, *Climatius*, *Diplacanthus* and *Cheiracanthus*. Mem. Geol. Surv. U. Kingdom., Dec. 10, p. 51—75.
- Fuchs H. 1929. Über das Os parahyoideum der anuren Amphibien und der Crossopterygier; nebst Bemerkungen über phylogenetische Wanderungen der Haut- und Deckknochen (Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Splanchnocraniums). Gegenbaurs Morphol. Jahrb., Bd. 63, S. 408—453.
- Goodrich E. S. 1901. On the pelvic girdle and fin of *Eusthenopteron*. Quart. J. Micr. Sci. (2), v. 45, p. 311—324.— 1919. Restoration of the head of *Osteolepis*. J. Linn. Soc. London, v. 39, p. 181—188. Gregory W. K. a. Raven H. C. 1941a. A new restoration of the skeleton of the Devonian lobe-finned fish *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, with remarks on its relationship. Trans. N. Y. Acad. Sci., v. 3, p. 146—153.— 1941b. Studies on the origin and early evolution of paired fins and limbs. Ann. N. Y. Acad. Sci., v. 42, art. 3, p. 273—360. Gregory W. K., Rockwell H. a. Evans E. G. 1939. Structure of the vertebral column in *Eusthenopteron foordi* Whiteaves. J. Paleontol., v. 13, p. 126—129. Gross W. 1936a. Neue Crossopterygier aus dem baltischen Oberdevon. Zbl. Mineral. etc. (B), N 2, S. 69—78.— 1936b. Beiträge zur Osteologie baltischer und rheinischer Devon-Crossopterygier. Paläontol. Z., Bd. 18, N 3/4, S. 129—155.— 1941. Über den Unterkiefer einiger devonischer Crossopterygier. Abhandl. preuss. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N 7, S. 1—51. Gürich G. 1891. Ueber Placodermen und andere devonische Fischreste im Breslauer mineralogischen Museum. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 43, N 4, S. 902—913.
- Hack W. 1926. Die Gesteinsscholle von Schobüll bei Husum—ein Devon-Vorkommen in Schleswig-Holstein. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 78A, N 2, S. 269—295. Heintz A. 1932. Beitrag zur Kenntnis der Devonischen Fischfauna Ost-Grönlands. Skrift. Svalbard Ishavet., N 42, p. 1—27.— 1934. Fischreste aus dem Unterperm Norwegens. Norsk Geol. Tidsskr., v. 14, p. 176—194. Hennig E. 1951. *Trachymetopon liassicum* Ald., ein Riesen-Crossopterygier aus Schwäbischem Ober-Lias. Neues Jahrb. Mineral. etc. Beil.-Bd. 94, N 1, S. 67—79. Holmgren N. 1939. Contribution to the question of the origin of the tetrapod limb. Acta zool., v. 20, p. 89—124. Huene E. 1943. Ein *Onychodus* aus dem oberschlesischen Kohlengebirge. Ber. Reichsamt. Bodenf. Berlin, S. 99—101. Huxley T. H. 1861. *Glypto-*

laemus kinnairdi. Figures and descriptions illustrative of British organic remains. Mem. Geol. Surv. U. Kingdom., Dec. 10, p. 41—46.—1866. British fossils. Illustrations of the structure of the crossopterygian ganoids. Ibid., Dec. 12, p. 1—48.

Jarvik E. 1937. On the species of *Eusthenopteron* found in Russia and the Baltic States. Bull. Geol. Inst. Upsala, v. 27, N 8, p. 63—127.—1944a. On the dermal bones, sensory canals and pit-lines of the skull in *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, with some remarks on *E. säve-söderbergi* Jarvik. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. (3), v. 21, N 3, p. 1—48.—1944b. On the exoskeletal shoulder girdle of teleostomian fishes, with special reference to *Eusthenopteron foordi* Whiteaves. Ibid. (3), v. 21, N 7, p. 1—32.—1948. On the morphology and taxonomy of the Middle Devonian osteolepid fishes of Scotland. Ibid. (3), v. 25, N 1, p. 1—301.—1949. On the Middle Devonian crossopterygians from the Hornelen Field in Western Norway. Univ. Bergen. Årbok, Naturv. rekke, N 8, p. 1—48.—1950. On some osteolepiform crossopterygians from the Upper Old Red Sandstone of Scotland. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. (4), v. 2, N 2, p. 1—35.—1954. On the visceral skeleton in *Eusthenopteron* with a discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes. Ibid. (4), v. 5, p. 75—101.—1962. Les paroléfiformes et l'origine des Urodèles. Colloq. Intern. Centre Nat. Rech. Sci., N 104, p. 87—101.—1963. The composition of the intermandibular division of the head in fish and tetrapod and the diphyletic origin of the tetrapod tongue. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. (4), v. 9, p. 1—74.

Kade G. 1858. Ueber die devonischen Fischreste eines Diluvialblockes. Progr. Realschule zu Mezeritz, S. 1—23. K u l c z y c k i J. 1960. *Porolepis* (Crossopterygii) from the Lower Devonian of the Holy Cross Mountains. Acta Palaeontol. polonica, v. 5, N 1, p. 65—104.

Lehman J.-P. 1952. Notes paléochthologiques. 1. Sur une anomalie du toit cranien chez un Ostéolépidé. Ann. Paléontol., v. 38, p. 59—67.

McCoy F. 1848. On some new ichthyolites from the Scotch Old Red Sandstone. Ann. Mag. Natur. Hist. (2), v. 2, p. 297—312. M i a l l L. C. 1875. On the structure of the skull of *Rhizodus*. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 30, p. 772—775.—1884. On a new specimen of *Megalichthys* from the Yorkshire coalfield. Ibid., v. 40, p. 347—352.—1885. Description of the remains of *Megalichthys* in the Leeds Museum. Leeds Philos. Lit. Soc. p. 1—16. Millot J. 1955a. Unité spécifique des Coelacanthes actuels. Nature, Paris, N 3238, p. 58—59.—1955b. The Coelacanth. Scient. American, p. 34—39. Millot J. et Anthony J. 1956a. Considerations préliminaires sur le squelette axial et le système nerveux central de *Latimeria chalumnae*. Mém. Inst. scient. Madagascar (A), v. 11, p. 167—188.—1956b. L'organe rostral de *Latimeria* (Crossopterygien Coelacanthide). Ann. Sci. natur. Zool. (11), v. 18, p. 381—388.—1958a. *Latimeria chalumnae*, dernier des Crossopterygiens. Traité de zoologie, v. 13, f. 3, p. 2553—2597.—1958b. Anatomie de *Latimeria chalumnae*. T. I. Squelette et muscles. Paris, p. 1—122.—1960. Le plus vieux poisson du monde. Sciences, N 6, p. 7—19. M o o d i e R. L. 1915. The Coal Measures Amphibia and the Crossopterygia. Amer. Naturalist, v. 49, p. 637—644. M o y - T h o m a s J. A. 1935a. The coelacanth fishes from Madagascar. Geol. Mag., v. 72, N 851, p. 213—227.—1935b. On the Permian coelacanth *Coelacanthus granulatus* Ag. Ibid., N 856, p. 446—457.—1935c. A synopsis of the coelacanth fishes of the Yorkshire Coal Measures. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 15, p. 37—46.—1937. The Carboniferous coelacanth fishes of Great Britain and Ireland. Proc. Zool. Soc. London (B), v. 107, p. 383—415.

Owen R. 1841. On the structure of fossil teeth from the Central or Corn-stone division of the Old Red Sandstone, indicative of a new genus of fishes, or fish-like Batrachia,

for which is proposed the name of *Dendrodus*. Micr. J. Struct. Rec., v. 1, p. 4—8, 17—20.—1845. An account of the microscopic structure of certain fossil teeth from the environs of Riga, by which they are determined to belong to the genus *Dendrodus* of sauroid fishes. In: R. I. Murchison, E. Verneuil a. A. Keyserling. The Geology of Russia in Europe and the Ural Mountains, v. 1, p. 635—636.

Pander C. H. 1860. Ueber die Saurodipteren. Dendrodipteren, Glyptolepiden und Cheirolepiden des devonischen Systems. St.-Petersb., IX + 90 S.

Reis O. M. 1888. Die Coelacanthinen, mit besonderer Berücksichtigung der im Weissen Jura Bayerns vorkommenden Gattungen. Palaeontogr., Bd. 35, S. 1—96.—1892. Zur Osteologie der Coelacanthinen. 1 Teil. Rumpfskelet, Knochen des Schädels und der Wangen, Kiemenbogenskelet, Schultergürtel, Becken, Integument und innere Organe. Inaug. Dissert., München, S. 1—39.—1900. *Coelacanthus lunzensis* Teller. Jahrb. geol. Reichsanst. Wien, Bd. 50, S. 187—192. R o h o n J. V. 1889. Die Dendrodonten des devonischen System in Russland. Palaeontologische und vergleichend-anatomische Studie. Mém. Acad. Sci. St.-Petersb. (7), v. 36, N 14, p. 1—52.—1890. *Holoptychius*-Schuppen in Russland. Bull. Acad. Imper. Sci. St.-Petersb. (n. s.), v. 2, p. 1—22.—1900. Die devonischen Fische von Timan in Russland. Sitzungsber. Kgl. Böhmisch. Ges. Wiss., Math.-naturw. Kl., 1899, S. 1—77. R o m e r A. S. 1937. The braincase of the Carboniferous Crossopterygian *Megalichthys nitidus*. Bull. Mus. Compar. Zool., v. 82, N 1, p. 1—73.—1941. Notes on the crossopterygian hyomandibular and braincase. J. Morphol., v. 69, N 1, p. 141—160.—1942. Notes on certain American Paleozoic fishes. Amer. J. Sci., v. 240, N 3, p. 216—228.—1945. The Late Carboniferous vertebrate fauna of Kounova (Bohemia) compared with that of the Texas Redbeds. Ibid., v. 243, N 8, p. 417—422.

Schaeffer B. 1941. A revision of *Coelacanthus newarki* and notes on the evolution of the girdles and basal plates of the median fins in the Coelacanthini. Amer. Mus. Novit., N 1110, p. 1—17.—1948. A study of *Diplurus longicaudatus* with notes on the body form and locomotion of the Coelacanthini. Ibid., N 1378, p. 1—32.—1952. The Triassic coelacanth fish *Diplurus*, with observations on the evolution of the Coelacanthini. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. (2), v. 99, p. 25—78.—1953. *Latimeria* and the history of coelacanth fishes. Trans. N. Y. Acad. Sci. (2), v. 15, p. 170—178.—1954. *Pariostegus*, a Triassic coelacanth. Notulae naturae. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, N 261, p. 1—6.—1959. A study of *Latimeria chalumnae*. Natur. History, v. 68, N 8, p. 426—429. S c h a e f f e r B. a. G r e g o r y J. T. 1961. Coelacanth fishes from the continental Triassic of the Western United States. Amer. Mus. Novit., N 2036, p. 1—18. S e w e r t z o f f A. N. 1926. Der Ursprung der Quadrupeda. Paläontol. Z., Bd. 8, N 1/2, S. 15—95. S h a i n i n V. E. 1943. New coelacanth fishes from the Triassic of New Jersey. J. Paleontol., v. 17, p. 271—275. S m i t h J. L. B. 1939. The living coelacanthid fish from South Africa. Trans. Roy. Soc. S. Africa, v. 28, pt. 1, p. 1—106.—1956. Old fourlegs: the story of the Coelacanth. London, p. 1—260. S t e n s i ö E. A. 1918. Notes on a crossopterygian fish from the Upper Devonian of Spitzbergen. Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala, v. 16, p. 115—124.—1922. Über zwei Coelacanthiden aus dem Oberdevon von Wildungen. Paläontol. Z., Bd. 4, N 2/3, S. 167—210.—1923. Notes on certain crossopterygians. Proc. Zool. Soc. London, r. 1241—1271.—1925. Note on the caudal fin of *Eusthenopteron*. Arkiv zool., v. 17B, N 11, p. 1—3.—1931. Upper Devonian vertebrates from East Greenland collected by the Danish Greenland expeditions in 1929 and 1930. Medd. Grønland, v. 86, N 1, p. 1—213.—1932. Triassic fishes from East Greenland collected by the Danish expeditions in 1929—1931. Ibid., v. 83, N 3, p. 1—305.—1937. On the Devonian coelacanthids of Germany with special reference

- to the dermal skeleton. Kgl. Svenska Vetenskapskad. Handl. (3), v. 16, N 4, p. 1—56. **Sternberg R. M.** 1941. Cranial morphology of the Devonian crossopterygian *Eusthenopteron*. Univ. Toronto Studies (geol.), v. 45, p. 3—48.
- Thomasset J. J.** 1931. Structure des dents de *Rhizodopsis*. Compt. rend. Soc. géol. France (5), v. 1, p. 24—25. **Thomson K.** 1962. Rhipidistian classification in relation to the origin of the tetrapods. *Breviora Mus. Comp. Zool.*, N 177, p. 2—12. **Traquair R. H.** 1875. On the structure and affinities of *Tristichopterus alatus* Egert. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh.*, v. 27, p. 383—396.—1877. On the structure of the lower jaw in *Rhizodopsis* and *Rhizodus*. *Ann. Mag. Natur. Hist.* (4), v. 19, p. 300—305.—1878. On the genus *Rhizodus*. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh.*, v. 9, p. 657—660.—1881. On the cranial osteology of *Rhizodopsis*. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh.*, v. 30, p. 167—179.—1884. Remarks on the genus *Megalichthys* Ag. with description of a new species. *Geol. Mag.* (3), v. 1, p. 115—121.—1889. On the systematic position of the «dendrodont» fishes. *Ibid.* (3), v. 6, N 305, p. 490—492.—1897. Additional notes on the fossil fishes of the Upper Old Red Sandstone of the Moray Firth area. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh.*, v. 13, p. 376—385.—1911. Les Poissons Wealdiens de Bernisart. *Mém. Mus. Roy. Hist. Belgique.*, v. 6, p. 1—65. **Trautschold H.** 1880. Ueber *Dendrodus* und *Cocosteus*. *Verhandl. Russ. mineral. Ges.* (2), Bd. 15, S. 139—155.—1889. Ueber vermeintliche Dendrodonten. *Z. Dtsch. geol. Ges.*, Bd. 41, S. 621—634. **Trewavas E.** 1958. The Coelacanth yields its secrets. *Discovery*, v. 19, p. 196—205.
- Wahleert G. H.** 1962. Funktion und biologische Bedeutung der Quastenflossen. *Natur. u. Mus.*, Frankfurt a. M., (1), Bd. 92, S. 7—12. **Watson D. M. S.** 1921. On the coelacanth fish. *Ann. Mag. Natur. Hist.* (9), v. 8, p. 320—337.—1925. The internal ear of *Osteolepis*. *J. Anat.*, v. 59, pt. 4, p. 385—386.—1927. The reproduction of the coelacanth fish, *Undina*. *Proc. Zool. Soc. London*, pt. 2, p. 453—457. **Wellburn E. D.** 1900. On the genus *Megalichthys* Agassiz: its history, systematic position, and structure. *Proc. Yorkshire Geol. Polytechn. Soc.* (n. s.), v. 14, p. 52—87.—1902. On the genus *Coelacanthus* as found in the Yorkshire Coal Measures with a restoration of the fish. *Ibid.*, v. 14, p. 474—483. **Wells J.** 1944. Fish remains from the Middle Devonian bone beds of the Cincinnati Arch region. *Palaeontogr. Amer.*, v. 3, N 16, p. 1—62. **Westoll T. S.** 1937a. On the cheek bones of teleostome fishes. *J. Anat.*, v. 71, p. 362—382.—1937b. On a specimen of *Eusthenopteron* from the Old Red Sandstone of Scotland. *Geol. Mag.*, v. 74, N 881, p. 507—524.—1937c. The Old Red Sandstone fishes of the North of Scotland, particularly of Orkney and Shetland. *Proc. Geol. Assoc.*, v. 48, p. 13—45.—1939. On *Spermatodus pustulosus* Cope, a coelacanth from the «Permian» of Texas. *Amer. Mus. Novit.*, N 1017, p. 23.—1940. New Scottish material of *Eusthenopteron*. *Geol. Mag.*, v. 77, N 1, p. 65—73.—1943a. The origin of the primitive tetrapod limb. *Proc. Roy. Soc. (B)*, *Biol. Sci.*, v. 131, N 865, p. 373—393.—1943b. The origin of tetrapods. *Biol. Rev.*, v. 18, p. 78—98. **White E. I.** 1927. The fish-fauna of the Cementstones of Foulden, Berwickshire. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh.*, v. 55, pt. 1, N 11, p. 255—286.—1954. Coelacanth fishes. *Smithson. Rep.* 1953, publ. 4160, p. 351—360. **Whiteaves J. F.** 1889. Illustration of the fossil fishes of the Devonian rocks of Canada. Pt. 2. *Trans. Roy. Soc. Canada*, (4), v. 6, 1888, p. 77—96. **Wood A.** 1936. Fish remains from the North Wales Coal Field. *Geol. Mag.*, v. 73, p. 481. **Woodward A. S.** 1898. Note on a Devonian coelacanth fish. *Ibid.* (4), v. 5, p. 529—531.—1907. Upper Cretaceous fish-remains from Brazil. *Ibid.* (5), v. 4, p. 193—197.—1908. On some fossil fishes discovered by Prof. Ennes de Souza in the Cretaceous formation at Ilhéos (state of Bahia), Brazil. *Quart. J. Geol. Soc. London*, v. 64, p. 358—362.—1922. Observations on crossopterygian and arthrodi-
- ran fishes. Presidential address. *Proc. Linn. Soc. London*, sess. 134, p. 27—36.
- Young J.** 1866. Notice of new genera of Carboniferous Glyptodipterines. *Quart. J. Geol. Soc. London*, v. 22, p. 597—608.
- См. также в списке по Placodermi, 2. Euarthrodira: Gross W. 1957; в списке по Holocephali: Hancock A. a. Atthey T. 1868; в списке по Teleostei: Gardiner B. G. 1960.

2. Dipnoi

- Берг Л. С.** 1947. Класс Pisces. Рыбы. Атлас руков. форм ископ. фаун СССР, т. 7, триасовая система, стр. 188—203. **Быстров А. П.** 1944. Об озублении *Fleurantia denticulata*. Докл. АН СССР, т. 44, № 1, стр. 31—32.
- Заленский В. В.** 1898. История развития ихтиоптеригия ганоид и дипной. Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, 1898, стр. 215—275.
- Киселева З. Н.** 1929. К познанию скелета Dipnoi. *Тр. Ин-та зоол. МГУ*, т. 3, № 1, стр. 1—44.
- Никитин С. Н.** 1883. О находке зуба *Ceratodus* на Велуге. *Зуп. Минерал. об-ва* (2), ч. 18, стр. 275—277.
- Обручев Д. В.** 1947. Остатки девонских рыб из Донецкого бассейна. Материалы позн. геол. строен. СССР, изд. МОИП (н. с.), в. 9 (13), стр. 23—29.
- Хабарков А. В.** 1932. Об остатках двоякодышащих (сем. Ceratodontidae) из нижнего триаса горы Богдо. *Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР*, т. 1, стр. 45—55.
- Чернышев Ф. Н.** 1887. Фауна среднего и верхнего девона западного склона Урала. *Тр. Геол. ком-та*, т. 3, стр. 1—208.
- Шмальгаузен И. И.** 1923. К вопросу о происхождении аутогиллии у двудышащих и у наземных позвоночных. *Русск. зоол. ж.*, т. 3, № 3—4, стр. 239—262.
- Яковлев Н. Н.** 1916. Триасовая фауна позвоночных из красноцветной толщи Вологодской и Костромской губ. *Геол. вестн.*, т. 2, № 4, стр. 157—165.
- Arambourg C.** 1958. Sous-classe des Dipneustes. *Traité de zoologie*, v. 13, f. 3, p. 2522—2540. **Arambourg C. et Joleaud L.** 1943. Vertébrés fossiles du bassin du Niger. *Bull. Dir. Mines. Afr. occ.*, v. 7, p. 27—84. **Atthey T.** 1868. Notes on various species of *Ctenodus* obtained from the shales of the Northumberland coalfield. *Ann. Mag. Natur. Hist.* (4), v. 1, p. 77—87.—1875. On the articular bone and supposed vomerine teeth of *Ctenodus obliquus*, and on *Palaeoniscus hancocki* n. sp., from the Low Main, Newsham, Northumberland. *Ibid.*, v. 15, p. 309—313. **Atz J. W.** 1952. Narial breathing in fishes and the evolution of the internal nares. *Quart. Rev. Biol.*, v. 27, N 4, p. 366—377.
- Barkas W. J.** 1877. On the genus *Ctenodus*, a fish found in the true Coal Measures of Great Britain. *J. Proc. Roy. Soc. N. S. Wales*, v. 10, p. 99—123. **Benedict P. J. et Koninck L. G.** 1864. Notice sur le *Palaeodaphus insignis*. *Bull. Acad. Roy. Sci. Belgique* (2), v. 17, p. 143—151.—1869. Un *Palaeodaphus* nouveau du terrain Dévonien. *Ibid.*, v. 27, p. 378—385. **Bordet P.** 1949. Découverte d'une dent de *Dipterus* dans le calcaire de Ferques (Boulonnais, Frasnien). *Compt. rend. Soc. géol. France*, N 7, p. 129. **Bridge T. W.** 1897. The morphology of the skull in the Paraguayan *Lepidosiren* and other Dipnoi. *Trans. Zool. Soc. London*, v. 14, p. 325—376. **Bryant W. L. a. Johnson L.** 1936. Upper Devonian fish from Colorado. *J. Paleontol.*, v. 10, N 7, p. 656—659.
- Case E. C.** 1921. A new species of *Ceratodus* from Upper Triassic of western Texas. *Occ. Papers Mus. Zool. Univ. Michigan*, N 10, p. 1—2. **Chapman F.** 1914. On a new species of *Ceratodus* from the Cretaceous of New South Wales. *Proc. Roy. Soc. Victoria* (n. s.), v. 27, pt. 1, p. 25—27. **Cope E. D.** 1874. Description of a *Ctenodus* from

the Coal Measures of Ohio. Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, p. 91—92.—1892. On some new and little known Paleozoic vertebrates. Proc. Amer. Philos. Soc. Philadelphia, v. 30, p. 221—229.

Dechaseaux C. 1948. Sur la présence du genre *Ceratodus* dans le Trias inférieur de Madagascar. Compt. rend. Soc. géol. France, p. 157—158.—1949. Les *Ceratodus* de Madagascar. Ann. Paléontol., v. 37, p. 73—86. Dollo L. 1895. Sur la phylogénie des Dipneustes. Bull. Soc. belge Géol., v. 9, Mém., p. 79—128.—1913. Sur un Dipneuste nouveau de grandes dimensions, découvert dans le Dévonien supérieur de la Belgique. Bull. Acad. Roy. Sci. Belgique, N 1, p. 15—17. Dutertre A. P. 1930. Les Poissons dévoniens du Boulonnais. Bull. Soc. géol. France (4), v. 30, N 6, p. 571—587.

Eastman C. R. 1915. *Dipterus* remains from the Upper Devonian of Colorado. Ann. Carnegie Mus., v. 9, N 3—4, p. 279—283.

Forster-Cooper C. 1937. The Middle Devonian fish fauna of Achanarras. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 59, pt. 1, p. 223—239.

Goodrich E. S. 1925. On the cranial roofing-bones in the Dipnoi. J. Linn. Soc. London, v. 36, N 241, p. 79—160. Gorizdro-Kulczycka Z. 1950. Dwudyszne ryby dewoniskie Gor Swiętokrzyskich. Acta geol. polonica, v. 1, p. 54—105. Graham-Smith W. a. Westoll T. S. 1937. On a new long-headed dipnoan fish from the Devonian of Scaumenac Bay, Canada. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 59, pt. 1, p. 241—266. Greenwood R. H. 1951. Fish remains from Miocene deposits of Rusinga Island and Kavirondo Province, Kenya. Ann. Mag. Natur. Hist. (12), v. 4, N 48, p. 1192—1201. Gross W. 1934. Ueber einen grossen Dipnoer aus dem baltischen Mitteldevon. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 86, N 2, S. 83—86.—1956. Über Crossopterygier und Dipnoer aus dem baltischen Oberdevon im Zusammenhang einer vergleichenden Untersuchung des Porenkanalsystems paläozoischer Agnathen und Fische. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. (5), v. 5, N 6, p. 1—140.

Hills E. S. 1933. On a primitive dipnoan from the Middle Devonian Rocks of New South Wales. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 11, p. 634—644.—1936. Records and description of some Australian Devonian fishes. Proc. Roy. Soc. Victoria (n. s.), v. 48, pt. 2, p. 161—171.—1941. The cranial roof of *Dipnorhynchus süsmilchi*. Rec. Austral. Mus., v. 21, N 1, p. 45—55.—1958. A brief review of Australian fossil vertebrates. Stud. Foss. Vert., London, p. 86—107. Hora S. L. a. Menon A. G. K. 1952. Distribution of Indian fishes of the past and their bearing on the geography of India. I. The extinct freshwater dipnoan and ganoid fishes of India. Everyday Sci., v. 1, p. 26—37. Hussakof L. 1912. Notes on Devonian fishes from Scaumenac Bay, Quebec. Bull. N. Y. St. Mus., N 158, p. 127—139.—1942. Fishes from the Devonian of Arizona. Amer. Mus. Novit., N 1186, p. 1—9. Huxley T. H. 1861. *Phaneropleuron andersoni*. Figures and descriptions illustrative of British organic remains. Mem. Geol. Surv. U. Kingdom., dec. 10, p. 47—49.—1876. On *Ceratodus forsteri*, with observations on the classification of fishes. Proc. Zool. Soc. London, p. 24—59.

Jaekel O. 1890. Über *Phaneropleuron* und *Hemictenodus* n. g., zwei palaeontologische Funde. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, N 1, S. 47—57. Johnels A. G. et Svensson G. S. O. 1954. On the biology of *Protopterus annectens* Owen. Arkiv zool., v. 7, p. 131—158.

Kner R. 1868. Ueber *Conchopoma gadiforme*, nov. gen. et spec., und *Acanthodes* aus dem Rothliegenden (der untern Dyas) von Lebach bei Saarbrücken in Rheinpreussen. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Bd. 57, Abt. 1, S. 278—

305. Kühn O. 1939. Beiträge zur Keuperfauna von Halberstadt. Paläontol. Z., Bd. 21, S. 258—286.

Lapparent A. F. 1949. Sur la stratigraphie et la paléontologie du Djona (Sahara Central). Compt. rend. Acad. Sci. Paris, v. 228, N 11, p. 1040—1042. Laverdière J. W. 1929. Description d'une plaque dentaire de Dipneuste, *Palaeodaphus ferquensis* nov. sp. du Dévonien supérieur du Boulonnais. Ann. Soc. géol. Nord., v. 54, N 2, p. 94—99. Lehman J.-P. 1955. Les Dipneustes du Dévonien supérieur du Groenland. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, v. 240, N 9, p. 995—997.—1956. L'évolution des Dipneustes et l'origine des Urodeles. Colloq. Intern. Centre Nat. Rech. Sci., N 60, Paris, v. 4, p. 69—75.—1959. Les Dipneustes du Dévonien supérieur du Groenland. Medd. Grønland., v. 160, N 4, p. 1—58. Lehman J.-P., Chateau C., Laurain M., Nauche M. 1959. Paléontologie de Madagascar. 28. Les Poissons de la Sakamena moyenne. Ann. Paléontol., v. 45, p. 177—219. Lehman W. 1956. *Dipnorhynchus lehmanni* Westoll, ein primitiver Lungenfisch aus dem rheinischen Unterdevon. Paläontol. Z. Bd. 30, N 1/2, S. 21—25. Lehmann W. a. Westoll T. S. 1952. A primitive dipnoan fish from the Lower Devonian of Germany. Proc. Roy. Soc. (B), Biol. Sci., v. 140, N 900, p. 403—421. Liu H. T. a. Yeh H. K. 1957. Two new species of *Ceratodus* from Szechuan, China. Vertebr. palasiatica, v. 1, N 4, p. 310—311.—1960. New *Ceratodus* from Shenmu, N. Shensi. Ibid., v. 4, N 1, p. 14—16.

Meyer H. 1864. *Archaeotylus ignotus*. Palaeontographica, Bd. 11, S. 285—288. Miaill L. C. 1874. On the composition and structure of the bony palate of *Ctenodus*. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 30, p. 772—775.—1875. *Ctenodus cristatus*. Ann. Mag. Natur. Hist. (15), p. 436.—1878a. On some bones of *Ctenodus*. Proc. Yorkshire Zool. Polytechn. Soc., 1878—81 (n.s.), v. 7, p. 289—299.—1878b. Monograph of the sirenoid and crossopterygian ganoids. Palaeontogr. Soc. London, v. 32, p. 1—32, v. 61, 1907, p. 33—34.—1878c. On the genus *Ceratodus*, with special reference to the fossil teeth found at Malédi, central India. Palaeontol. Indica (1), v. 4, p. 10—17.

Newberry J. S. 1875. The structure and relations of *Dinichthys* with descriptions of some other new fossil fishes. Rep. Geol. Surv. Ohio, v. 2, pt. 2, p. 1—64.

Olson E. C. 1946. Fresh and brackishwater vertebrate-bearing deposits of the Pennsylvanian of Illinois. J. Geol., v. 54, N 5, p. 281—305.—1951. Fauna of Upper Vale and Choza: 1—5. Fieldiana: Geol., v. 10, p. 89—128.

Pander C. H. 1858. Ueber die Ctenodipterinen des devonischen Systems. St.-Petersb., S. 1—65. Piveteau J. 1939. Note sur le genre *Ceratodus*. Rev. Géogr. Phys. Géol. Dyn. Paris, v. 12, p. 479—480. Priem F. 1924. Paléontologie de Madagascar. 12. Les Poissons fossiles. Ann. Paléontol., v. 13, p. 105—132.

Rode K. 1938. Der erste Lungenfisch aus dem deutschen Oberkarbon. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 90, S. 615—620. Rohon J. V. 1899. Bau der Obersilurischen Dipnoer-Zähne. Sitzungsber. Kgl. Böhmisch. Ges. Wiss., Math.-naturw. Kl., N 11, S. 1—18. Romer A. S. 1936. The dipnoan cranial roof. Amer. J. Sci. (5), v. 32, N 190, p. 241—256. Romer A. S. a. Smith H. J. 1934. American Carboniferous Dipnoans. J. Geol., v. 42, N 7, p. 700—719. Romer A. S. a. Olson E. C. 1954. Aestivation in a Permian lungfish. Breviora Mus. Comp. Zool., v. 30, p. 1—8.

Säve-Söderbergh G. 1932. Preliminary note on Devonian stegocephalians from East Greenland. Medd. Grønland., v. 94, p. 1—105. 1937. On *Rhynchodipterus elginensis* n. g., n. sp., representing a new group of Dipnoan-like Choanata from the Upper Devonian of East Greenland and Scotland. Arkiv zool., v. 29, B, N 10, p. 1—8.—1952. On the skull of *Chirodipterus wildungensis* Gross, an Upper Devonian dipnoan from Wildungen. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. (4), v. 3, N 4, p. 1—28. Schneider A. F.

1887. Ueber die Dipnoi und besonders die Flossen derselben. Zool. Beitr. Breslau, Bd. 2, S. 97—105. Sedgwick A. a. Murchison R. 1828. On the structure and relations of the deposits contained between the primary rocks and the oolitic series in the north of Scotland. Trans. Geol. Soc. London (2), v. 2, p. 143. Semon R. 1899. Ueber die Entwicklung der Zahngebilde der Dipnoer. Sitzungsber. Ges. Morph. Physiol., München, Bd. 15, S. 75—85. Sewertzoff A. N. 1902. Zur Entwicklungsgeschichte des *Ceratodus forsteri*. Anat. Anz., Bd. 21, S. 593—608. Sternberg R. M. 1941. Carboniferous dipnoans from Nova Scotia. Amer. J. Sci., v. 239, p. 836—838. Stromer E. 1910. Ueber das Gebiss der Lepidosirenidae und die Verbreitung tertiärer und mesozoischer Lungenfische. Festschr. R. Hertwig, Bd. 2, S. 611—624.— 1938. Der Wüstenfisch *Ceratodus* Ag. 1838 und seine meso- und känozoischen Verwandten. N. Jahrb. Mineral. Geol. Paläontol., Abt. B, Bd. 80, S. 248—263. Stromer E. u. Peyer B. 1917. Über rezente und triassische Gebisse von Ceratodontidae. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 69, N 1, S. 1—80. Swinerton H. H. 1931. On a specimen of *Phaneropleuron* from Gloucestershire. Manch. Mem., v. 75, p. 43.
- Teller E. 1891. Ueber den Schädel eines fossilen Dipnoers *Ceratodus sturii* n. sp. aus den Schichten der oberen Trias der Nordalpen. Abhandl. Geol. Reichsanst. Wien, Bd. 15, T. 3, S. 1—39. Texeira C. 1949. La faune de Poissons du Karroo de l'Angola et du Congo Belge. Bol. Mus. Lab. Geol. Univ. Lisboa, v. 17, p. 27—31. Traquair R. H. 1873a. On a new genus of fossil fish of the order Dipnoi. Geol. Mag., v. 10, p. 552—555.— 1873b. On *Phaneropleuron andersoni* (Huxley) and *Uronemus lobatus* Agassiz. J. Geol. Soc. Ireland (n. s.), v. 3, p. 41—47.—
1878. On the genera *Dipterus*, *Palaeodaphus*, *Holodus* and *Cheirodus*. Ann. Mag. Natur. Hist. (5), v. 2, p. 1—17.— 1889. On a new species of *Dipterus*. Geol. Mag. (3), v. 6, N 297, p. 97—99.— 1894. Achanarras revisited. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, v. 12, p. 280—286.
- Wade R. T. 1935. The Triassic fishes of Brookvale, New South Wales. Brit. Mus. (Natur. Hist.), p. 14—124. Watson D. M. S. a. Gill E. L. 1923. The structure of certain Palaeozoic Dipnoi. J. Linn. Soc. London, v. 35, N 233, p. 163—216. Weitzel K. 1927. *Conchopoma gadiforme* Kner, ein Lungfisch aus dem Rotliegenden. Abhandl. Senckenberg. naturforsch. Ges., Bd. 40, N 2, S. 158—178. Westoll T. S. 1949. On the evolution of the Dipnoi. In: Jepsen, Mayr and Simpson, ed. «Genetics, paleontology and evolution», p. 121—184. White E. I. 1925. Two new fossil species of *Epiceratodus* from South Australia. Ann. Mag. Natur. Hist. (9), v. 16, p. 139—146.— 1926. On the occurrence of the genus *Epiceratodus* in the Upper Cretaceous of New South Wales. Ibid., v. 17, p. 677—682.— 1962. A dipnoan from the Assise de Mazy of Hingeon. Bull. Inst. Roy. Sci. natur. Belgique, v. 38, N 50, p. 1—8.
- Williams H. S. 1882. Notes on some fish-remains from the Upper Devonian rocks in New York State. Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci., 30 meet., p. 192—193.
- Young C. C. 1941. On two new fossil fishes from Southwestern China. Bull. Geol. Soc. China, v. 21, p. 91—96.
- Zittel K. A. 1886. Ueber *Ceratodus*. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss. Math.-Phys. Kl., Bd. 16, S. 253—261.
- См. также в списке по Elasmobranchii: Darteville E. et Casier E. 1949, fasc. 2; Fritsch J. 1888, Bd. 2; в списке по Crossopterygii: Gross W. 1936a; в списке по Teleostei: Hills E. Sh. 1934.

ТАБЛИЦЫ I—V
К ПОДКЛАССУ SARCOPTERYGII

ТАБЛИЦА I

- Фиг. 1, 2. *Holoptychius* cf. *nobilissimus* Agassiz, чешуя, $\times 1$; в. девон (шелонские слои), Ленинградская обл., р. Сясь (Обручев, 1947)
- Фиг. 3. *Holoptychius* sp., короноидный клык, $\times 1$; в. девон (шелонские слои), Ленинградская обл., р. Сясь (Воробьева, 1962)
- Фиг. 4. *Onychodus* sp., симфизная дуга, $\times 6$; в. девон, Ленинградская обл. (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 5. *Onychodus remotus* (Обручев), чешуя, $\times 3$; в. девон (кохайская свита), Минусинская впадина (Обручев, 1955)
- Фиг. 6. *Porolepis kureikensis* Vorobyeva, чешуя, $\times 4$; н. девон (курейская свита), Сибирская платформа, р. Котуй (Воробьева, 1963а)
- Фиг. 7. *Porolepis* sp., чешуя, $\times 3$; н. девон (бавлинская свита), Поволжье (Кондратьева и Обручев, 1955)
- Фиг. 8. *Porolepis* sp., чешуя, $\times 4$; ср. девон, Вьетнам (Воробьева, 1963а)
- Фиг. 9—14. *Eusthenodon wenjukowi* (Rohon): 9 — basale грудного плавника $\times 1$ (колл. Палеонтол. ин-та); 10 — невральная дуга, $\times 1$; 11 — чешуи, $\times 1$; 12 — париетальный щит, $\times 1$; 13 — часть нижней челюсти изнутри, $\times 1$; 14 — задний конец нижней челюсти снаружи, $\times 1$; в. девон (шелонские слои), Ленинградская обл., р. Сясь (Воробьева, 1962)

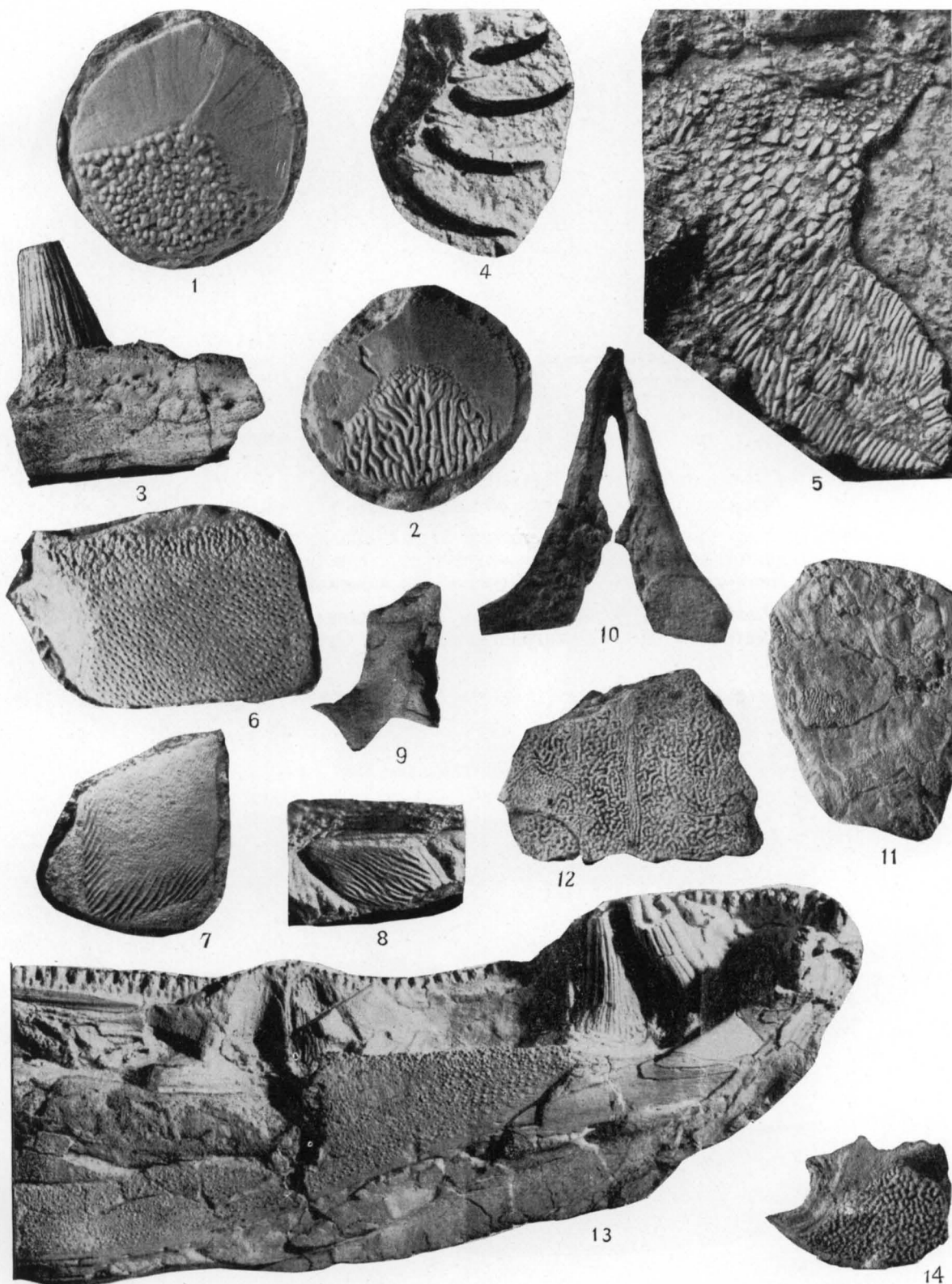


ТАБЛИЦА II

- Фиг. 1. *Eusthenodon weniukowi* (Rohon), фронто-этмоидный щит сверху, $\times 1$; в. девон (шелонские слои), Ленинградская обл., р. Сясь (Воробьева, 1962)
- Фиг. 2—4. *Platycephalichthys bischoffi* Vorobyeva: 2 — короноидный клык, $\times 1$ (Обручев, 1947); 3 — фронто-этмоидный щит снизу, $\times 0,75$; 4 — верхняя челюсть (maxillare) снаружи, $\times 0,75$; в. девон (надснежские слои), Новгородская обл., р. Ловать (Воробьева, 1962)
- Фиг. 5. *Eusthenopteron sive-säckerberghi* Jarvik, правая половина нижней челюсти: 5а — снаружи; 5б — изнутри, $\times 1$; в. девон (чудовские слои), Ленинградская обл., р. Кереть (Воробьева, 1962)
- Фиг. 6. *Panderichthys rhombolepis* Gross, короноидный клык, $\times 1$; в. девон (аматские слои), Ленинградская обл., р. Оредеж (Воробьева, 1962)

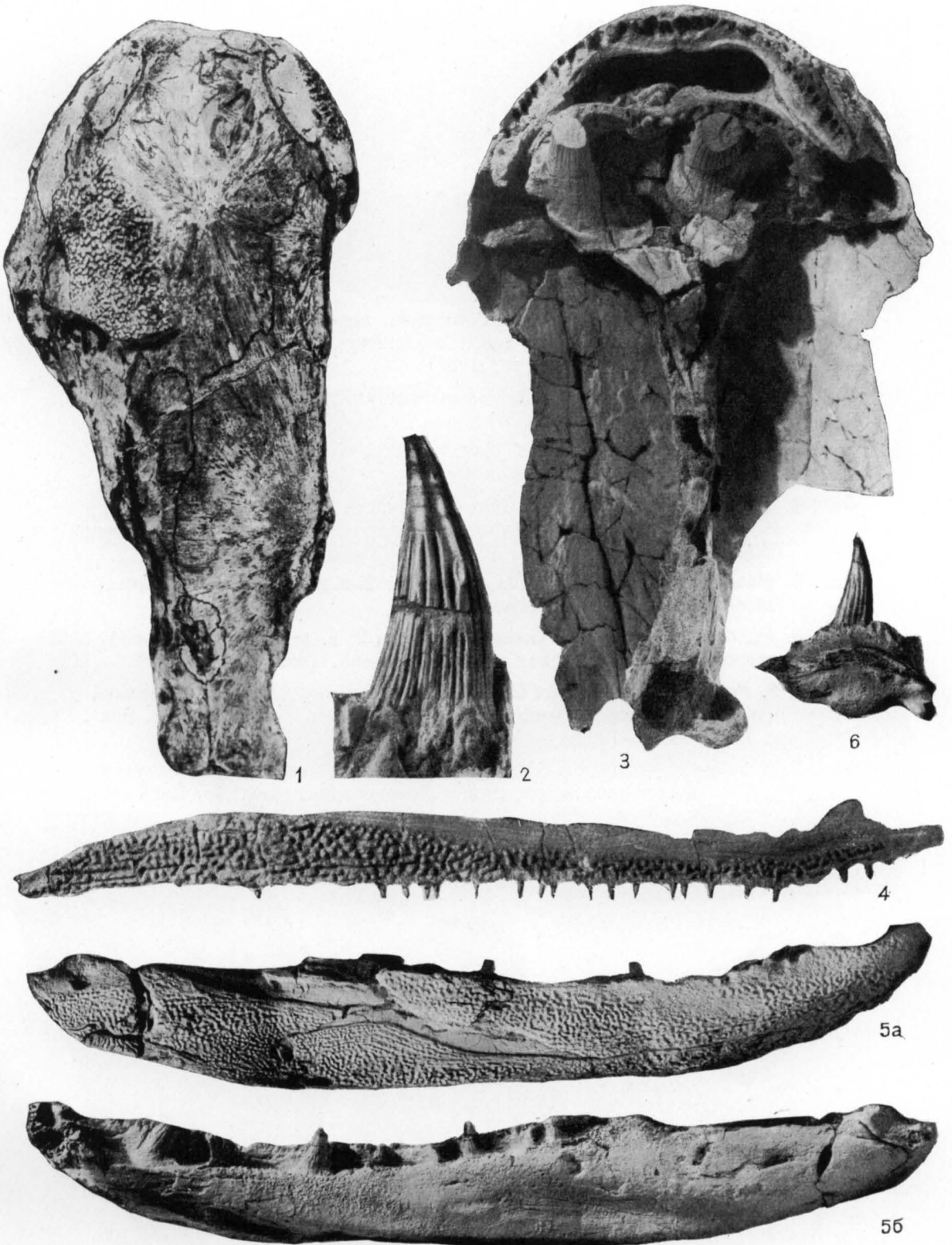


ТАБЛИЦА III

- Фиг. 1. *Platycephalichthys bischoffi* Vorobyeva, передняя часть нижней челюсти изнутри, $\times 1$; в. девон (надснежские слои), Новгородская обл., р. Ловать (Воробьева, 1962)
- Фиг. 2. *Panderichthys rhombolepis* (Gross), чешуя, $\times 1$; в. девон (гауйские слои), Латвия (Gross, 1933)
- Фиг. 3. *Panderichthys rhombolepis* (Gross), чешуя, $\times 2$; в. девон (аматские слои), Эстония (Воробьева, 1962)
- Фиг. 4. *Panderichthys rhombolepis* (Gross), нижняя челюсть: 4a — изнутри; 4б — снаружи, $\times 1$; в. девон (гауйские слои), р. Армона, Литва (Воробьева, 1962)
- Фиг. 5. *Panderichthys bystrowi* Gross, чешуя, $\times 2$; в. девон (светеская свита), Латвия, р. Скуене (Воробьева, 1962)
- Фиг. 6. *Panderichthys bystrowi* Gross, чешуя, $\times 2$; в. девон (орловско-сабу-ровские слои), Орловская обл. (Воробьева, 1962)
- Фиг. 7, 8. *Panderichthys bystrowi* Gross: 7 — чешуя, $\times 2$; 8 — часть верхней челюсти снаружи, $\times 1$; в. девон (кетлерская свита), Латвия, р. Вента (Воробьева, 1962)
- Фиг. 9. *Panderichthys stolbovi* Vorobyeva, передняя часть черепа изнутри, $\times 1$; в. девон (шелонские слои), Ленинградская обл., р. Сясь (голотип, Воробьева, 1962)

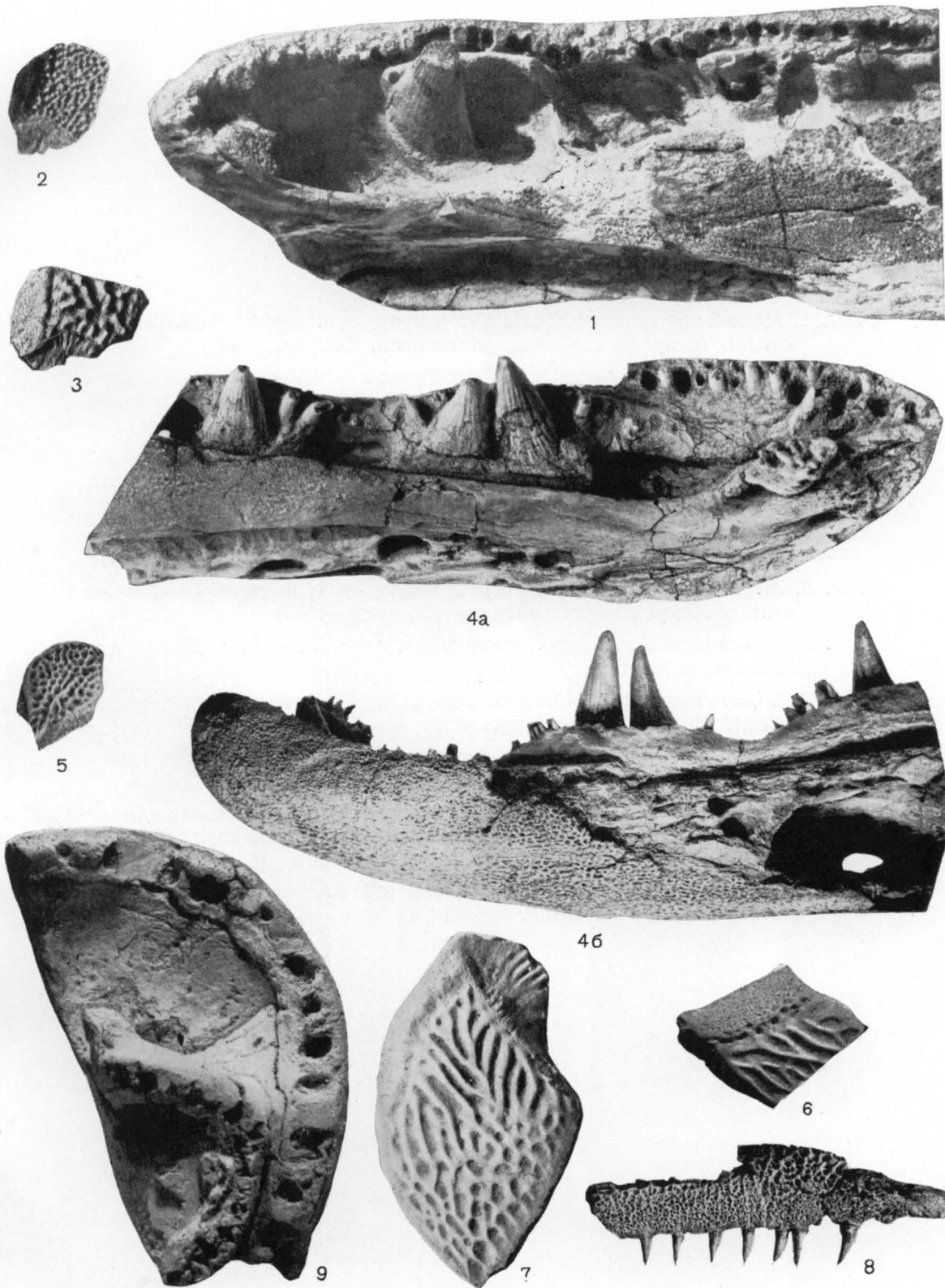
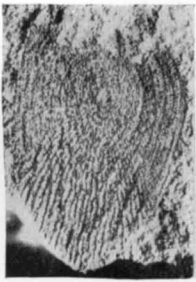


ТАБЛИЦА IV

- Фиг. 1. *Rhizodopsis savenkovi* Obruchev, чешуя, $\times 5$; н. карбон (надалтайская свита), Минусинская впадина (голотип, Обручев, 1955)
- Фиг. 2—4. *Bogdanovia orientalis* O. Obrucheva: 2 — чешуя, $\times 4$; 3 — operculum, $\times 2$; 4 — radius branchiostegi, $\times 2$; в. девон (жаксыконская свита), Центр. Казахстан (Обручева, 1955)
- Фиг. 5, 6. *Strepsodus siberiacus* Chabakov: 5 — чешуя; 5a — снаружи; 5б — изнутри (Обручев, 1955); 6 — зуб, $\times 1$ (Обручев, 1963); н. карбон (надалтайская свита), Минусинская впадина
- Фиг. 7. *Thaumatolepis edelsteini* Obruchev, чешуи: 7a — снаружи; 7б — изнутри; $\times 1$; в. девон (фамен), Минусинская впадина (Обручев, 1941)
- Фиг. 8. *Megistolepis klementzi* Obruchev, чешуя, $\times 1$; в. девон (кохайская свита), Минусинская котловина (Обручев, 1955)
- Фиг. 9. *Ganorhynchus?* sp., конец рыла снизу, $\times 1$; в. девон, р. Дон (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 10. *Dipterus martianovi* Obruchev, operculum, $\times 1$; в. девон (кохайская свита), Минусинская впадина (Обручев, 1955)
- Фиг. 11. Dipteridae, позвонок: 11a — спереди; 11б — сбоку, $\times 2$; в. девон (шелонские слои), р. Сясь (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 12. *Dipterus radiatus* (Eichwald), нижне-челюстная зубная пластинка, $\times 2$; ср. девон (наровские слои), окр. Ленинграда (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 13. *Grossipterus crassus* (Gross), parietale, $\times 1$; в. девон (гауйские слои), Латвия (колл. Палеонтол. ин-та)



1



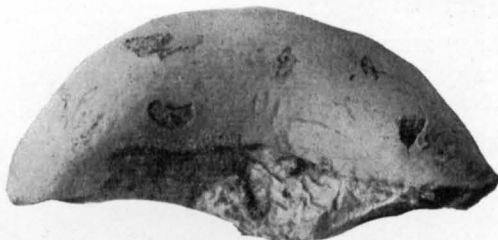
2



3



4



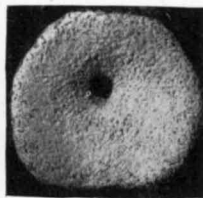
9



5a



10



11a



5b



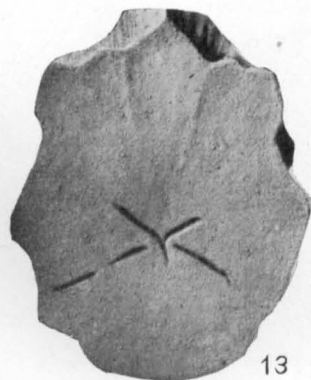
6



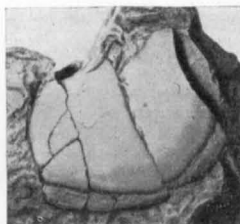
11b



12



13



8



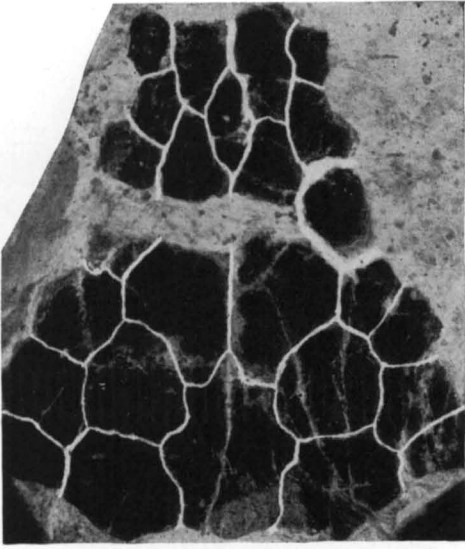
7a



7b

ТАБЛИЦА V

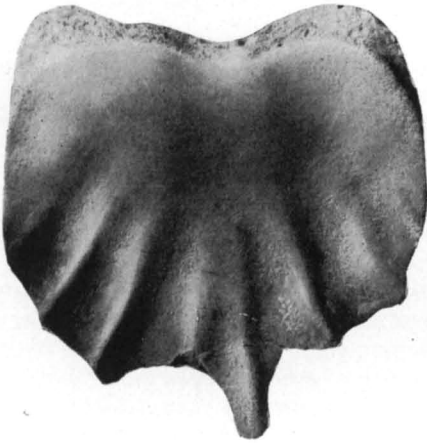
- Фиг. 1. *Conchodus* sp., верхняя зубная пластинка, $\times 1$; в. девон (евлановские слои), р. Сосна (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 2. *Palaedaphus livnensis* Obgushev, правая нижнечелюстная зубная пластинка, $\times 1$; в. девон (верхнефранский ярус; евлановские слои), Орловская обл., Ливны (Обручев, 1959)
- Фиг. 3, 4. *Rhinodipterus secans* Gross: 3 — нижнечелюстная зубная пластинка, $\times 3$; 4 — передняя часть черепа сверху, $\times 1$; в. девон (н. фран), Латвия (Gross, 1933)
- Фиг. 5. *Dipterus pauciporus* Obgushev, крыша черепа, $\times 2$; низы в. девона, Донбасс (Обручев, 1947)
- Фиг. 6. *Dipterus arenaceus* Eichwald, чешуи, $\times 2$; ср. девон (наровские слои), р. Луга (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 7. *Gnathorhiza* sp., зубные пластинки: 7a — верхнечелюстная; 7б — нижнечелюстная, $\times 3$; н. триас (ветлужский ярус), р. Ветлуга (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 8. *Ceratodus* sp., зубная пластинка, $\times 1$; юра?, Орловская обл., Ливны (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 9. *Epiceratodus* sp., зубная пластинка, $\times 1$; н. триас, Оренбургская обл. Рассыпное (колл. Палеонтол. ин-та)



5



2



1



3



4



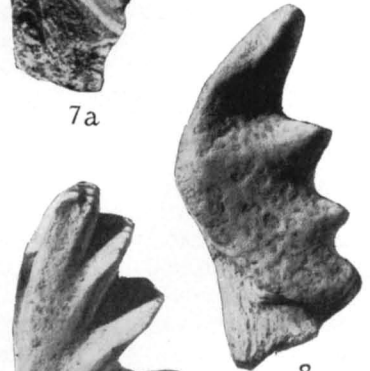
7a



7b



6



8



9

ПОДКЛАСС АСТИНОПТЕРЫГИИ. ЛУЧЕПЕРЫЕ

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

А. А. Казанцева

Внутренних ноздрей нет. Череп гиостилический — небноквадратная дуга подвижно сочленена с черепом с помощью *hyomandibulare*. У некоторых *Holostei*, кроме того, в ушной области есть самостоятельное прикрепление (амфистилия). Нет *squamosum* и соответствующего ему югального канала. Бранхиостегальные лучи многочисленны и заменяют гулярные кости. Есть миодом. У низших есть *fossa Bridgei*. Эндокондральных окостенений у низших мало, у современных много. Парные плавники обычно без покрытой чешуей лопасти, поддерживаются скелетом «лучевого» типа без центральной оси базальных элементов. Внутренний скелет непарных плавников состоит из отдельных радиалей, никогда не сливающихся в базальные пластинки. У низших число лучей в непарных плавниках значительно превышает число радиалей, у высших соответствует ему. Спинной плавник обычно один, но вторично может быть два и три. Хвостовой изменяется от гетероцеркного у древних до гомоцеркного у современных. Чешуя ганоидная, циклоидная или ктеноидная, редко костные пластинки или кожа голая. У низших чешуя и кости покрыты ганоином, у высших ганоин отсутствует. Ср. девон — ныне. Пять надотрядов: *Palaeonisci*, *Chondrostei*, *Polypteri*, *Holostei*, *Teleostei*.

Морфология

Эндокраний нижнекарбонных палеонисцид окостеневает сплошной коробкой или двумя непарными окостенениями. Переднее, включающее слуховую, орбито-темпоральную и этmoidную области, отделено от заднего узкой

краниальной щелью (*Kentuckia*). На дорзальной поверхности щель расширяется в маленькую заднюю фонтанель (*font. post*), а сбоку, в области *sacculus* — в вестибулярную (*font. vest*). Вентрально она соединяет обе вестибулярные фонтанели и так проходит внутри эндокrania, что лабиринт оказывается в переднем окостенении. Заднее окостенение треугольной или четырехугольной формы с выступом посередине, на котором располагаются *foramen magnum*, отверстия для хорды и для канала аорты. Это окостенение продолжается вперед в виде узкого срединного гребня. Дорзальная часть эндокrania, образованная передним окостенением, с довольно большой передней фонтанелью и *fossa Bridgei* (рис. 1а, б). Есть неполная межорбитальная перегородка. Ушная область никогда не выдается за покровные кости крыши черепа. Есть посторбитальный (*pr. post*) и базиптеригонидный (*pr. bpt*) отростки. Последний несет две сочленовные поверхности.

У триасовых палеонисцид череп может быть образован несколькими (*basioccipitale*, *sphenoidium*, *autosphenoticum*, *prooticoopisthoticum*), одним, как у карбонных, или двумя окостенениями, разделенными боковой затылочной щелью (*fissura occipitalis lateralis*, *f. occ. lat*): большее переднее окостенение, в отличие от карбонных, охватывает, кроме орбито-темпоральной и этmoidной, лишь спинную и боковую часть слуховой области, а заднее — затылочную область и вентральную часть слуховой. Щель может быть длинной и достигать вестибулярной фонтанели, или короткой. В лабиринте есть отолиты, у костистых по три с каждой стороны:

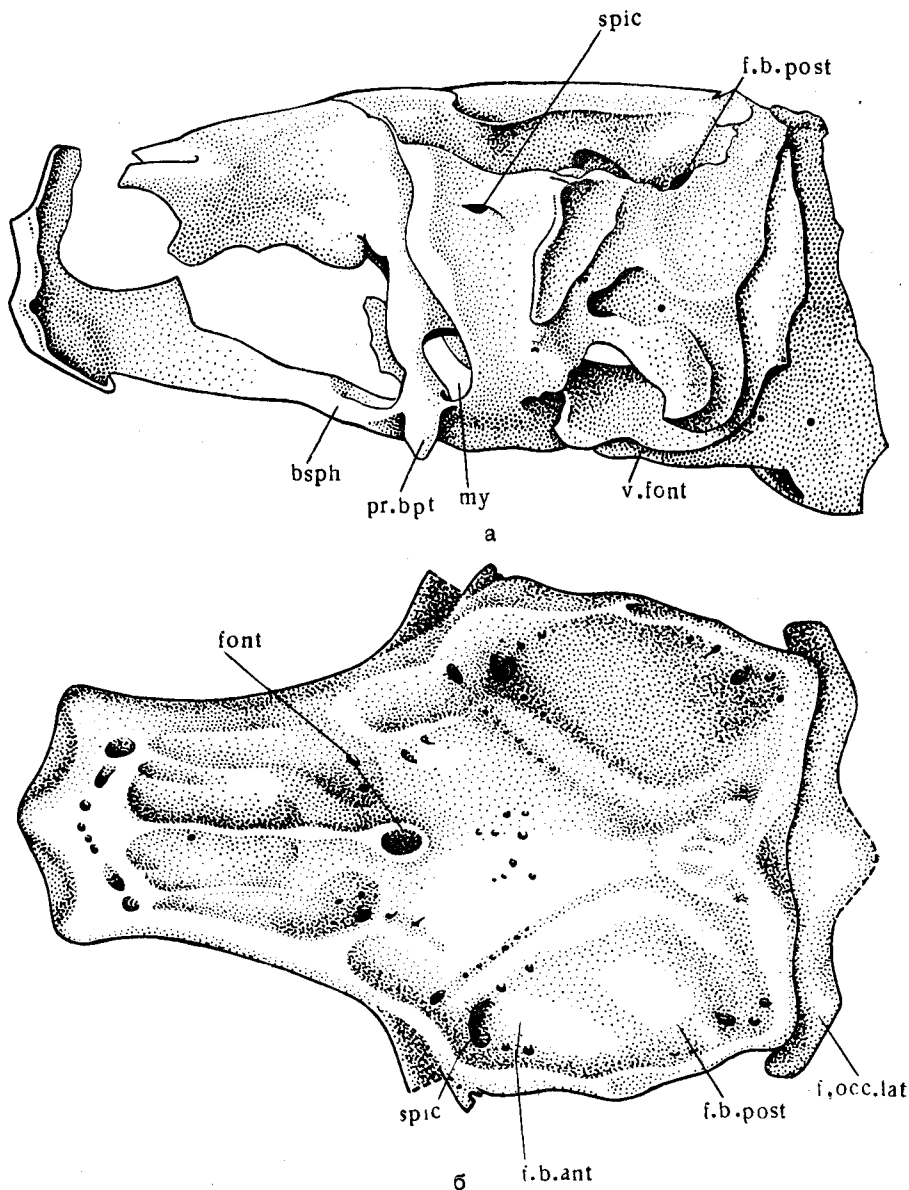


Рис. 1. Эндокраний

a — *Pteronisculus stenioi* (Nielsen) сбоку, $\times 6$ (Nielsen, 1942);
б — *Boreosomus gillioi* Priem сверху, $\times 4$ (Lehman, 1952);
bsph — базисфеноид; *f. b. ant* — передняя ямка Бриджа; *f. b. post* — задняя ямка Бриджа; *f. occ. lat* — затылочная щель;

font — передняя дорзальная фонтанель; *my* — миодом;
bpt — базиптеригийный отросток; *spic* — спиракулярный канал; *v. font* — вестибулярная фонтанель

самый большой — sagitta в sacculus, asteriscus — в lagena, lapillus — в utriculus. У некоторых sagitta меньше asteriscus (рис. 2).

У Chondrostei череп в значительной степени хрящевой, иногда — сплошная хрящевая коробка без фонтанелей, с узким основанием. К затылочной области черепа прирастают элементы позвоночника.

У первых триасовых Holostei (Ospiiidae) эндокраний окостеневает сплошь (возможно, в это-

мной области имеется второе окостенение), у более поздних он из отдельных окостенений, соединенных хрящом. Supraoccipitale отсутствует. Epiotica парные, тесно соединены друг с другом. Ниже лежат большие occipitalia lateralia с отверстием для десятой пары нервов. Еще ниже очень большое basioccipitale. Prootica — парные, лежат впереди затылочных костей над парасфеноидом, пронизаны отверстиями для лицевого и языкоглоточного нервов и могут быть отделены

от вышеупомянутых костей и *dermopteroticum* хрящом. Над *occipitale laterale* или между ним и *prooticum* небольшое *intercalare* и *opisthoticum*. Последнее встречается редко. *Intercalare* есть у всех *Holostei* и очень варьирует по форме.

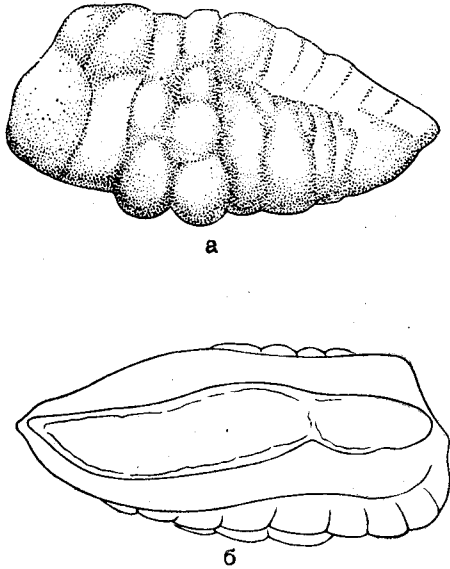


Рис. 2. Отолит *Gadus luscus* Linnaeus

а — наружная сторона; б — внутренняя сторона, $\times 5$; в. миоцен, С.-З. Германия (Weiler, 1942)

Перед *prooticum* над парасфеноидом — большое *basisphenoideum*, разделяющее миодомы. Выше — *pterosphenoideum* (кнутри) и *autosphenoiticum* (кнаружи), далее вперед — *orbitosphenoideum*. Этmoidная область эндокrania мало известна. Н. Холмгрен и Э. Стенше (Holmgren a. Stensjö, 1936) утверждают, что здесь имеются два окостенения: *praethmoideum* и *ectethmoideum*. Степень окостенения эндокrania сильно варьирует в зависимости от индивидуального или геологического возраста. У некоторых кости могут смыкаться (*Caturus*). У *Teleostei* эндокраний образован несколькими окостенениями, иногда сливающимися (*Leptolepis*). В затылочной области развиваются *basioccipitale* (*boc*), *exoccipitale* (*exoc*) с отверстиями для девятого и десятого нервов и *supraoccipitale* (*soc*). Последнее лежит высоко и отчасти входит в состав крыши черепа. В ушной области появляются *prooticum* (*pot*) с отверстиями пятого и седьмого нервов, *opisthoticum* (*opot*) и *epioticum* (*epot*). В глазнично-височной — непарное *basisphenoideum* (*bsph*), парные *latersphenoidea* (*lsph*) и *orbitosphenoidea* (*orsph*). В обонятельной — парные *exethmoidea* (*exet*), непарное *ethmoideum* (*etm*) и иногда непарное *mesethmoideum* (*meset*).

Дорзальные фонтанели у древних развиты плохо, в противоположность юрским. Вестибулярная, напротив, с течением эволюции исчезает, как и *fissura occipitalis*, отделяющая ушную капсулу от затылочной области. Для древних характерно наличие *fossa Bridgei*. У большинства имеется миодом. Он лучше развит у рыб с большими глазами и исчезает у *Polypterus*, *Acipenser*, *Lepisosteus*, *Siluridae*. Миодом — полости в стенке глазницы для глазных мышц. Косые мышцы помещаются в переднем миодоме — расширении глазнично-носового канала. Прямые мышцы занимают задний миодом — пространство между основанием черепной коробки и парасфеноидом, сливающееся с тройнично-лицевой камерой. Миодом парный у *Kentuckia*, *Birgeria*. У *Saurichthys*, *Ospia* непарный и соединяется с гипофизной ямкой (рис. 4).

Fossa Bridgei присуща лишь древним лучеперым (палеониски) и представляет собой парное латеродорзальное углубление (иногда два или несколько) в ушной области крыши эндокrania. На дне ее передней части отверстие для спираклярного канала; задняя часть часто очень глубокая и имеет отверстие для сообщения с черепной полостью через петлю заднего полукружного канала. Роль *fossa Bridgei* неясна: ее считают местом расположения мускулов (Stensio, 1925), неизвестных органов чувств (Nielsen, 1942), электрического органа (Aldinger, 1932), соединительной ткани (Rayner, 1951). Она исчезает у всех современных лучеперых, кроме *Polyodon* и *Acipenser*. По мнению Э. Стенше (1925), *fossa Bridgei* у *Saurichthys*, *Polyodon* и *Acipenser* соответствует *fossa temporalis Amia* и некоторых *Teleostei* (рис. 1, а, б).

Висцеральный скелет. Небноквадратный хрящ окостеневаает целиком или несколькими окостенениями. У карбоновых палеонисцид (*Kentuckia*) есть следы швов между *ecto-*, *metapterygoideum* и *quadratum*; у триасовых три окостенения: *quadratum*, *autopalatinum* и *metapterygoideum*, соединяющиеся между собой посредством хряща или смыкающиеся. *Autopalatinum* прикрепляется к этmoidной области эндокrania. Обе половины небноквадратного хряща редко соединяются друг с другом.

У *Holostei* в небноквадратном хряще видны четыре окостенения: два больших — *ectopterygoideum* и *entopterygoideum*, маленькое *quadratum* и *metapterygoideum* округлой формы с V-образной вырезкой на заднем конце и ребром на внутреннем крае. Посредством этого ребра осуществляется связь с базиптеригиоидным отростком. У *Teleostei* в задней части небноквадратного хряща два окостенения: внизу — *quadratum* (*q*), вверху — *metapterygoideum* (*mpt*); в передней одно — *palatinum* (*pal*).

Нижняя часть челюстной дуги состоит из меккелева хряща, окостеневающего у палеонисцид одной или двумя костями. У Holostei в меккелевом хряще, кроме articulare, много небольших окостенений, у Teleostei — два: передний конец — mentomandibulare, задний — articulare. Прикрепление челюстной дуги у древних

hyale. У Holostei крупное hyomandibulare при-членяется к слуховой области черепа, небольшое symplecticum служит для соединения с quadra- tum. Есть interhyale, hyale с несколькими око- стенениями и небольшая косточка, соответствующая hyopohyale. У костистых имеются те же око- стенения, за исключением последней косточки.

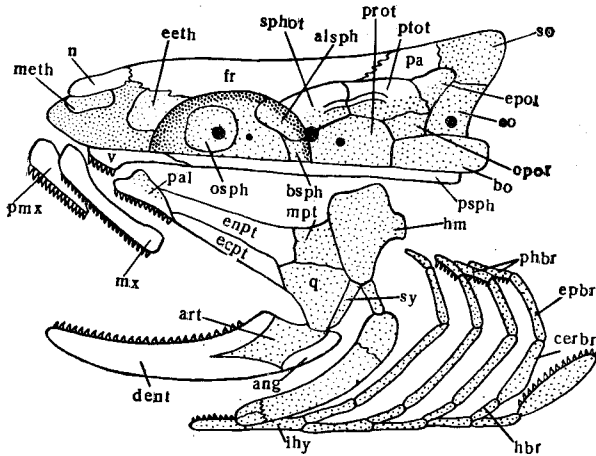


Рис. 3. Схема черепа костистой рыбы (Шмальгаузен, 1935)

ang — angulare; alsph — alisphenoideum; art — articulare; bo — basioccipitale; bsph — basisphenoideum; cerbr — ceratobranchia- lia; dent — dentale; eeth — ectoethmoideum; ecpt — ectoptery- goideum; enpt — entopterygoideum; eo — exoccipitale; epbr — epibranchialia; epot — epioticum; fr — frontale; hm — hyoman- dibulare; hbr — hypobranchiale; ihy — interhyale; meth — me- sethmoideum; mpt — metapterygoideum; mx — maxillare; n — nasale; opot — opisthoticum; osph — orbitosphenoideum; pa — parietale; pal — palatinum; phbr — pharyngobranchialia; pmx — praemaxillare; prot — prooticum; ptot — pteroticum; psph — parasphenoideum; q — quadratum; so — supraoccipitale; sphot- sphenoticum; sy — symplecticum; v — vomer

гиостилическое, наибольшего развития гиости- лия достигает у Acipenseridae. У палеонисков подвесок косой; кроме подвеска, небноквадрат- ный хрящ прикрепляется с помощью базиптери- гоидного отростка к базисфеноиду перед слухо- вой областью. У Holostei прикрепление верхней части челюстной дуги к черепу амфистильное: у современных Holostei (*Amia*, *Lepisosteus*) по- средством отростка клиновидных костей между глазничной и слуховой областями; у древних (*Lepidotus*, *Pholidophorus*) с помощью хорошо развитого базиптеригоидного отростка на пара- сфеноиде. Последний имеет желобок и дорзаль- ную сочленовную поверхность, соединяющуюся с metapterygoideum, и особенно хорошо развит у высокотелых рыб. У Teleostei череп гиости- лический (рис. 3).

Строение гиоидной дуги у карбоновых палео- нисцид неизвестно. У триасовых она состоит из hyomandibulare с коротким оперкулярным отростком (*pr. op*), symplecticum, связанного как с небноквадратным, так и с меккелевым хрящом, переднего и заднего ceratohyale и hyo-

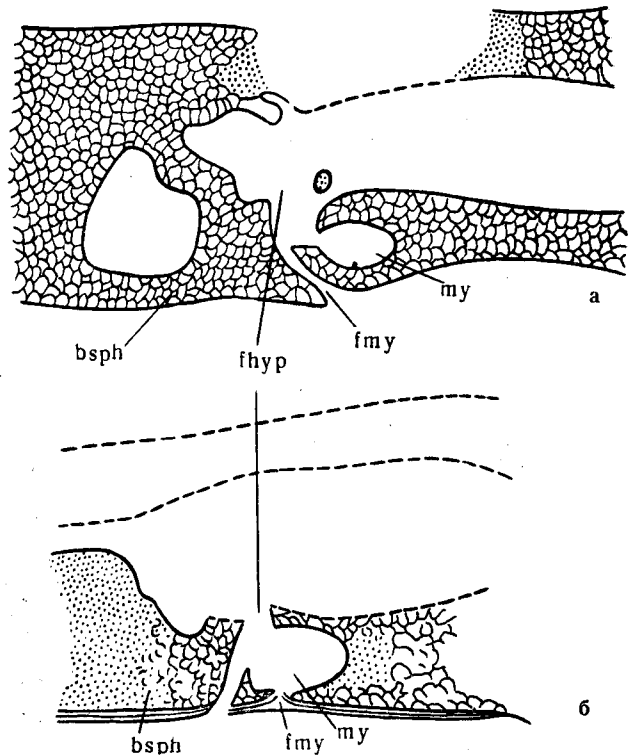


Рис. 4. Непарный миодом, сагиттальный разрез

a — *Saurichthys*; б — *Ospia* (Stensiö, 1932); bsph — базисфеноид; fhyp — гипофизная ямка; fmy — окно миодома; my — миодом

Жаберных дуг пять, обычно из четырех око- стенений с каждой стороны, связанных вентрально небольшими copulae. У Holostei и костистых пятая дуга из одного элемента, который иногда может нести глоточные зубы.

Кожные кости черепа древних лучеперых покрыты ганоином. С течением эволю- ции ганоин редуцируется, кости утончаются и уходят под кожу. Основной тип строения черепа установился и наиболее прост у девонских палео- нисцид. Расположение каналов и ямочных линий постоянно и дает возможность гомологизовать кости вдоль них с костями других лучеперых. Кости между каналами Т. Вестолл (Westoll, 1937) назвал анаместическими.

Крышу черепа составляют следующие кости: между орбитами лобные (*frontalia*, *fr*), всегда парные. У древних между ними пинеальное от-

верстие (рис. 5). Эти кости могут разрастаться за счет теменных или вклиниваться между ними. Иногда между лобными вклиниваются впереди ростральные или сзади теменные. Последние (parietalia, *pa*) обычно парные (рис. 5,6). Редко они представлены двумя парами, одна за другой, или сливаются. За теменными лежит поперечный ряд экстраскапулярных или табулярных костей (tabularia, *tab* или extrascapularia), одна или несколько пар. У высших рыб они отсутствуют.

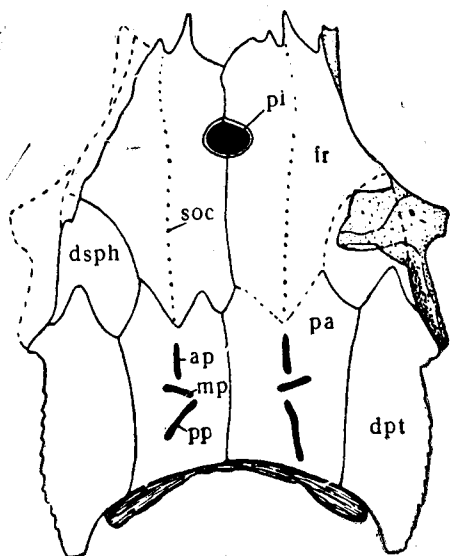


Рис. 5. Крыша черепа *Moythomasia perforata* (Gross), $\times 5$ (Gross, 1953)

ap — передняя ямочная линия; *dpt* — дермоптеротик; *dsph* — дермосфеноотик; *fr* — фронтале; *mp* — средняя ямочная линия; *pa* — паретале; *pi* — пинеальное отверстие; *pp* — задняя ямочная линия; *soc* — надглазничный канал

К латеральным частям заднего края табулярных костей примыкают парные posttemporalia (*ptm*). К этим костям прикрепляются плечевые пояса. Supraoccipitale (*soc*) (рис. 7) появляется лишь у низших Teleostei и лежит обычно позади parietalia, иногда между ними. Dermosphenoticum (*dsph*) и dermopteroticum (*dpt* = supratemporale + intertemporale) образуют края крыши черепа в заглазничной и в ушно-заглазничной областях. Ростральную область черепа обычно образуют: праемахилляре (*pmx*), рострале (*r*), postrostrale (*ptr*), antorbitale (*ant*), nasale (*na*) с носовыми вырезками на латеральных сторонах, праефронтале (*pf*) (рис. 6). Эта область хорошо развита у палеонисков, наиболее сильно у Chondrostei, слабо у Holostei и Teleostei.

У древних лучеперых рыло состоит из трех костей: непарного postrostrale с выемкой для передней ноздри, парных nasalia с латеральными вырезками для передней и задней ноздрей и парных rostro-praemaxillo-antorbitalia. Последняя

кость своим сложным названием обязана последующему разделению на три кости: antorbitale, rostro-praemaxillare и праемахилляре, которые могут нести зубы. Одновременно с преобразованием этой кости происходит перемещение передней ноздри вдоль переднего края nasale.

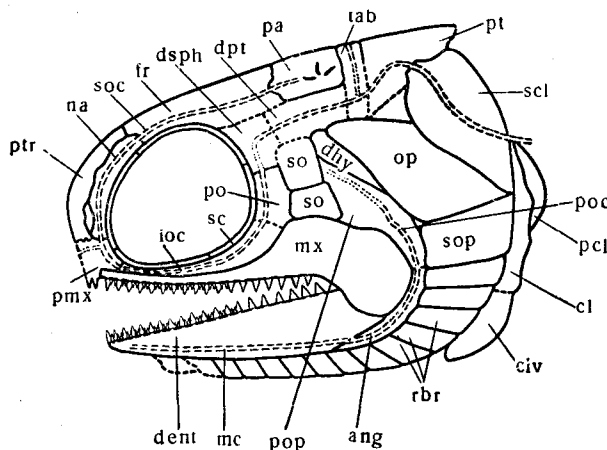


Рис. 6. Реконструкция головы *Ganolepis gracilis* Woodward (Берг, 1958)

ang — angulare; *cl* — cleithrum; *clv* — clavacula; *dent* — dentale; *dhy* — dermothyale; *dpt* — дермоптеротик; *dsph* — дермосфеноотик; *fr* — фронтале; *ioc* — подглазничный канал; *mx* — maxillare; *mc* — мандибулярный канал; *na* — nasale; *op* — operculum; *pa* — parietale; *pcl* — postcleithrum; *pmx* — праемахилляре; *po* — postorbitale; *pop* — праеоперкулярный канал; *ptr* — postrostrale; *rbr* — лучи жаберной крышки; *scl* — subcleithrum; *sc* — scleroticalia; *so* — suborbitale; *sop* — suboperculum; *soc* — надглазничный канал; *tab* — tabularia

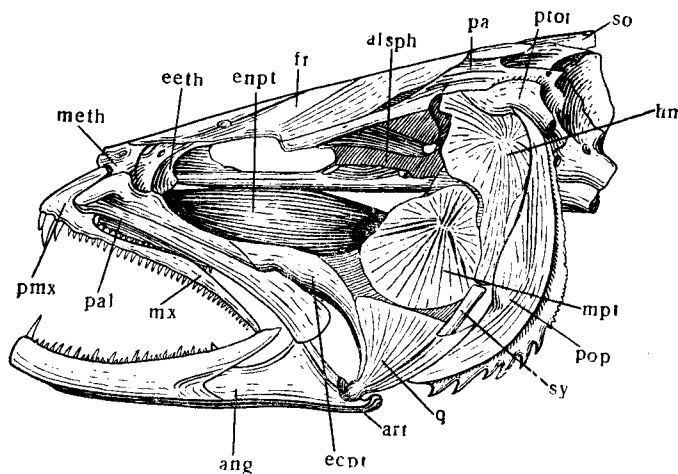


Рис. 7. Череп *Lucioperca lucioperca* (Linnaeus)

Обозначения см. на рис. 3 и 6

Снизу эндокраний покрыт сошником (vomere, *vo*) и парасфеноидом (parasphenoideum, *par*). Сошник у древних лучеперых парный и разделен сзади парасфеноидом полностью или частично. У костистых он непарный, расположен в выемке

переднего конца парасфеноида. Парасфеноид длинный, захватывающий ушную и затылочную области эндокrania, или короткий, не простирающийся назад дальше глазничной области. Между этими типами есть переходы. Широкая срединная часть парасфеноида подстилает мидом. Он может иметь одну или две пары восходящих отростков (*pr. asc*). У карбоновых форм эти отростки не поднимаются до отверстия спиркулярного канала на боковой стенке эндокrania. У костистых отросток один, соответствующий заднему отростку палеонисцид. При удлинении парасфеноида наблюдается редукция переднего отростка. Иногда имеет место частичная или полная редукция парасфеноида (*Australosomus*, некоторые глубоководные костистые).

Щечная область в течение эволюции претерпевает большие изменения. У палеонисцид большую часть ее занимает задняя расширенная часть *maxillare (mx)*, плотно сросшаяся с *praeoperculum* (рис. 6). Передняя часть *maxillare* узкая, длинная, зубы обычно по всему нижнему краю. У *Holostei* в задней части верхней челюсти появляется новая кость, *supramaxillare (smx)*. У палеонисцид есть небольшое *quadratojugale (qju)*, часто расположенное на внутренней стороне *praeoperculum* и не видимое снаружи. Предкрышка (*praeoperculum, pop*) у палеонисцид обычно изогнутая, с двумя ветвями, или вертикальная. У *Holostei* она иногда распадается на несколько костей. Редко *praeoperculum* исчезает (*Acipenseridae*). Крышка (*operculum, op*) и подкрышка (*suboperculum, sop*) есть у всех лучеперых. *Operculum* обычно больше, чем *suboperculum*, иногда меньше. У некоторых древних лучеперых между *operculum* и *praeoperculum* есть *dermothyale (dhy)* и небольшие *antopercularia*, исчезающие с превращением *praeoperculum* в вертикальное. У *Holostei* появляется межкрышка (*interoperculum, iop*), есть она и у *Teleostei* (рис. 7, 8). Между *suboperculum* и *gularia* расположена серия *branchiostegальных* лучей, прикрепляющихся одним краем к нижней челюсти. Они сильно варьируют по форме, величине и числу.

У палеонисцид глаза большие, сильно сдвинуты вперед, у костистых меньше и не так далеко впереди. У всех лучеперых они окружены двумя—четырьмя пластинками склеротики, *scleroticalia (scl)*. Передне-нижний угол орбиты образует слезная кость, *lacrimale (la)*, нижний и задний края занимает подглазничная серия костей (*infraorbitalia, io*) или (задний край) заднеглазничная серия (*postorbitalia, po*). Непосредственно за ними может иметься заглазничная серия (*suborbitalia, sbo*) (рис. 6). Верхний край орбиты образует надглазничная серия (*supraorbitalia, so*).

На наружной поверхности нижней челюсти палеонисцид имеются большая кость, *dentalospleniale (dspl)*, *angulare (ang)*, *supraangulare (sang)*. На внутренней поверхности меккелева хряща,

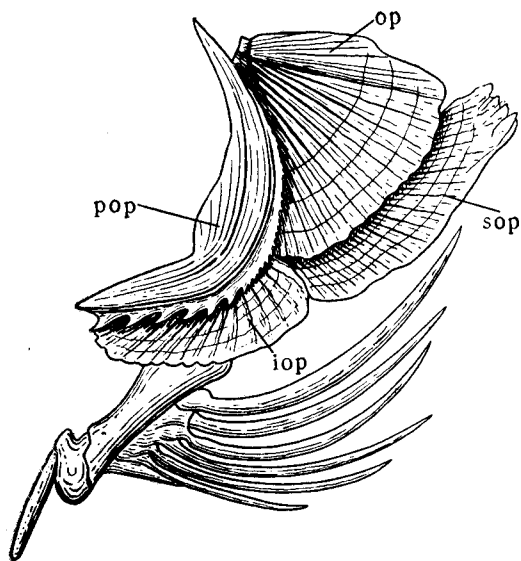


Рис. 8. Жаберная крышка *Lucioperca lucioperca* (Linnaeus)
iop — interoperculum; *op* — operculum; *pop* — praeoperculum;
sop — suboperculum

в его задней части — один или два сочленовных мышелка и углубление для аддукторной мышцы. Покровные кости внутренней стороны: *praearticularae (preart)*, одно или несколько; на верхней поверхности — короноиды (*coronoidea, cor*), несущие зубы. У *Holostei* изменяется форма нижней челюсти: ее задняя часть очень высокая, у некоторых исчезают *praearticularia*. У *Teleostei* вторичный скелет нижней челюсти из трех костей: *dentale (d)*, *angulare (ang)*, *articulare (art)*. У многих современных *Teleostei* *angulare* может отсутствовать.

У большинства лучеперых есть гулярные пластинки (*gularia, gu*), обычно парные, иногда перед ними одна срединная. Озубление на челюстях обычно в два ряда: внешний из мелких зубов и внутренний из крупных. Шагрень может присутствовать на небных костях и сошниках. Зубы сильно варьируют по форме в зависимости от характера питания или могут отсутствовать.

Плечевой пояс состоит из наружных и внутренних окостенений. В число наружных входит *posttemporale (ptm)* (рис. 10), с помощью которого плечевой пояс присоединяется к черепу. У *Teleostei* эта кость двумя отростками прикрепляется к *epioticum* и *opisthoticum*. Ниже расположены *supracleithrum (scl)* и *cleithrum (cl)*

(рис. 9). У многих рыб могут быть от одного до трех небольших *postcleithra* (*pcl*) в месте соединения *cleithrum* и *supracleithrum*. У низших

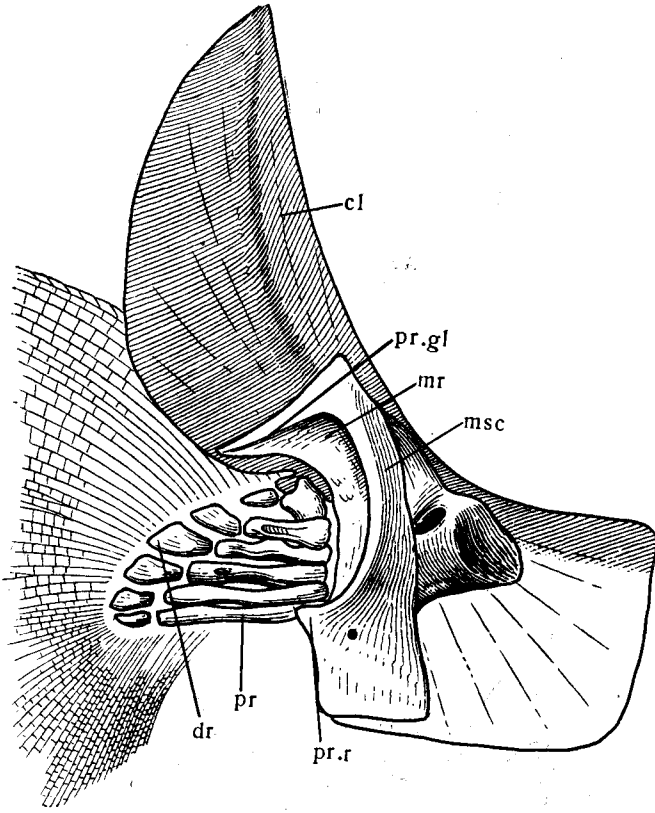


Рис. 9. Плечевой пояс *Pteronisculus magnus* (Nielsen), $\times 1$ (Nielsen, 1942)

cl — cleithrum; *dr* — дистальные радиалии; *mr* — сочленовная поверхность; *msc* — мезокораконидная дуга; *pr* — проксимальные радиалии; *pr. gl* — processus glenoidalis; *pr. r* — processus radialis

лучеперых есть *clavicula* (*cv*), слабо развитая у *Holostei* и, как правило, отсутствующая у *Teleostei*. Внутренний скелет состоит из *scapulocoracoideum* (*sccor*) на внутренней стороне *cleithrum*. У *Holostei* оно из двух неразделенных окостенений, хорошо отличных друг от друга. У *Teleostei* верхняя часть скапулоракониды — лопатка (*scapula*, *sc*), с большим отверстием в середине, и нижняя — воронья кость, *coracoideum* (*cor*), окостеневают отдельно (рис. 10). Примитивной чертой является наличие мезокораконидной дуги (*msc*), полной у палеонисцид (рис. 9), неполной у *Holostei*. У низших *Teleostei* еще имеется самостоятельное окостенение, *mesocoracoideum*, у остальных исчезающее.

Тазовый пояс представлен только внутренним скелетом, состоящим из пары продольных пластинок, часто с передне-спинным отростком (*pr. and*). У костистых пластинки треугольные, задние концы их срастаются.

Основой осевого скелета является хорда, которая с развитием позвонков вытесняется (костистые). У низших лучеперых позвонков нет, имеются лишь верхние и нижние дуги с остистыми отростками. У палеонисцид позвоночник представлен отдельными элементами (*basidorsale*, *interdorsale*, *basiventrals*, *interventrals*), частью или полностью окружающими хорду (рис. 15). Они могут сливаться в различных сочетаниях. У *Holostei* позвонки окостеневают в разной степени, полностью лишь у *Lepistosteidae*, где они опистоцельные. У костистых позвонки амфицельные (рис. 11, 12, 13). Они несут остистые отростки, невральные и гемальные дуги и нижние или брюшные ребра. Хорда вытесняется телами позвонков, принимая четковидную форму (рис. 13 б).

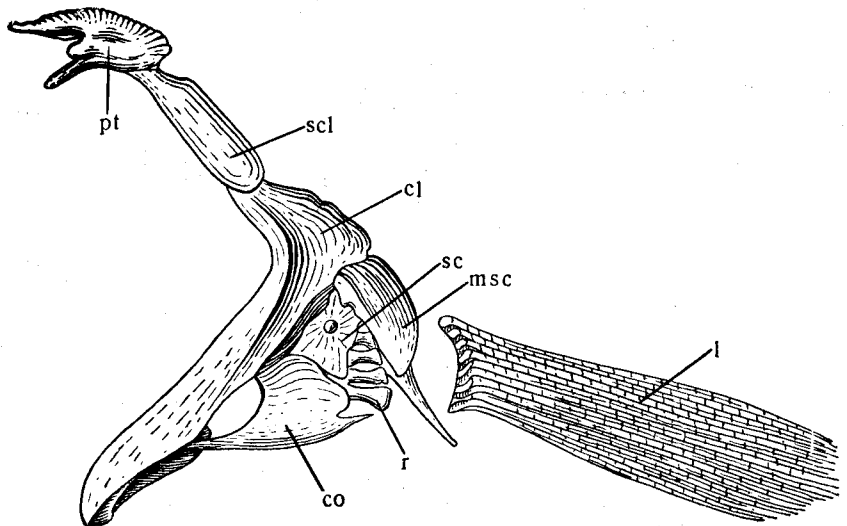


Рис. 10. Плечевой пояс *Lucioperca lucioperca* (Linnaeus), $\times 1$ (ориг.)

msc — мезокораконид; *pt* — posttemporale; *scl* — supracleithrum; *cl* — cleithrum; *sc* — лопатка; *co* — кораконид; *r* — радиалии; *l* — лепидотрихии

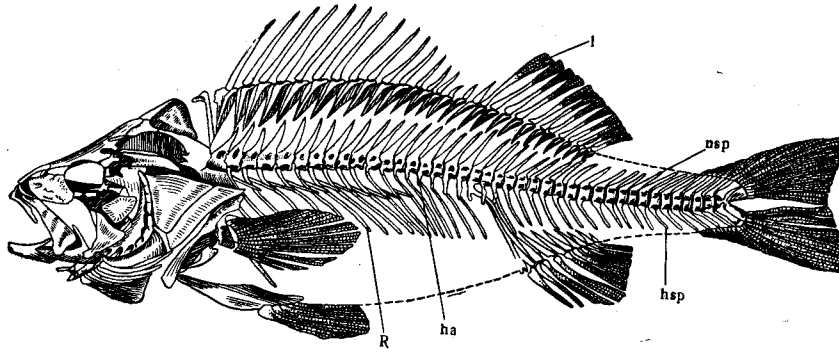


Рис. 11. Скелет *Perca fluviatilis* Linnaeus (Zittel, 1887)

hsp — гемальные отростки; *ha* — гемальные дуги; *l* — плавниковые лучи; *nsp* — невральные отростки; *R* — ребра

В основании парных плавников лежит ряд радиалей, не сливающихся обычно в пластинки и несущих лепидотрихии, количество которых у палеонисков значительно превышает число радиалей, а у Holostei и Teleostei равно ему.

имеются, кроме того, про- и мезоптеригий). От плавника гипотетического предка с широкой чешуйчатой лопастью и одним рядом длинных радиалей идет несколько линий: 1. *Cheirolepis* (укорочение радиалей), 2. *Tarrasius* (исчезновение передних радиалей и удлинение передних лепидотрихий), 3. *Amblypterus*, *Acipenser*, *Amia*

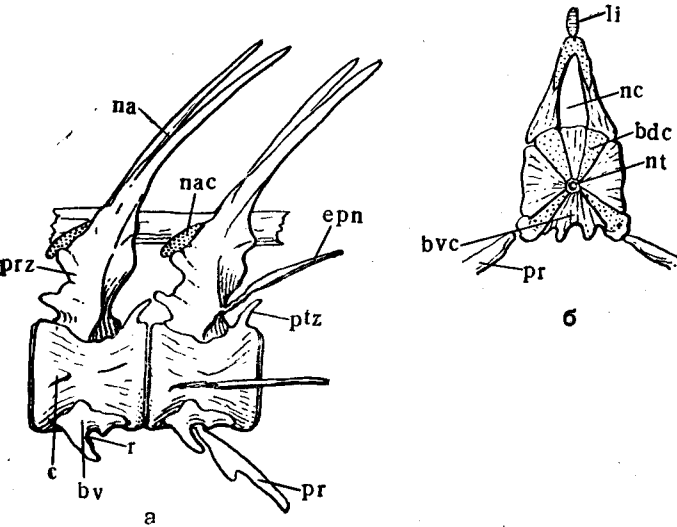


Рис. 12. Туловищные позвонки *Esox lucius* Linnaeus

a — слева; *b* — поперечный разрез (Goodrich, 1909); *bv* — basiventrals; *bdc* — базидорзальный хрящ; *bvc* — базивентральный хрящ; *c* — центр; *epn* — epineurale; *li* — продольная связка; *na* — невральная дуга; *nac* — супрадорзальный хрящ; *nc* — невральная дуга; *nt* — хорда; *pr* — плеуральное ребро; *prz* — передний сочленовный отросток; *ptz* — задний сочленовный отросток; *r* — место прикрепления ребра

Вопрос о судьбе базалий решается по-разному. А. Н. Северцов (1926, 1934), Э. Гудрич (Goodrich, 1930), Дж. Мой-Томас (Moy-Thomas, 1936) считают, что передние базалии слились с плечевым поясом, а задние образовали метаптеригий. По Э. Уайту (White, 1939), базалии исчезли вскоре после отделения лучеперых от предков кистеперых, и метаптеригий представляет специализованную радиалию, найденную лишь у *Amblypterus*, *Acipenser* и *Amia* (у *Polypterus*

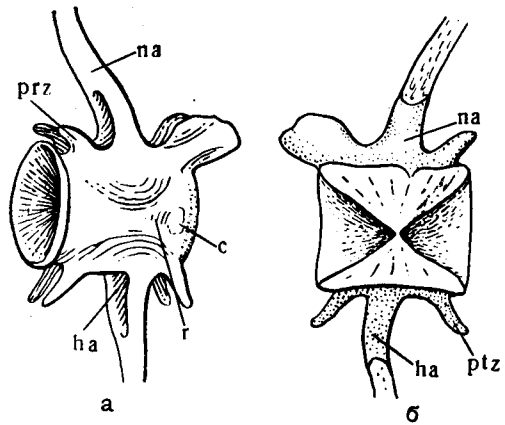


Рис. 13. Хвостовые позвонки *Thynnus vulgaris* (Cuvier et Valenciennes)

a — справа; *b* — сагиттальный разрез (Goodrich, 1909); *ha* — гемальная дуга, остальные обозначения см. на рис. 12

(слияние задних радиалей), 4. *Stegotrachelus*, *Lepisosteus*, Teleostei (укорочение и уменьшение количества радиалей), 5. *Polypterus* (удлинение первой и последней радиалей и возникновение окостенения между ними).

Непарные плавники поддерживаются одним или двумя рядами радиалей. У древних форм часто два ряда: проксимальные — аксоносты и дистальные — базеосты.

Палеониски и Chondrostei на переднем крае всех плавников и на верхнем крае хвостового

несут фулькры, исчезающие у *Holostei* и *Teleostei*. У юрских *Holostei* в основании непарных плавников, на их передних краях, имеется группа сильно развитых фулькр, усиливающих плавник. Именно эта группа чешуй остается у многих

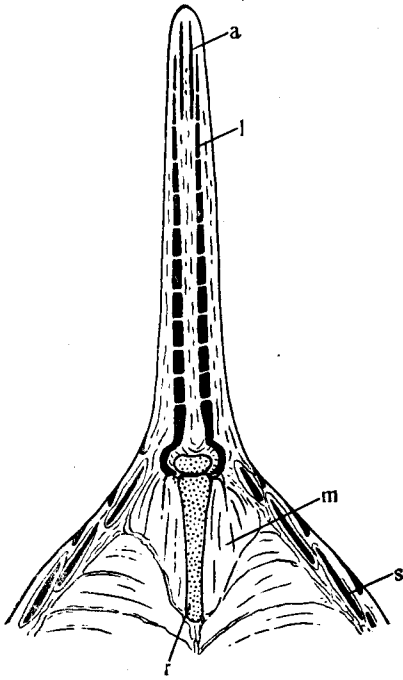


Рис. 14. Разрез спинного плавника *Teleostei* (Goodrich, 1930)

a — актинотрихия; *l* — лепидотрихия; *m* — радиальный мускул; *r* — эндоскелетная радиалия; *s* — чешуя

отрядов костистых рыб и имеет довольно большое функциональное значение. Их количество, величина и расположение друг относительно друга сильно варьируют. Они никогда не превышают длину первого кожного луча; если членисты, то лишь в своем основании, и более просты по внутреннему строению, чем обычные кожные лучи. Такой луч представляет собой одну или несколько

ко базальных чешуй, слившихся вместе; между тем как кожный луч состоит из пучка волокон (рис. 14), покрытых с каждой стороны рядом маленьких чешуй. Кожные лучи полностью или частично членисты. У некоторых несколько первых кожных лучей могут быть нечленисты. У верхнемеловых и более поздних костистых один или несколько передних лучей, происшедших от базальных фулькр, видоизменяются в длинные осязательные органы, особенно у глубоководных рыб.

Грудные плавники горизонтально или косо на теле. У некоторых в основании их мясистая лопасть, с помощью которой рыба может даже передвигаться по суше. Грудной плавник прикрепляется к плечевому поясу непосредственно радиалиями, несущими лепидотрихии.

Брюшные плавники палеонисцид всегда позади грудного пояса. У костистых они часто расположены впереди грудных и оба пояса конечностей могут контактировать.

Спинной плавник у древних обычно один, у некоторых костистых два, три. У палеонисков, а также у хищников и хороших пловцов из костистых, сильно отодвинут назад. Первый спинной часто состоит из колючих лучей.

Анальный один, всегда позади брюшных, короткий или длинный, у палеонисцид и *Holostei* с фулькрами на переднем крае, у некоторых *Teleostei* впереди два-три нечленистых луча. Иногда у палеонисцид над и перед ним есть зона мелких чешуй, или несколько чешуй сильно увеличенных.

Хвостовой плавник есть у всех палеонисков, у некоторых костистых он может отсутствовать или сильно уменьшен. В эволюции он изменяется из гетероцеркного (*Palaeoniscidae*) в гомоцеркный (*Teleostei*) (рис. 15).

Чешуя у древних ганоидная (*Palaeoniscii*, *Holostei*), у костистых циклоидная и ктеноидная (рис. 16). Ганоидная чешуя представлена тремя формами: 1) ромбическая или округлая (некоторые *Holostei*) на боках тела; 2) непарный ряд

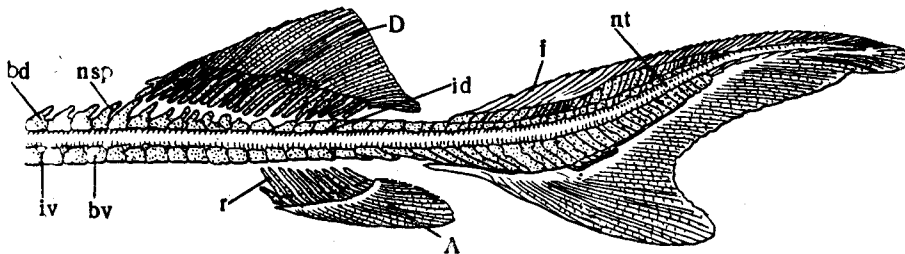


Рис. 15. Позвоночник и непарные плавники *Acipenser ruthenus* Linnaeus (Goodrich, 1909)

A — анальный плавник; *bd* — basidorsale; *bv* — basiventrale; *D* — спинной плавник; *f* — фулькры; *id* — interdorsale; *iv* — intervertebrale; *nsp* — верхний остистый отросток; *nt* — хорда; *r* — радиалия

коньковых чешуй вдоль спины и иногда парный вдоль брюха (у *Acipenser* ряды костных жучек вдоль спины, середины тела и парный ряд на брюхе); 3) фулькры на передних краях всех

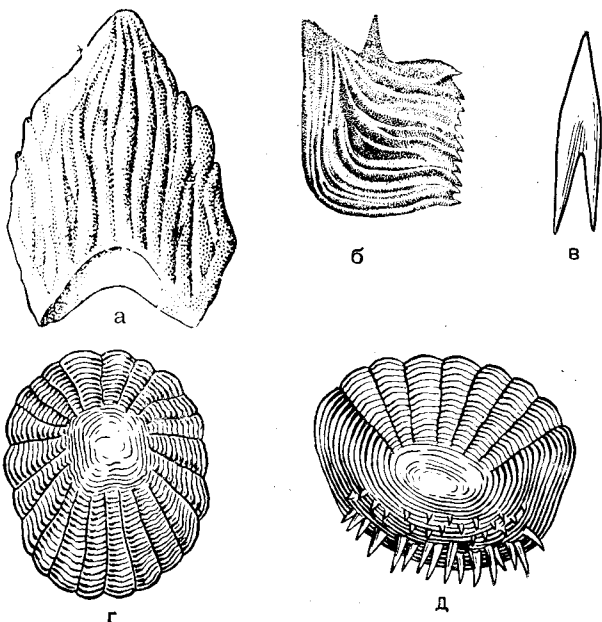


Рис. 16. Чешуи

a — коньковая чешуя *Cycloptichius bidens* Matveeva, $\times 5$ (колл. Палеонтол. ин-та); *б* — боковая чешуя *Ganolepis gracilis* Woodward, $\times 15$ (колл. Палеонтол. ин-та); *в* — фулькра хвостового плавника *Acipenser ruthenus* Linnaeus, $\times 3$ (Goodrich, 1909); *г* — циклоидная чешуя Teleostei, $\times 5$ и *д* — ктеноидная чешуя Teleostei, $\times 5$ (Ziegler, 1907)

плавников (у Palaeoniscii), или лишь непарных (у Holostei) и на верхнем крае хвостового плавника. Иногда чешуя отсутствует. У некоторых

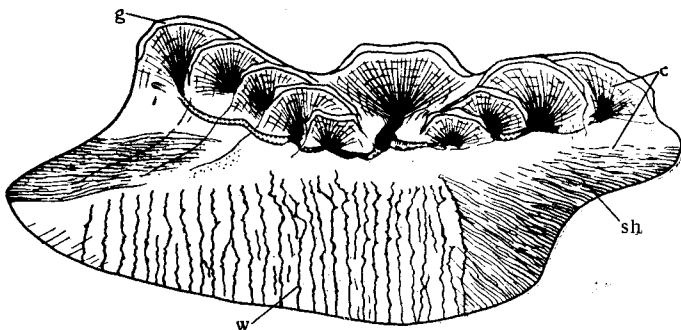


Рис. 17. Вертикальный шлиф вдоль чешуи *Orvikina vardiaensis* Gross, $\times 135$ (Gross, 1935)

g — ганоин; *c* — космин; *sh* — шарпеевы волокна; *w* — каналы Вильямсона

современных отрядов тело покрыто несколькими рядами костных пластинок, костными кольцами (Syngnathida) или все тело заключено в костный панцирь (Ostracioidei).

Ганоидная чешуя состоит из трех слоев: изопедина, космина и ганоина (рис. 17). Базальный слой (изопедин) толстый, состоит из пластинок с костными клетками, расположенными иногда концентрически. Он пронизан каналами Вильямсона, восходящими более или менее косо от основания чешуи к косминовому слою, где они впадают в горизонтальную сеть каналов последнего.

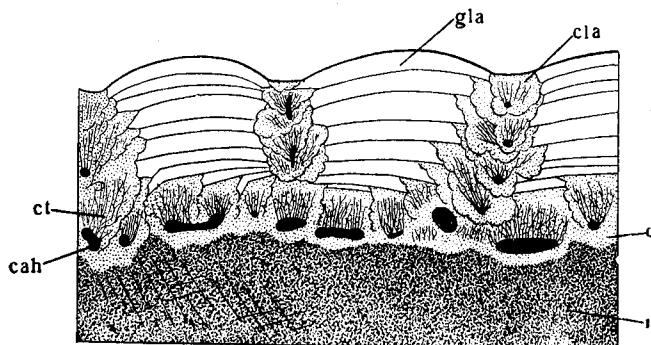


Рис. 18. Вертикальный шлиф боковой чешуи *Acrolepis stensioi* Aldinger, $\times 60$ (Aldinger, 1937)

gla — ганоиновая пластинка; *cla* — косминовая пластинка; *c* — космин; *ct* — косминовые вертикальные трубочки; *cah* — горизонтальный канал косминового слоя; *i* — изопедин

У некоторых каналы Вильямсона на всем протяжении окружены костными клетками. Шарпеевы волокна располагаются радиально от центра костного слоя к нижней поверхности чешуи, иногда в центральной части ее отсутствуют. Тонкий слой космина состоит (рис. 18) из концентрических пластинок, почти параллельных краям чешуи. В нижней части каждой пластинки виден округлый продольный канал, от которого вверх идут тонкие косминовые (дентинные) трубочки перпендикулярно к пластинкам (рис. 19). Каналы образуют более или менее правильную сеть, часто с почти прямоугольными петлями.

Слой ганоина тонкий (толстый у древних палеонисков), может быть не сплошным (рис. 18), состоит из отдельных пластинок, параллельных поверхности чешуи. Каждой косминовой пластинке соответствует пластинка ганоина. Нижний край слоя ганоина сильно зубчатый. Весь слой пронизан многочисленными каналцами, отходящими от каналов косминового слоя, идущими косо вверх и открывающимися на поверхности чешуи между гребешками ганоина, либо в маленьких ямках. Эти каналы окружены тонким слоем космина, состоящим из вставленных друг в друга пластинок, число которых соответствует числу пластинок ганоина.

Лепидостеонидный тип чешуи свойствен подотряду Holostei. Чешуя из двух слоев: ганоина и

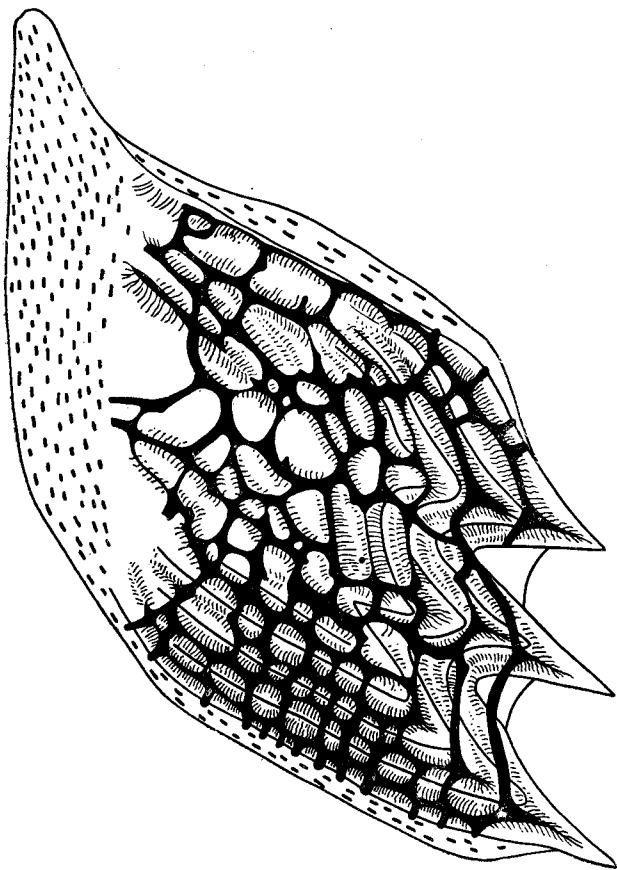


Рис. 19. Шлиф через верхний слой боковой чешуи *Moythomasia perforata* (Gross), $\times 65$ (Gross, 1935)

изопедина. Космин с горизонтальной сетью васкулярных каналов отсутствует. Весь слой изопедина пронизан узкими, длинными, неветвящимися трубчатыми каналами, всегда перпендикулярными пластинкам. Они идут от поверхности

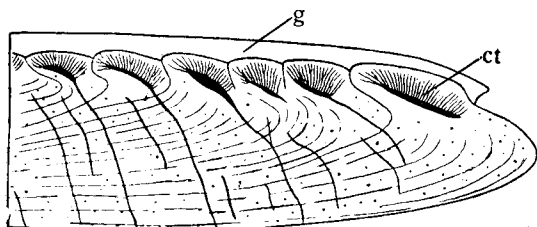


Рис. 20. Вертикальный шлиф через заднюю половину чешуи *Lepidotus minor* Agassiz, $\times 32$ (Gross, 1935)

g — ганоиин; ct — вертикальные космоиновые трубочки

к центру чешуи и многие оканчиваются под слоем ганоиина, неся несколько маленьких ветвей. Другой тип таких трубчатых каналов с изогнутым горизонтально концом более широкого диа-

метра (*Lepidotus*), от которого отходит густой пучок космоиновых канальцев, перпендикулярных слою ганоиина (рис. 20). В базальном костном слое по бокам чешуи имеются многочисленные шарпеевы волокна. Слой ганоиина более тонкий, чем у предыдущего типа чешуи, или исчезает.

Третий род чешуй, свойственный всем костистым рыбам и некоторым Holostei — чешуя, состоящая из тонкой, обычно округлой костной пластинки, располагающаяся в складках кожи,

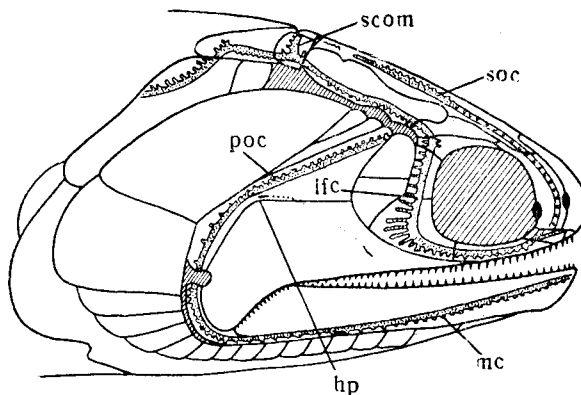


Рис. 21. Чувствительные каналы *Pteronisculus stensioi* (Nielsen), $\times 2$ (Nielsen, 1942)

ioc — подглазничный канал; hp — горизонтальная ямочная линия; mc — мандибулярный канал; poc — преоперкулярный канал; soc — надглазничный канал; scom — надвисочная комиссура

черепицеобразно налегая друг на друга. Задний край может быть гладкий — циклоидная, или зазубренный — ктеноидная чешуя.

Чувствительные органы представлены сенсорными каналами и ямочными линиями. Каналы обычно располагаются глубоко в кости в замкнутом канале, который сообщается с внешней средой при помощи трубочек, открывающихся на поверхности порами. У Teleostei чувствительные каналы расположены не так глубоко, как у более древних групп. На голове три канала (рис. 21): надглазничный (soc), подглазничный (ioc) и гиомандибулярный (poc, mc). Надглазничный канал проходит по nasale, frontale и parietale. У Palaeonisci он оканчивается на parietale, а у некоторых на frontale или сливается с подглазничным, как у Teleostei. Подглазничный канал проходит по praemaxillare, rostrale, lacrimale, jugale, postorbitalia, dermosphenoticum (здесь может происходить слияние с надглазничным), dermopteroticum, tabulare, где он соединяется затылочной или супратемпоральной комиссурой с каналом противоположной стороны и переходит в височный, который на posttemporale переходит в собственно боковую линию, идущую по supracleithrum и далее по туловищным чешуям. У некоторых имеется этмоидная

комиссура, соединяющая над- и подглазничный каналы. Преоперкулярный или гиомандибулярный канал отходит от подглазничного на *dermopteroticum*, идет вдоль заднего края *рграеорегскулум*, по *angulare* и вдоль нижнего края нижней челюсти.

Ямочные линии есть обычно на *parietale*: передняя (*ар*), средняя (*тп*), задняя (*пп*). Все три свойственны палеонискам. У *Holostei* две или одна. Короткие ямочные линии есть на *рграеорегскулум* (иногда две — горизонтальная и вертикальная), на расширенной части *maxillare*, на нижней челюсти. Среди костистых они хорошо развиты у хищников.

Собственно боковых линий обычно одна пара вдоль боков тела. У *Haplolepididae* есть еще парные спийные и брюшные. У некоторых *Teleostei* (*Clupeoidei*) вместо боковой линии сильно развиты каналы на боках головы.

Принципы систематики

Actinopterygii выделены в подкласс класса *Osteichthyes* как естественная группа, противопоставляемая по строению скелета парных плавников и многим другим признакам подклассу *Sarcopterygii*. Однако в вопросе о подразделении подкласса нет единого мнения. По традиции лучеперых делят на три группы (надотряда): *Chondrostei*, *Holostei* и *Teleostei*. Иногда на две: *Chondrostei* и *Holostei* (Goodrich, 1909), или *Palaeopterygii* (*Chondrostei*) и *Neopterygii* (*Holostei* + *Teleostei*, Regan, 1923; Берг, 1955, стр. 104). А. С. Вудвард (Woodward, 1942b) выделяет группу *Halecostomi*, переходную от *Holostei* к *Teleostei*. И. Браф (Brough, 1939) — группу *Subholostei* (*Praeholostei*, Saint-Seine, 1949) в основном для триасовых форм с черепом палеонисцидного типа, но со строением тела и плавников, сходным с *Holostei*. Л. С. Берг (1940) вообще упраздняет все надотряды и разделяет лучеперых (1955) непосредственно на 119 отрядов. Г. Альдингер (Aldinger, 1937) подразделяет подкласс лучеперых на три отряда: *Cheirolepidomorpha* (*Cheirolepis* ? *Tarrasius*); *Sturiomorpha* с двумя подотрядами — *Chondrosteiformes* и *Saurichthyiformes*; *Elonichthyomorpha* с тремя подотрядами — *Elonichthyiformes*, *Platysomiformes* и *Eugnathiformes*. В состав последнего подотряда он включает все отряды *Holostei* и *Teleostei*. Несколько семейств (*Boreolepidae*, *Pugopteridae*, *Catopteridae* и т. д.) остаются *incertae sedis*.

Большие споры вызывает систематическое положение *Polypterus*. Первоначально его включали в *Crossopterygii* (Huxley, 1861; Woodward, 1891), но, как показали Э. Гудрич (Goodrich, 1928) и Л. С. Берг (1940), он относится к *Actin-*

opterygii. Э. Стенше выделил для него особую группу *Brachiopterygii*, равнозначную кистеперым и лучеперым (Stensiö, 1921, 1932). Ч. Т. Ригэн (C. T. Regan, 1929) помещает его в *Palaeopterygii* (= *Chondrostei*) в качестве отряда. Э. Гудрич (Goodrich, 1930) также считает его отрядом, равнозначным *Chondrostei*. Л. С. Берг (1940) противопоставляет его в качестве группы «А» всем остальным лучеперым.

Мы различаем пять надотрядов: *Palaeoniscii*, *Chondrostei*, *Polypteri*, *Holostei*, *Teleostei*, вслед за Г. В. Никольским (1954) выделяя палеонисков из *Chondrostei* и считая *Polypteri* равнозначным остальным надотрядам.

Историческое развитие

Первые остатки лучеперых известны из среднего девона Шотландии, Прибалтики, Сибирской платформы, Минусинской и Тувинской котловин. В верхнем девоне они распространены уже довольно широко, а в карбоне и перми играют важную роль в жизни континентальных и отчасти морских водоемов, распространены почти повсюду, но представлены исключительно палеонисками. В триасе древние семейства палеонисков отходят на задний план и господство переходит к их высшим формам, объединяемым в группу *Subholostei*. Последние представители палеонисков исчезают в раннем мелу. В юре и мелу наблюдается расцвет *Holostei*, из которых до нашего времени доживают два рода в С. Америке. Появившиеся в триасе костистые рыбы в позднем мелу завоевывают пресные воды и моря, где конкурируют с акулами, и составляют 95% современной ихтиофауны.

У палеонисков *maxillare* плотно соединено с *рграеорегскулум*. *Maxillare* и *рграемахилларе* всегда имеют несущий зубы край, а сильное озубление на сошнике соответствует озублению на сплениальных костях. Чешуя ганоидная. Тело обычной формы или рыбы высокотелые. Брюшные плавники всегда позади грудных. Хвостовой всегда присутствует, гемальные дуги, поддерживающие его, никогда не сливаются. Передние края плавников с фулькрами. Глаза большие, менее крупные у молодых.

У *Holostei* наряду с новой костью в жаберной крышке (*interoperculum*), *maxillare* более или менее освобождается от связи с *рграеорегскулум* и челюсти несколько укорачиваются, верхняя становится треугольной. Появляется небольшое *supramaxillare*. Чешуя лепидостеоидного типа, космин исчезает, ганоин утончается, у некоторых исчезает совсем (*Amia*). Форма тела и плавники мало изменяются, число лучей соответствует числу радиалей. Хвостовые гемальные дуги

становятся лопатообразными, но не сливаются. Глаза небольшие.

У костистых верхняя челюсть сильно укорачивается и не имеет связи с *praeorbitale*, зубной край имеет только *praemaxillare*, сошник без зубов, если есть зубы на парасфеноиде, то есть они и на соответствующей зубной пластинке в передней части гиоидной дуги. Жаберная крышка получает полную самостоятельность. Ее задний и нижний края свободно налегают на кости плечевого пояса, а челюсти получают свободу движения и растяжения при заглатывании крупной добычи. Чешуя циклоидная — ганоина и космина нет. Форма тела очень разнообразна, может быть сильно уплощенной, лунообразной, шаровидной, иглообразной, с причудливыми выростами (*Hyporhamphus*). Брюшные плавники могут отсутствовать или быть передвинуты на горло перед грудными. У некоторых грудные, продолжая выполнять функцию рулей глубины, служат для передвижения по суше или лазанья по деревьям. Хвостовой плавник может отсутствовать. В некоторых современных отрядах сильно развит половой диморфизм.

Новейшая гипотеза о происхождении лучеперых от акантодов высказана Д. Эйлером (Heyler, 1962), выводящим селяхий и акантодов из одной предковой группы — *Proselachii*. Близость акантодов к палеонисцидам по строению невробрания, структуре чешуи, наличию одного спинного плавника была доказана Д. С. Уотсоном (Watson, 1937), одновременно утверждавшим, что у акантодов и селяхий нет ничего общего. Н. Холмгрен (Holmgren, 1942), наоборот, подобно большинству старых авторов сближал акантодов с селяхиями. Эйлер объединяет обе точки зрения, считая акантодов связующим звеном между акулами и лучеперыми. Некоторые авторы подчеркивают сходство последних с кистеперыми (Säve-Söderbergh, 1933; Watson, 1925).

Разделение лучеперых на надотряды в значительной степени произвольно. Многие считают их полифилетическими (Stensiö, 1932; Brough, 1939; Lehman, 1952; Piveteau, 1941; Westoll, 1944) и сохраняют только для удобства. *Parasemionotidae* часто признаются исходной группой для большинства *Holostei*, однако строение челюстей позволяет отнести их уже к *Holostei*. Переходные «сельдеротые» (*Halecostomi*) частично относятся к *Teleostei*. Осетровые раньше счита-

лись примитивной группой, ведущей начало от акул (Bridge, 1878; Sewertzoff, 1923). В настоящее время доказано происхождение их от палеонисцид (Берг, 1948).

Экология и тафономия

Наиболее древние лучеперые найдены в континентальных и морских отложениях. В карбоне и перми палеониски особенно обильны в пресных водах, но многочисленны и в морских. В триасе они занимают разнообразные экологические ниши.

Нынеживущие *Chondrostei* — проходные и полупроходные рыбы, хорошие пловцы, питаются планктоном (*Polyodon*), донными беспозвоночными или рыбой (*Acipenseridae*). Костные ганоиды в мезозое преобладают в морских водах. Нынеживущая *Amia* обитает в сильно заросших континентальных водоемах. *Lepisosteidae* — пресноводные хищники.

Остатки палеонисков сохраняются главным образом в виде чешуй, преимущественно в терригенных отложениях. Отдельные кости и целые скелеты хорошо сохраняются в мелкозернистых и тонкослоистых породах и в конкрециях. Известны целые кладбища палеонисков (н. карбон Северо-Минусинской впадины; в. юра Кара-Тай). *Holostei* и *Teleostei* сохраняются в виде цельных скелетов в отложениях спокойных бассейнов, лишенных обильной донной жизни, и в виде разрозненных мелких костей в фациях подвижной воды или с обильным бентосом.

Геологическое и биологическое значение

Ископаемые остатки лучеперых многочисленны в континентальных отложениях, начиная с верхнего палеозоя, где они могли бы быть использованы для корреляции толщ, лишенных других ископаемых. Однако представленные часто разрозненными чешуями и костями, они не всегда могут быть использованы для определения возраста из-за недостаточной изученности фаун и большой изменчивости чешуй. Изучение ископаемых остатков лучеперых необходимо для выяснения происхождения и географического распределения нынеживущих ихтиофаун.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

НАДОТРЯД PALAEONISCI. ПАЛЕОНИСКИ

Л. С. Берг, А. А. Казанцева и Д. В. Обручев

Хвостовой плавник обычно гетероцеркный, верхняя лопасть покрыта чешуей. Число радиалий в непарных плавниках обычно меньше числа плавниковых лучей. Спинной плавник один. Maxillare плотно соединено с ectopterygoideum и праеорперкулум. Парасфеноид не заходит далеко назад (кроме *Birgeria*). Тел позвон-

ков нет или они зачаточны. Clavicula обычно есть. Interopeculum отсутствует. Чешуя ганоидная (рис. 16 а, б). Ср. девон — н. мел. Восемь отрядов: Palaeoniscida, Tarrasiida, Haplolepidida, Platysomida, Phanerorhynchida, Perleidida, Laganoida, Pholidopleurida.

ОТРЯД PALAEONISCIDA

Число радиалий в непарных плавниках всегда меньше числа плавниковых лучей. Хвостовой плавник гетероцеркный. Clavicula имеется. Хрящевой череп окостеневает в виде сплошной коробки, либо в хряще есть несколько окостенений. Есть миодом. Есть базиптеригоидный отросток. Хорда сохраняется. Окостеневших ребер нет. Чешуя ромбическая, реже округлая, иногда на теле отсутствует, но всегда есть на верхней лопасти хвоста. Плавники обычно с фулькрами. Кожные кости покрыты ганоином. Ср. девон — н. мел. Семейства: Cheirolepididae, Stegotrachelidae, Tegeolepididae, Palaeoniscidae, Cosmoptychiidae, Centrolepididae, Canobiidae, Pycnopterygidae, Acrolepididae, Elonichthyidae, Commenyridae, Rhabdolepididae, Amblypteridae, Holuridae, Cornuboniscidae, Gymnoniscidae, Aeduellidae, Birgeriidae, Ptycholepididae, Coccolepididae, Urothenidae.

СЕМЕЙСТВО CHEIROLEPIDIDAE PANDER, 1860

Голова широкая, плоская. Чувствительные каналы на голове, как у Palaeoniscidae. Глаза

далеко впереди, сравнительно меньше, чем у палеонисков. По одному tabulare с каждой стороны. Праеорперкулум не так резко разделено на две ветви. Есть два треугольных dermohyalia: верхнее и нижнее. Четыре scleroticalia, очень широкие. Пара rostralia и два postrostralia. Suboperculum в 3,5—4 раза больше operculum. Чешуя очень мелкая, ромбическая или почти квадратная, по форме и величине очень похожа на чешую Acanthodei. Грудные плавники с небольшой лопастью, вдающейся в основание плавника. Брюшные с очень широким основанием. Спинной начинается позади начала анального. Ср. — в. девон.

Cheirolepis Agassiz, 1835. Тип рода — *C. trailli* Ag., 1835; ср. девон Шотландии (рис. 22). Другой вид в низах в. девона Канады.

СЕМЕЙСТВО STEGOTRACHELIDAE GARDINER, 1963

Тело вальковатое с сильным хвостовым стеблем. Спинной и анальный плавники друг против друга, парные маленькие. Все плавники

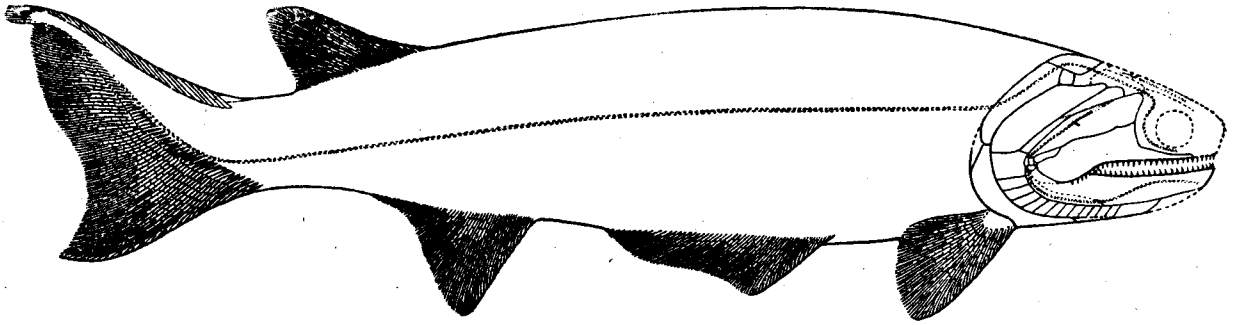


Рис. 22. *Cheirolepis canadensis* (Whiteaves), реконструкция, $\times 1,5$; ср. девон, Канада (Lehman, 1947)

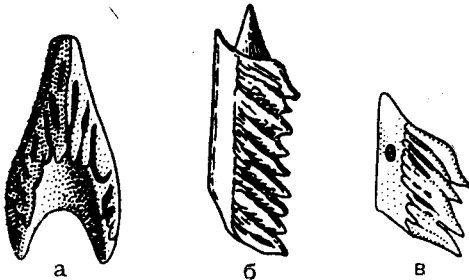


Рис. 23. *Moythomasia perforata* (Gross)

а — коньковая чешуя спины; б, в — боковые чешуи, $\times 9$;
в. девон (снетогорские слои), Латвия

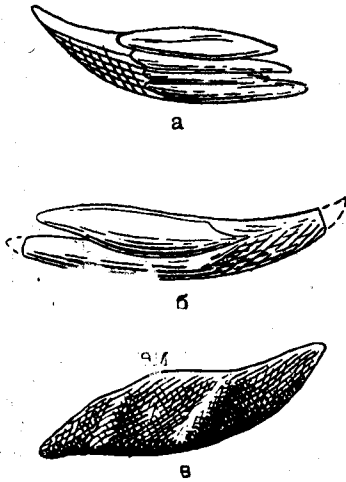


Рис. 24. *Orvikuina vardiaensis* Gross

а — боковая чешуя левой стороны тела; б — боковая чешуя правой стороны тела; в — внутренняя поверхность чешуи, $\times 5$;
ср. девон (нижнетартуские слои), Эстония

с фулькрами, лепидотрихии длинные. Голова со слабо развитым ростром, обычно состоящим из: postrostrale, nasalia и rostro-praemaxillo-antorbitalia. Подвесок среднекосой или косой. Всегда есть пинеальное отверстие. Кости крыши черепа с тонкими продольными гребешками. Чешуя с зазубренным задним краем. Ср. — в. девон.

Moythomasia Gross, 1950. Тип рода — *Aldingeria perforata* Gr. (nom. gen. praecoc.), 1942; в. девон (снетогорские слои) Латвии. Небольшие рыбы. Высота чешуй передней части туловища вдвое больше длины. Чешуи покрыты многочисленными продольными гребешками, с тонкими боковыми лучами, идущими вперед и в стороны; сочленение типа ямки и выступа. Килевые чешуи вдоль спины. Большое пинеальное отверстие. Supratemporalе длинное, задний край parietalia гладкий, вогнутый (рис. 5, 19, 23). Кроме типа, три вида в верхах ср. и в в. девоне Рейнской области.

Stegotrachelus Woodward et White, 1926. Тип рода — *S. finlayi* Woodw. et Wh., 1926; ср. девон Шетландских островов. Голова большая с тупым рылом и большими орбитами. Operculum в три раза больше suboperculum. Есть большая infraclavícula. Основания плавников короткие. Спинной и анальный треугольные с сильно вытянутой вершиной. Хвостовой с тонкой верхней лопастью. У основания анального чешуя расположена неправильно. Вдоль спины и брюшного края непарный ряд увеличенных коньковых чешуй. Чешуя с диагональными гребешками. Один вид.

Orvikuina Gross, 1853. Тип рода — *O. vardiaensis* Gr., 1953; ср. девон (нижнетартуские слои) Эстонии. Известны только удлиненные чешуи до 1 см длиной, с двумя или несколькими продольными гребешками, без сочленения типа выступа и ямки. Ганоин не образует сплошного многослойного покрова, а покрывает одним слоем каждый гребешок. В костном слое чешуй нет костных клеток, но он пронизан большим количеством вертикальных каналов (рис. 17, 24). Один вид.

СЕМЕЙСТВО TEGOLEPIDIDAE ROMER, 1945

Тело стройное, цилиндрическое, голова спереди заострена. Плавники, кроме хвостового, без фулькр. Лучи грудных нечленисты, но

дистально ветвисты. Жаберные лучи многочисленны. Зубы конические, в два ряда. В. девон.

Tegeolepis Miller, 1892. Тип рода — *Actinophorus clarkii* Newberry, 1889; в. девон Огайо, США. Крупные рыбы до 60 см длиной. Длина головы в 3 раза, наибольшая высота в 9 раз меньше общей длины. Сильно развит ростр, postrostrale длинное, rostro-praemaxillo-antorbitale без зубов. Maxillare хорошо развито. Suprascapulare очень большое, табулярных костей четыре или больше. Gularia многочисленны. Чешуя ромбическая, маленькая, очень тонкая. Один вид.

СЕМЕЙСТВО PALAEONISCIDAE VOGT, 1852

Чешуя обычно умеренной величины, ромбическая, иногда округлая, у некоторых тело почти голое. Глаза большие, в передней части головы. Praeoperculum наклонено, изогнуто и состоит из верхней и нижней ветвей, или вертикальное, неизогнутое. Scleroticalia узкие. Надглазничный чувствительный канал оканчивается слепо в теменной (реже в лобной) кости, не соединяясь с подглазничным. Оба ряда радиальный спинного плавника окостеневают. С каждой стороны одно носовое отверстие. Praemaxillaria не сливаются в непарную кость. Теменные кости соприкасаются друг с другом. У древних форм невральная череп окостеневают в виде сплошной коробки, у поздних несколько окостенений. Брюшные плавники с коротким основанием, начиная с юры — с длинным. Ср. девон — в. юра.

Osoioichthys Casier, 1954 (*Stereolepidella* Whitley, 1954). Тип рода — *Stereolepis marginis* Casier, 1952; в. девон Бельгии. Среднего размера рыбы. Грудные плавники сильные. Голова удлиненная, рыло тупое. Крыша черепа с маленькими расходящимися гребешками. Maxillare занимает большую часть щеки, его задняя расширенная часть в четыре раза выше передней. Operculum и suboperculum почти равны, их высота меньше ширины. Бранхиостегальных лучей 17. Чешуи средней величины, слегка налегающие, низкие и длинные, с продольными гребешками. Один вид.

Rhadinichthys Traquair, 1877. Тип рода — *Palaeoniscus ornatus* Agassiz, 1835; н. карбон Шотландии. Некрупные веретеновидные рыбы до 25 см длиной. Плавники короткие, хорошо развитые. Спинной начинается слегка впереди или против начала анального. Лучи грудных членисты только у вершины. Чешуя ромбическая, не всегда сзади зазубренная, слабо налегающая. Подвесок очень косой, зев большой. Operculum удлиненное. Бранхиостегальные лучи

многочисленны. Зубы конические в два ряда. Много видов. Карбон Шотландии, Англии, Франции, Канады, США, Аргентины.

Kentuckia Rayner, 1951. Тип рода — *Rhadinichthys deani* Eastman, 1908; н. карбон Кентукки, США. Маленькие палеонисциды, длина черепа до 3 см. Frontale такой же длины, как parietale. Между frontalia пинеальное отверстие. Кожные кости и чешуи орнаментированы тонкими гребешками, обычно параллельными их краям. Есть миодом. Один вид.

Cryphiolepis Traquair, 1881. Тип рода — *Coelacanthus striatus* Traquair, 1881; н. карбон Шотландии. Небольшие веретеновидные рыбы. Спинной плавник начинается на середине длины тела. Основные лучи грудного проксимально на $\frac{1}{3}$ не расчленены. Брюшные и анальный с длинными основаниями. Первый ближе к анальному, чем к грудному. Подвесок косой, зев широкий. Чешуя тонкая, округлая, с частыми гребешками, сильно налегающая. Верхняя лопасть хвоста с ромбическими чешуями и непарным рядом V-образных фулькр. Один вид.

Gyrolepidotus Rohon, 1889. Тип рода — *G. schmidti* R., 1889; н. карбон Минусинской впадины. Тело веретенообразное, длиной до 5 см. Подвесок сравнительно мало скошен. Между frontalia пинеальное отверстие. Спинной плавник начинается против заднего края основания брюшных, анальный — под задней четвертью спинного. Все плавники короткие, лучи их членистые. Покровные кости черепа резко скульптурированы. Чешуя плотная, с продольными гребешками, в 25—30 поперечных рядов. На спине ряд непарных килевых чешуй. Зубы крупные (рис. 25; табл. I, фиг. 3а, б). Один вид.

Oxypteriscus Matveeva, 1958. Тип рода — *O. minimus* Matv., 1958; н. карбон Минусинской котловины. Тело вальковатое, до 4,5—5 см. Длина головы равна наибольшей высоте тела и в три раза меньше общей длины. Наибольшая высота вдвое больше наименьшей. Плавники с сильно вытянутыми передними лучами. Начало спинного несколько впереди начала анального. Рот небольшой, подвесок не сильно скошен. Чешуя ромбическая, ее высота вдвое превышает длину, задний край слабо зазубрен. Есть спинной ряд килевых чешуй. Хвостовой плавник с заостренными концами лопастей, сильно вырезан (табл. I, фиг. 4). Один вид.

Palaeobergia Matveeva, 1958. Тип рода — *Gyrolepidotus microlepis* Berg, 1958; н. карбон Минусинской впадины. Вальковатые рыбы, до 10—12 см длиной. Начало спинного плавника немного впереди начала анального. Все плавники короткие, с членистыми лучами (за исключением 2—3 передних), с фулькрами. Рот боль-

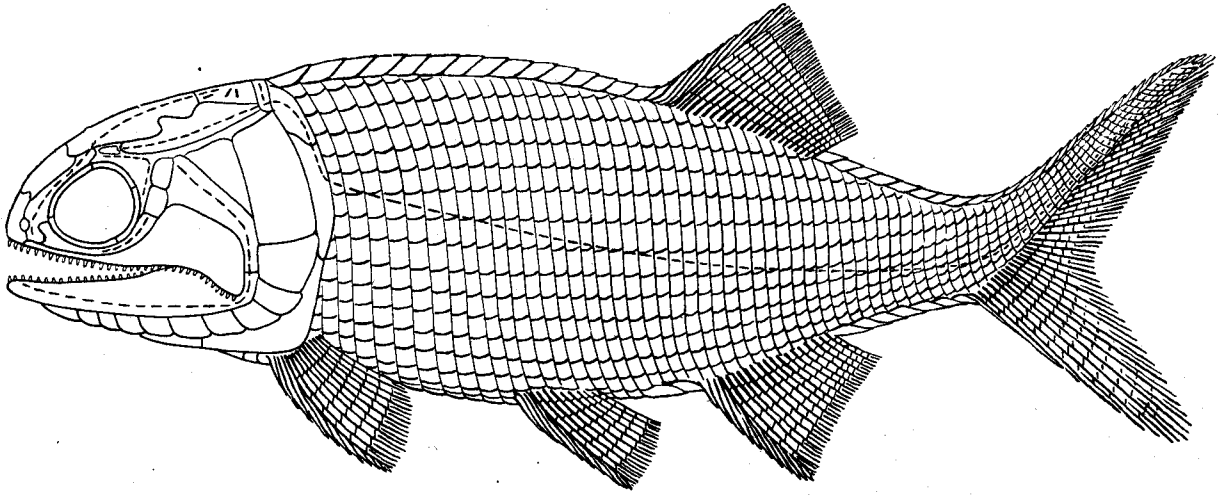


Рис. 25. *Gyrolepidotus schmidti* Rohon, реконструкция, $\times 2,5$; н. карбон (быстрянская свита), Минусинская котловина (Матвеева, 1958)

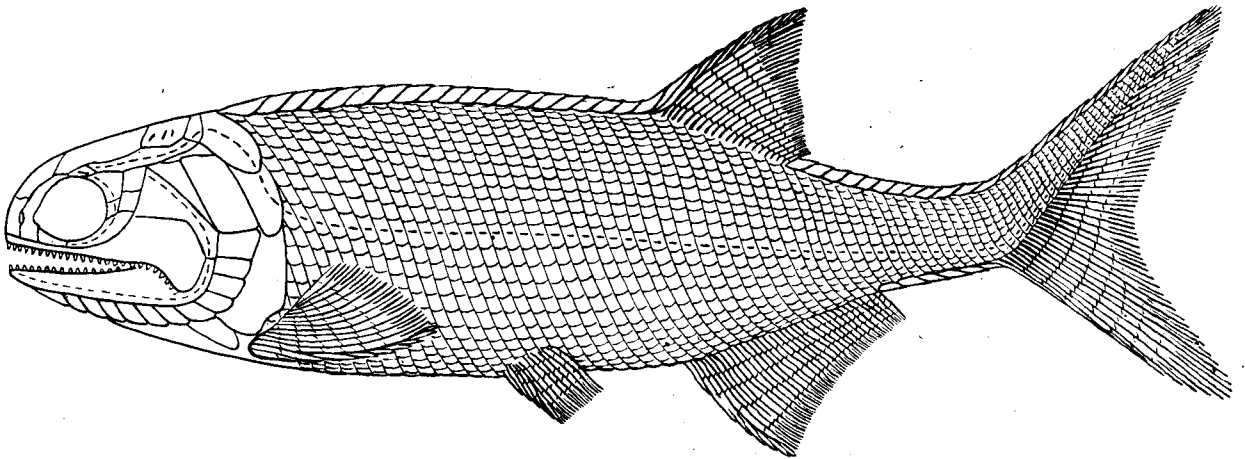


Рис. 26. *Palaeobergia microlepis* (Berg), реконструкция, $\times 1,5$; н. карбон (быстрянская свита), Минусинская котловина (Матвеева, 1958)

шой, подвесок косой. Есть пинеальное отверстие. Одна пара tabularia. Орнамент костей грубый. Чешуи с диагонально идущими гребешками. От головы до спинного и от него до хвостового плавника идет ряд коньковых чешуй. Зубы некрупные с притупленной вершиной (рис. 26; табл. I, фиг. 5). Один вид.

Aetheretmon White, 1927. Тип рода — *A. valenticum* Wh., 1927; н. карбон Шотландии. Рыбы до 9 см длиной, с тупым рылом. Тело вальковатое. Спинной и анальный плавники друг против друга. Брюшные маленькие, ближе к анальному, чем к грудным. Грудные вислообразные с нерасчлененными лучами. Небольшие фулькры на всех плавниках. Подвесок косой, зев широкий. Operculum вдвое больше

suboperculum. Бранхиостегальные лучи многочисленные, тонкие. Кости черепа покрыты гребешками, часто переходящими в бугорки. Чешуя толстая, довольно сильно налегающая. На спине и брюхе по ряду коньковых чешуй. Один вид.

Rhadinoniscus White, 1937. Тип рода — *Rh. wrighti* Wh., 1937; н. карбон Шотландии. Небольшие рыбы, сходные с *Rhadinichthys*, но с более высоким хвостовым стеблем. Спинной плавник далеко позади, начинается впереди анального. Лучи грудного расчленены полностью. Бранхиостегальные лучи немногочисленные. Подвесок очень косой. Чешуи ромбические, с зубренным задним краем. Один вид.

Mesopoma Traquair, 1890. Типрода — *M. pulchellum* Traq., 1890; н. карбон Шотландии.

Небольшие рыбы с веретеновидным телом. Спинной и анальный плавники треугольные, с коротким основанием, почти друг против друга, спинной немного меньше. Грудные небольшие, часть первых лучей нечлениста. Все плавники с фулькрами. Подвесок не очень косой. Operculum чуть больше suboperculum. Бранхиостегальные лучи немногочисленны. Голова с немного выступающим ростром. Кости черепа с гребешками и бугорками. Чешуя ромбическая, зазубренная или гладкая сзади. Три вида. Н. карбон Шотландии.

Strephoschema White, 1927. Тип рода — *S. fouldensis* Wh., 1927; н. карбон Шотландии. Небольшие рыбы с вальковатым телом. Голова небольшая с заостренным рылом. Анальный плавник средней величины, остроугольный, отнесен далеко назад. Подвесок очень косой, зев средний. Operculum длинное и довольно узкое. Кости черепа орнаментированы прерывающимися гребешками. Чешуя толстая, ромбическая, передний верхний угол несколько вытянут. Под спинным плавником и над анальным чешуи мелкие и расположены неправильно. Вдоль спины ряд коньковых чешуй, вдоль брюха два. Один вид.

Phanerosteon Traquair, 1881. Тип рода — *P. mirabile* Traq., 1881; н. карбон Шотландии. Тело голое, за исключением области грудных плавников, верхней лопасти хвоста и продольного ряда чешуй на боках тела. Ряд увеличенных чешуй перед спинным плавником и на переднем крае верхней лопасти хвоста; перед нижней лопастью несколько непарных увеличенных чешуй. Спинной плавник сзади. Анальный начинается под серединой спинного. Лучи плавников членисты, на концах ветвятся. Голова тупая, подвесок скошен. Зубы острые, конические, с эмалевым колпачком. Suboperculum меньше operculum. Спинной плавник с двумя рядами радиалей. Один вид.

Carbovels White, 1927. Тип рода — *C. oveni* Wh., 1927; н. карбон Шотландии. Небольшие рыбы. Тело конусовидное, с толстым хвостовым стеблем. Спинной и анальный плавники с длинными основаниями, первый начинается чуть впереди последнего. Лучи плавников тонкие, многочисленны, полностью расчленены. Подвесок косой, зев широкий. Чешуя мелкая, тонкая, легкопадающая, округлая (рис. 27). Один вид.

Cycloptychius Young, 1866. Тип рода — *C. carbonarius* Young, 1866; в. карбон Англии. Во многом сходен с *Rhadinichthys*, мелкие рыбы 10—12 см длиной. Спинной плавник над анальным, сильно отодвинут назад. Чешуи с округлым задне-нижним углом. Орнамент из про-

дольных ребер (рис. 16а; табл. I, фиг. 2). Три вида. Карбон Англии; н. карбон Минусинской котловины.

Cocconiscus White et Moy-Thomas, 1940. Тип рода — *Coccocephalus wildi* Watson, 1925; ср. карбон Англии. Parietalia малы, треугольны, почти не соприкасаются. Tabularia — четыре пары. Lacrimale из трех ветвей, по которым проходит чувствительный канал. Hyomandibulare со слабо развитым отростком для сочленения с operculum. Зубы остроконические. Один вид.

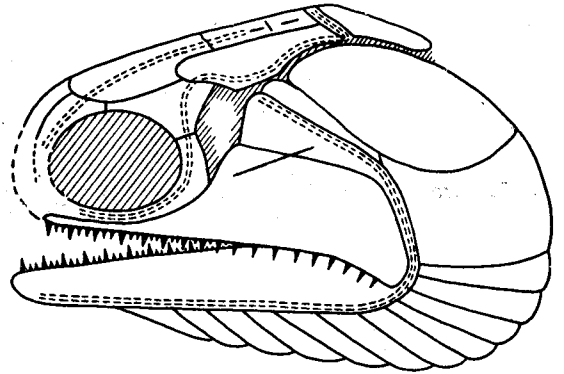


Рис. 27. *Carbovels oveni* White, реконструкция головы, вид сбоку, $\times 1,5$; н. карбон, Шотландия (Moy-Thomas, 1938)

Whiteichthys Moy-Thomas, 1942. Тип рода — *W. greenlandicus* Moy-Th., 1942; ср. карбон Гренландии. Тело веретеновидное. Спинной плавник маленький, начинается немного позади начала анального. Анальный длинный, верхний его край чуть выпуклый. Грудные маленькие, низко на теле. Брюшные с длинным основанием и короткими плавниковыми лучами. Все лучи членисты, необычно свободны и не соединены дистально друг с другом. Фулькры маленькие. Голова без выступающего ростра. Подвесок не очень косой. Operculum меньше suboperculum. Бранхиостегальные лучи малочисленны. Зубы маленькие, заостренные. Кости головы с бугорками. Чешуя ромбическая, сзади зазубренная. Самые передние боковые чешуи зазубрены и на брюшном крае. Передние с острыми гребешками, идущими к зубцам на заднем крае; задние гладкие. Один вид.

Namaichthys Gürich, 1923. Тип рода — *N. schroederi* Gür., 1923; в. карбон (двика) Ю.-З. Африки. Рыбы до 10 см, с веретенообразным телом. Спинной и анальный плавники треугольные, первый впереди последнего, почти равны по величине. Брюшные с коротким основанием, ближе к анальному, чем к грудным. Лучи грудных проксимально на $\frac{1}{3}$ нечленисты. Все плавники с фулькрами. Подвесок косой, operculum вдвое больше suboperculum. Зубы

конические, крупные и многочисленные мелкие. Кости черепа с бугорками и гребешками. Чешуи с зазубренным задним краем. Три вида. В. карбон Ю.-З. Африки.

Aldingeria Moy-Thomas, 1942. Тип рода — *A. biertheri* Moy-Th., 1942; карбон Гренландии. Небольшие рыбы с веретеновидным телом. Спинной плавник начинается против середины брюшных. Спинной и анальный маленькие, почти одинакового размера, заострены. Грудные хорошо развиты и расположены низко. Брюшные с коротким основанием. Лучи всех плавников мелко членисты, продольно исчерчены, дистально ветвятся. Все непарные плавники с маленькими фулькрами; парные, возможно, тоже. Чешуи ромбические, боковые с тонкими продольными полосками или гладкие, задние гладкие. Череп без выступающего ростра. Расширенная часть верхней челюсти маленькая и квадратная. Нижняя челюсть высокая, с очень удлиненным задним концом, несет тесно сидящие плоские бугорки или короткие гребешки. Щека, вероятно, без орнамента. Один вид.

Paraeurynotus Chabakov, 1927. Тип рода — *P. chabakovi* Obruchev, 1962 (*Eurynotus* ex gr. *crenatus* Chabakov, 1927); н. пермь (кузнецкая свита) Кузнецкого бассейна. Похож на *Plectrolepis*. Тело высокое, спинной плавник длинный, недалеко от хвоста, анальный приближен к хвосту, грудные длинные, с многочисленными лучами, расположены низко. Лучи плавников членистые, у спинного и анального с косыми ребрышками проксимально. Чешуи на боках высокие, с сочленовными выступами и ямками, покрыты диагональными ребрышками у зубчатого заднего края; 50—60 поперечных рядов, 23—28 продольных. У оснований анального и спинного плавников зоны мелких беспорядочно расположенных чешуй. Один вид.

Progyrolepis Fritsch, 1893. Тип рода — *Gyrolepis speciosus* Fr., 1883; н. пермь Чехии. Средней величины веретеновидные рыбы с широкой и низкой головой. Подвесок очень косой. Браниостегальные лучи многочисленны. Озубление из крупных равномерно расположенных конических зубов и мелких между ними. Верхняя челюсть с короткой инфраорбитальной частью и длинной, низкой, треугольной посторбитальной. Кости черепа с бугорками или короткими неправильными гребешками ганоина. Плавниковые лучи густо членисты, членики с продольными гребешками. Фулькры маленькие. Чешуи маленькие, средней толщины, с грубыми диагональными гребешками. Другой вид в н. перми Техаса, США.

Brachidegma Dunkle, 1939. Тип рода — *B. caelatum* Dunkle, 1939; н. пермь Техаса,

США. Голова широкая и высокая. Орбиты маленькие, впереди. Подвесок косой, зев большой. Две пары теменных костей, со сложным швом. Два праеоперкула — большое изогнутое и маленькое квадратное под ним. Два небольших dermohyalia. Верхняя челюсть треугольная. Оперкулум чуть больше suboperculum. Лучи жаберной крышки многочисленные. Сильные конические зубы в один ряд. Кости с очень тонкими гребешками ганоина. Чешуи ромбические, гладкие, с ровным задним краем. Posttemporale и supracleithrum с зазубренным задним краем. Один вид.

Lawnia Wilson, 1953. Тип рода — *L. taylorensis* Wils., 1953; пермь Техаса, США. Рыбы до 13 см. Спинной плавник большой, начинается над задним концом брюшных. Подвесок почти вертикальный. Зубы маленькие, ротовой край верхней челюсти слегка изогнут. Есть двойной ряд supraorbitalia. Ростр слегка нависающий. Чешуи ромбические, гладкие, с ровным задним краем. Фулькры маленькие. Один вид (относится к сем. Amblypteridae).

Peleichthys Broom, 1913. Тип рода — *P. kimberleyensis* Br., 1913; н. пермь Ю. Африки. Рыбы до 8 см длиной. Спинной плавник с 40 лучами, начинается немного позади брюшных. Брюшные маленькие. Анальный с 28 лучами, начинается под задней частью спинного. Один вид.

Eurylepidoides Case, 1935. Тип рода — *E. socialis* Case, 1935; н. пермь Техаса, США. Небольшие рыбы с тупым рылом. Кости крыши черепа гладкие, кости щеки с тонкими гребешками. Зубы тонкие, маленькие. Вдоль боков тела ряд очень высоких чешуй со следами боковой линии. Задний край чешуй гладкий. Чешуи с гребешками, идущими почти параллельно верхнему краю. Верхняя хвостовая лопасть сильно вытянута. Фулькры лишь на хвосте, легко отпадающие. Один вид.

Tholonotus Dunkle et Schaeffer, 1956. Тип рода — *T. brazilensis* D. et Sch., 1956; н. пермь Бразилии. Веретеновидные рыбы до 13 см длиной с выпуклой спиной. Голова с закругленным рылом, составляет $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$ общей длины тела. Наибольший диаметр орбиты меньше $\frac{1}{3}$ длины головы. Подвесок лишь слегка косой. Озубление слабое или отсутствует. Оперкулум с заостренными передне-верхним и задне-нижним углами. Suboperculum с вытянутым передне-нижним углом. Оперкулум выше и уже suboperculum. Брюшные с 17 лучами, ближе к грудным, чем к анальным. Спинной с длинным основанием и 37 лучами. Анальный начинается под задней частью спинного, более 27 лучей. Фулькры маленькие. Чешуя крупная, тонкая, в 46 вертикальных рядов, которые под спинным и над анальным изменяют направление. Один вид.

Trachelacanthus Fischer de Waldheim, 1850. Тип рода — *T. stschurovskii* F. de W., 1850; пермь, р. Вымь, Вологодской обл. Как *Palaeoniscum*, но зубы крупные, конические, клыковидные. Длина около 20 см. Непарные плавники сравнительно маленькие, с ветвящимися лучами и длинными фулькрами, анальный начинается под задним концом спинного. Чешуя мелкая, гладкая или со слабыми косыми гребешками. На спине и на брюхе непарный ряд мелких килевых чешуй (рис. 29). Один вид.

Boreolepis Aldinger, 1937. Тип рода — *B. jenseni* Ald., 1937; в пермь Гренландии. Рыбы средней величины, сильно вытянутые. Верхняя челюсть длинная, передний узкий конец ее постепенно переходит в расширенную заднюю часть. Operculum с вытянутыми и закругленными передне-верхним и задне-нижним углами. Скульптура покровных костей головы в основном из бугорков, заметна только по периферии костей. Кости оперкулярного аппарата почти гладкие. Чешуя слегка налегающая, у боковых высота меньше длины; на спине непарный ряд коньковых чешуй, перед хвостовым плавником 4—5 увеличенных на спине и брюхе. Орнамент чешуй из гребешков и бугорков. Один вид.

Palaeoniscum Blainville, 1818 (*Palaeothrissum* Blainville, 1818; *Palaeoniscus* Agassiz, 1833; *Eupalaeoniscus* Rzehak, 1881); *Palaeomuzon* Weigelt, 1930). Тип рода — *P. freieslebenense* Bl., 1818; в пермь (медистые сланцы) Тюрингии. Очень стройные средних размеров рыбы. Спинной плавник над промежутком между брюшными и анальным; лучи грудных членистые. Зубы очень мелкие. Чешуя скульптурирована, обычно сзади зазубрена. Praemaxillare и antoperculum нет. На rostrale нет зубов. Supraorbitalia в два ряда. Между dermosphenoticum и intertemporale небольшая косточка (epitemporale). Nuomandibulare без прос. opercularis и отверстия для ветви VII нерва. Боковая линия в два ряда, верхний только до спинного плавника (рис. 28; табл. IV, фиг. 4). Ряд видов. В. пермь Германии, Франции, В. Гренландии, Приуралья (*P. kasanense* Vetter, 1880).

Eurynotoides Berg, 1940. Тип рода — *E. cyprinion* Berg, 1940; в пермь (казанский ярус) Каргалы, Приуралье. Маленькие рыбы. Тело веретенное. Спинной плавник длинный — не менее 40 лучей. Анальный начинается под задней половиной спинного, с 15 лучами. Грудные длинные, с коротким основанием и 12 лучами, брюшные с коротким основанием и 10 лучами. Все лучи членистые и разветвленные на концах. Operculum крупнее, чем suboperculum. Praeoperculum почти вертикальное, с отогнутым назад верхним концом. На костях головы скульп-

тура из коротких продольных валиков. Вертикальный гребень на operculum и suboperculum. Чешуи сзади не зазубрены, несут 5—6 слабых гребешков. Под спинным плавником зона мелких, неправильно расположенных чешуй, над передней частью анального несколько мелких чешуй. Перед анальным крупный скульптурированный щиток (рис. 30; табл. III, фиг. 2). Один вид.

Evenkia Berg, 1941. Тип рода — *E. eunoptera* Berg, 1941; н. триас Нижней Гунгуски. Тело удлиненное. Лучи плавников мелкочленистые, на вершине ветвистые; членики с резкими продольными ребрами ганоина. Спинной плавник очень длинный, почти по всей спине, не менее 70 лучей. Грудные с неглубокой лопастью, анальные из 28 лучей. Praeoperculum из двух ветвей, нижняя слегка наклонена вперед, верхняя широка и почти горизонтальна. Эндокраний окостеневал, по-видимому, сплошной коробкой. Кости головы орнаментированы гребешками. Чешуя не зазубренная, гладкая, при основании спинного, анального и грудных плавников мельче и несет полоски (рис. 31; табл. IV, фиг. 1). Один вид.

Atherstonia Woodward, 1889 (*Hypterus* Owen, 1876). Тип рода — *A. scutata* Woodw., 1889; н. триас (зона *Lystrosaurus*) Ю. Африки. Веретенной формы рыбы средней величины (около 35 см). Подвесок сильно скошен. Плавники большие, брюшные с широким основанием, анальный длинный и сильно отодвинут назад. Спинной начинается посередине между брюшными и анальным. На спине ряд коньковых чешуй. Передние лучи грудных членисты только дистально. Чешуи крупные или умеренно большие, покрыты косыми гребешками, сзади не зазубрены, при основании спинного, анального и брюшного плавников мелкие (рис. 32). Несколько видов. В. пермь или триас Мадагаскара, Австралии; в пермь (медистые песчаники) Приуралья (*A. razumovskiyi* Chabakov, 1928).

Broometta Chabakov, 1928. Тип рода — *Atherstonia cairncrossi* Broom, 1913; н. триас Ю. Африки. Как *Atherstonia*, но чешуи сзади зазубрены, лучи непарных плавников неветвисты. Один вид.

Pteronisculus White, 1933 (*Glaucolepis* Sten-siö, 1921, nom. praecoc.). Тип рода — *P. cicatrosus* Wh., 1933; н. триас Мадагаскара. Веретенное тело, голова длинная. Спинной и анальный плавники треугольные, первый немного впереди. Грудные большие, достигают брюшных, расположенных ближе к грудным, чем к анальному. Лучи плавников тонкие, многочисленные; в грудных расчленены дистально, во всех других полностью. Фулькры маленькие. Frontalia длинные, с неправильным срединным швом. Зубы

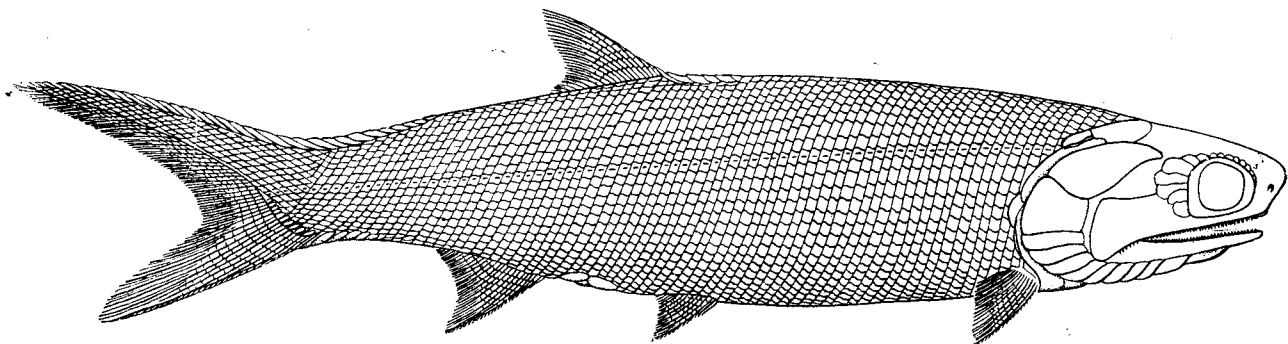


Рис. 28. *Palaconiscum freieslebenense* Blainville, реконструкция, $\times 3/4$; в. пермь (цехштейн), Ильменау, Германия (Graquair, 1877)

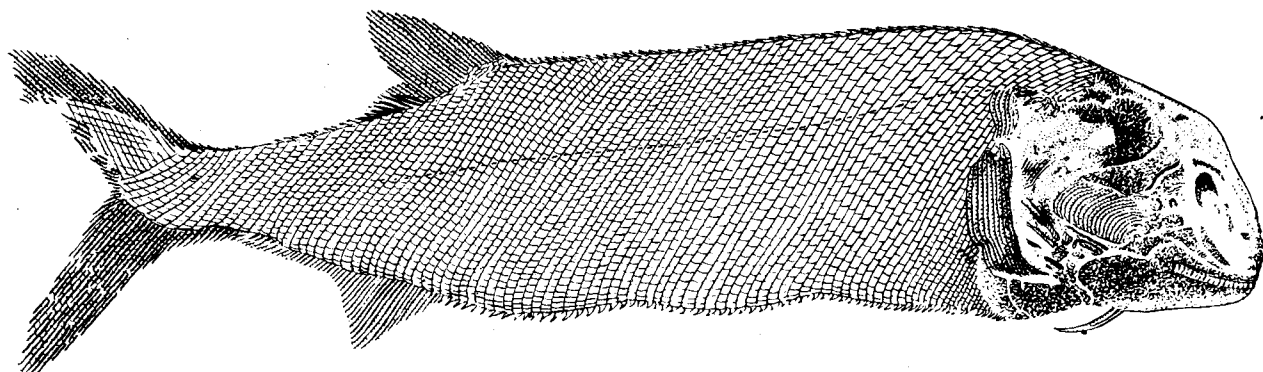


Рис. 29. *Trachelacanthus stschurovskii* Fischer de Waldheim, $\times 1$; пермь, р. Вымь, Вологодская обл. (Fischer de Waldheim, 1851)

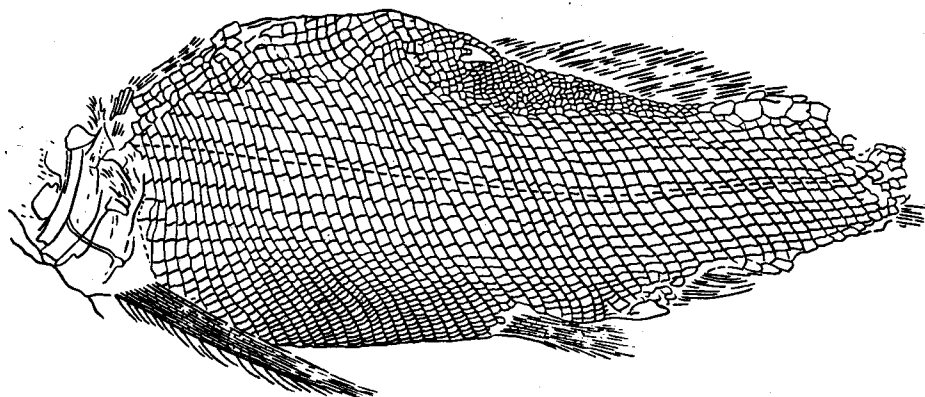


Рис. 30. *Eurynotoides cyprinion* Berg, общий вид, $\times 1/3$; в. пермь (казанский ярус), Каргала, Приуралье (Берг, 1941)

маленькие, многочисленные, заостренные. Чешуи мелкие, сильно налегающие, сзади зазубрены, с косыми гребешками. Несколько видов. Н. триас! Мадагаскара, В. Гренландии; н.— ср. триас Шпицбергена.

Boreosomus Stensiö, 1921 (*Diaphorognathus* Brough, 1933). Тип рода — *Acrolepis arctica* Woodward, 1912; н. триас Шпицбергена. Маленькие, довольно высокотелые рыбы с тупым

рылом и большими глазами. Носовые отверстия маленькие, далеко впереди. Начало спинного плавника впереди маленьких с коротким основанием брюшных. Грудной с 20 лучами, передние в проксимальной части не расчленены. Две пары табулярных костей. Лобные прямоугольные, сильно вытянуты. Suborbitalia многочисленные. Праеорегулюм маленькое, изогнутое, 7—8 лучей жаберной крышки. Озубление

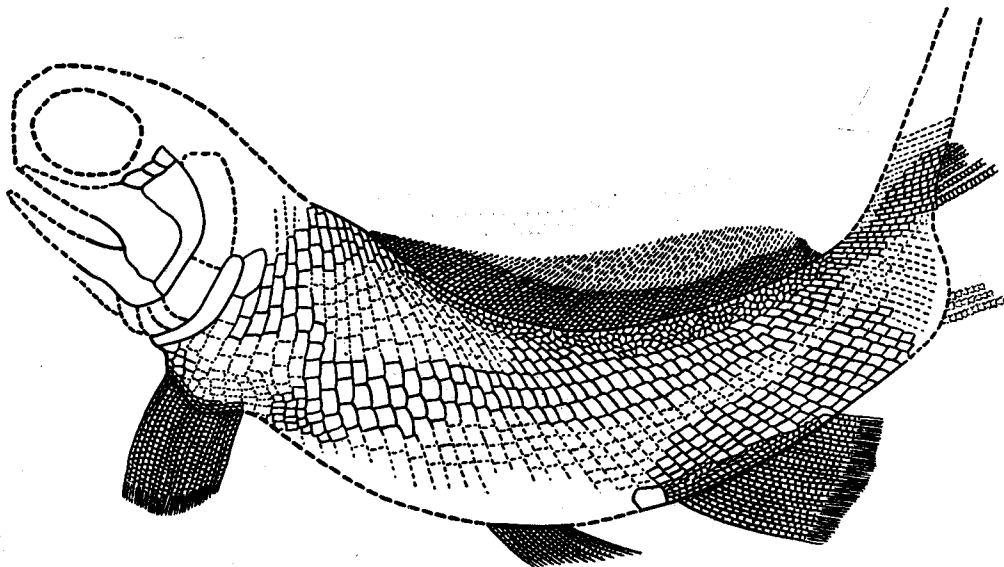


Рис. 31. *Evenkia eunoptera* Berg, реконструкция, $\times 1/3$; н. триас, Нижняя Тунгуска (Берг, 1941)

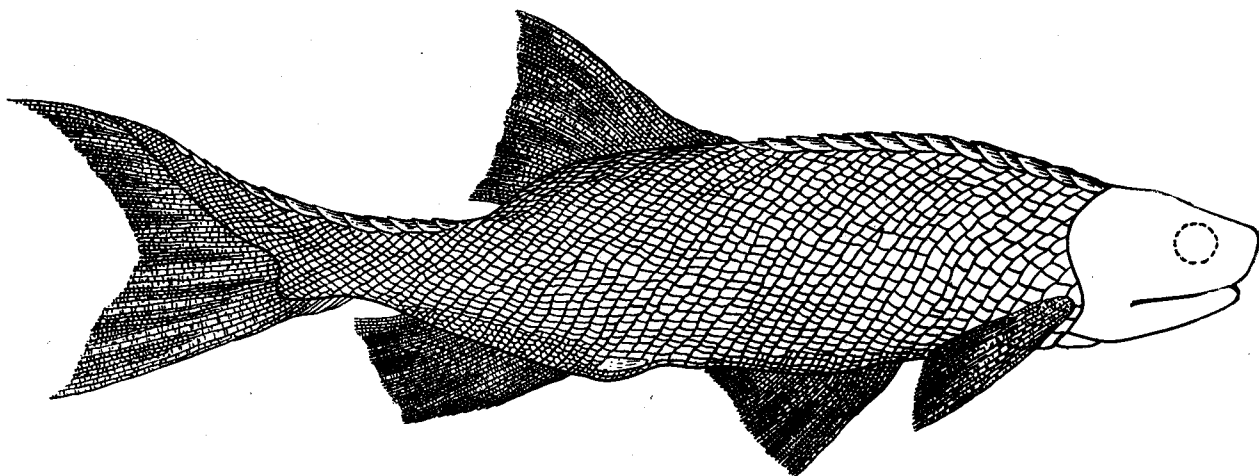


Рис. 32. *Atherstonia rasumovskyi* Chabakov, реконструкция, $\times 2/3$; в. пермь (медистые песчаники), Приуралье (Хабаков, 1928)

слабое. Кости черепа с тонкими, волнистыми, анастомозирующими гребешками. Чешуи с 11—13 гребешками, идущими косо вниз и назад (рис. 35). Несколько видов. Н. триас Шпицбергена, Мадагаскара и Гренландии.

Gyrolepis Agassiz, 1833. Тип рода — *G. albertii* Ag., 1833; ср. триас (раковинный известняк) Германии. Веретенообразной формы, разных размеров. Спинной плавник начинается чуть впереди начала очень длинного анального. Лучи грудного членисты только на вершине. Зубы сильные, клыковидные. Кости головы с тонкими гребешками. Подвесок очень скошен. Высота оперculum втрое больше ширины. На чешуях неправильные косые и изогнутые тонкие гребешки, задняя часть гладкая, с тонко зазубренным

задним краем. Немного видов. Ср.— в. триас Германии, Франции, Англии, Ирландии; сомнительные чешуи в н. триасе (ветлужский ярус) Поволжья.

Mesembroniscus Wade, 1935. Тип рода — *M. longisquamosus* Wade, 1935; ср. триас Нового Ю. Уэлса. Маленькие веретеновидные рыбы. Спинной плавник большой, начинается немного впереди брюшных. Брюшные ближе к маленькому анальному. Плавниковые лучи членисты. Фулькры на спинном, анальном и на верхнем и нижнем краях хвостового. Подвесок слегка косой. Кости черепа почти гладкие. Зубы короткие, тупые. Оперculum вдвое длиннее suboperculum. Чешуи гладкие, с точечными ямками. На боках тела пять рядов высоких чешуй. Один вид.

Dicelopyge Brough, 1931. Тип рода — *D. macrodentata* Br., 1931; ср. триас Ю. Африки. Веретеновидные рыбы с высокой и короткой головой. Парные плавники небольшие. Спинной треугольный, начинается впереди анального. Фулькры маленькие. Лучи многочисленные, тонкие, полностью расчленены. Подвесок почти прямой, зев средний. Frontalia большие, расширяются у заднего края, parietalia маленькие, квадратные. Два suborbitalia, одно dermohyale. Чешуи ромбические, обычно гладкие, передние имеют несколько косых гребешков. Задний край с маленькими ямками. Два вида. Ср. триас Ю. Африки.

Myriolepis Egerton, 1864. Тип рода — *M. clarkei* Eg., 1864; ср. — в. триас Нового Ю. Уэлса. Рыбы до 54 см длиной. Спинной плавник над промежутком между брюшными и анальным. Брюшные с широким основанием. Фулькры мелкие. Подвесок скошен. Чешуя очень мелкая, около 100 поперечных рядов. Один вид.

Apateolepis Woodward, 1890. Тип рода — *A. australis* Woodw., 1890; ср. триас Нового Ю. Уэлса. До 18 см длиной. Подвесок сильно скошен. Зубы мелкие. Спинной впереди анального, с 45 лучами, анальный с 35, грудной, с 20, брюшной с 30. Чешуя нежная, ромбическая, легко опадающая, с 2—3 косыми гребешками. Фулькр нет. Один вид.

Megapteriscus Wade, 1935. Тип рода — *M. longicaudatus* Wade, 1935; ср. триас Нового Ю. Уэлса. Небольшие рыбы с очень длинной верхней хвостовой лопастью. Начало спинного плавника почти против середины брюшных. Брюшные ближе к грудным, чем к анальному. Лучи многочисленные: в грудном — 45, в брюшном — 56, в анальном — 45, в спинном — 58. Чешуи лишь на верхней лопасти хвостового и позади анального. Один вид.

Agecephalichthys Wade, 1935. Тип рода — *A. granulatus* Wade, 1935; ср. триас Нового Ю. Уэлса. Рыбы средней величины. Подвесок косой. Зубы остро-конические. Operculum длинное и узкое, suboperculum короче и шире. Кости головы с многочисленными извилистыми гребешками и большими бугорками. Бранхиостегальные лучи многочисленны. Один вид.

Belichthys Wade, 1935. Тип рода — *B. minimus* Wade, 1935; ср. триас Нового Ю. Уэлса. Маленькие рыбы с веретеновидным телом и тупым рылом. Спинной плавник начинается позади начала брюшных, брюшные ближе к анальному, чем к грудным. Коньковые чешуи перед спинным и анальным и на верхнем крае хвостового. Маленькие фулькры на передних краях всех плавников. Подвесок косой, зев широкий.

Крыша черепа несет бугорки, роstralная часть со сложным рисунком из крупных гребешков. Чешуя мелкая, с несколькими диагональными гребешками и зубренным задним краем. Три вида. Ср. триас Нового Ю. Уэлса.

Leptogenichthys Wade, 1935. Тип рода — *L. longus* Wade, 1935; ср. триас Нового Ю. Уэлса. Маленькие рыбы с удлинённым веретеновидным телом и удлинённой головой. Плавники маленькие, с фулькрами. Спинной немного позади брюшных, брюшные ближе к анальному, чем к грудным. Плавниковые лучи полностью расчленены. Подвесок косой, зев очень широкий. Крыша черепа с бугорками и гребешками. Чешуи небольшие, с редкими гребешками и точечными ямками. Один вид.

Aneurolepis White et Moy-Thomas, 1941. Тип рода — *Urolepis macroptera* Bellotti, 1857; в. триас Ломбардии. Спинной плавник над анальным, с 40 лучами. Анальный длинный. Подвесок скошен. Зубы крупные, конические. Чешуя мелкая, сзади зубренная. Один вид.

Elpisopholis Woodward, 1908. Тип рода — *E. dunstani* Woodw., 1908; в. триас Нового Ю. Уэлса. Рыбы до 15 см, туловище голое, только впереди под боковой линией немного тонких ромбических чешуй. Вдоль боковой линии один ряд жучек. Спинной и анальный плавники длинные, по 30 лучей. Первый начинается немного впереди последнего. Брюшные с длинным основанием, 25 лучей. Плавники без фулькр. Подвесок косой. Один вид.

Scanilepis Aldinger 1935. Тип рода — *Gyrolepis dubius* Woodward, 1893; в. триас (рэт) Швеции. Спинной плавник длинный, более 75 лучей. Членики лучей со скульптурой, чешуи с небольшими гребешками. Два вида. В. триас — н. юра (рэт-лейас) Швеции и Шпицбергена.

Turseodus Leidy, 1857. Тип рода — *T. acutus* Leidy, 1857; в. триас Пенсильвании, США. Веретеновидные рыбы до 15—20 см. Длина головы почти $\frac{1}{5}$ длины тела, поперечный диаметр глаза $\frac{1}{4}$ длины головы. Чуть выступающий ростр. Грудной плавник большой, горизонтальный, с 17 расчленёнными в проксимальной половине лучами. Брюшные много меньше грудных, посредине между грудными и анальным. Спинной начинается позади начала анального, анальный с длинным основанием, равным длине головы, с 55 лучами. Подвесок косой. Есть dermohyale. Кости крыши черепа с низкими гребешками и бугорками. Operculum и suboperculum орнаментированы слабо. Чешуя с гладким задним краем и низкими диагональными, иногда ветвистыми гребешками. Космин отсутствует. Один вид.

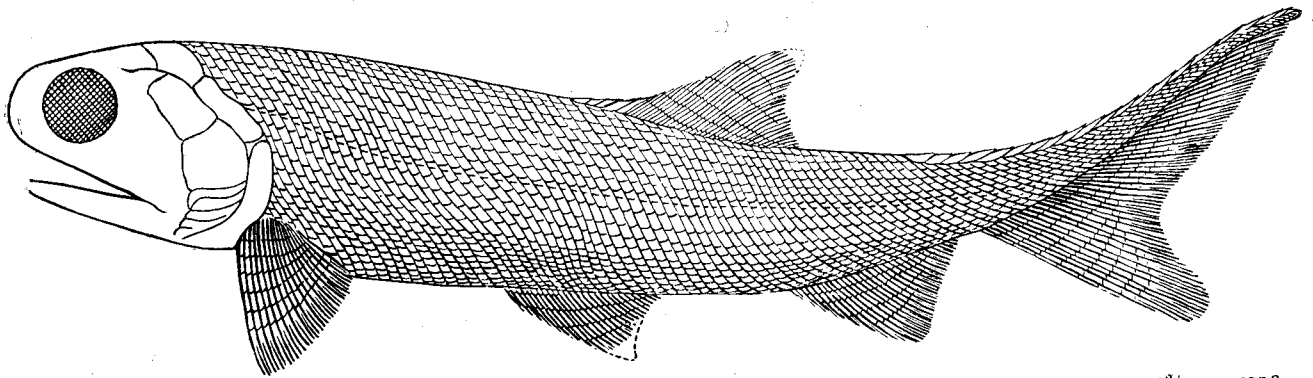


Рис. 33. *Pteroniscus turkestanensis* (Gorizdro-Kulczycka), реконструкция Л. С. Берга с изменениями, $\times 2/3$; в. юра, Ср. Азия, Каратау

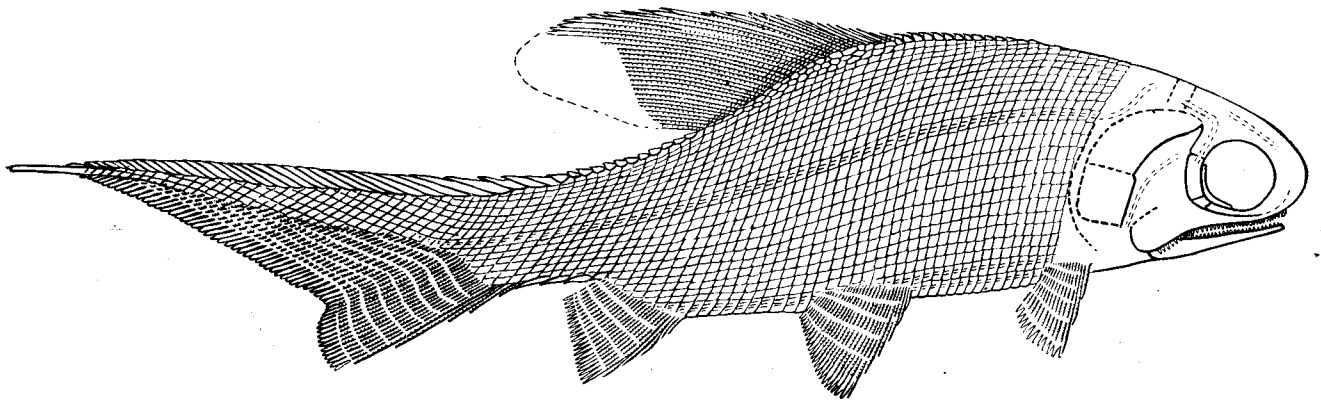


Рис. 34. *Palaeoniscinotus czekanowskii* Rohon, реконструкция, $\times 1$; ср. юра, Усть-Балей близ Иркутска (Берг, 1948)

Cosmolepis Egerton, 1858 (*Thrissonotus* Agassiz, 1844). Тип рода — *Oxygnathus ornatus* Eg., 1854; н. юра (н. лейас) Англии. Parietalia маленькие. Intertemporale отсутствует или представлено серией маленьких костей. Надглазничный канал идет в dermosphenoticum, а не в parietale. Один вид.

Pteroniscus Berg, 1956. Тип рода — *Oxygnathus turkestanensis* Gorizdro-Kulczycka, 1926; в. юра Ср. Азии (Каратау). Удлиненно-веретенообразные рыбы до 25 см длиной. Спинной плавник над промежутком между брюшными и анальным, с 22—25 развитыми лучами. Грудные с широким основанием, с 19—25 лучами, небольшой лопастью и шестью удлиненными неокостеневшими радиалиями. Брюшные с длинным основанием, около 40 лучей; в анальном 32—34. Все плавники с фулькрами, лучи членисты и ветвисты. Есть dermohyale. Suboperculum четырехугольное, меньше operculum. Под-

весок умеренно скошен. На челюстях крупные клыковидные зубы, между ними мелкие щетинковидные. Чешуя плотная, сравнительно мелкая, свыше 70 поперечных рядов. Перед спинным плавником несколько расширенных килевых чешуй (рис. 33, табл. III, фиг. 4). Один вид.

Palaeoniscinotus Rohon, 1890. Тип рода — *P. czekanowskii* R., 1890; ср. юра, Усть-Балей близ Иркутска. Небольшие (9 см) высоковеретеновидные рыбы. Начало спинного плавника (свыше 40 лучей) немного впереди вертикали переднего конца брюшных, конец чуть позади вертикали их заднего края. Брюшные с довольно широким основанием, с 30 лучами. Чешуя ромбическая, тонкая, в задней части тела округлая, около 70 поперечных рядов. От грудных к брюшным тянется с каждой стороны полоска сильно скульптурированных чешуй. На спине впереди плавника ряд расширенных чешуй (рис. 34; табл. IV, фиг. 5). Один вид.

Кроме того: *Cenechoia*, *Guaumayenia*, *Anatoia*, *Pasambaya*, *Caminchaia*, *Echentaia*, *Challaia*, Rusconi, 1946; ср. триас Мендосы, Аргентина.

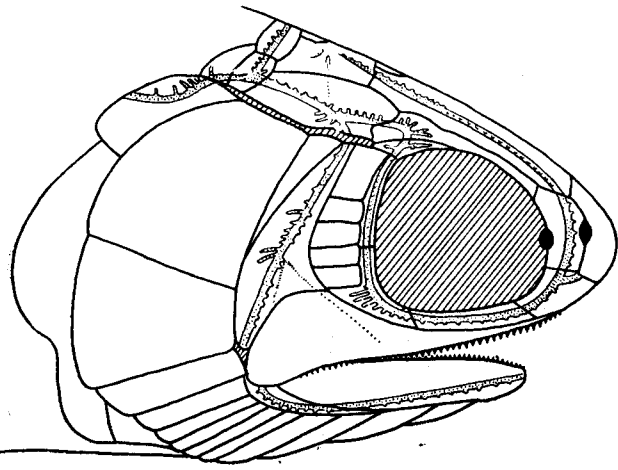


Рис. 35. *Boreosomus riveteaui* Nielsen, голова и плечевой пояс сбоку, $\times 1$; н. триас, Гренландия (Nielsen, 1942)

СЕМЕЙСТВО COSMOPTYCHIIDAE GARDINER, 1963

Голова впереди закруглена, без выступающего ростра. Antorbitalia несут зубы. Operculum больше suboperculum. Есть dermothyale, добавочная крышка и суборбитальная серия. Подвесок косой. Лучи жаберной крышки многочисленные. Спинной плавник несколько впереди анального, оба большие, треугольные. Хвостовой глубоко вырезан, неравнолопастной. Грудные с нечленистыми у основания лучами. Брюшные с длинным основанием. Все плавники с маленькими фулькрами, лепидотрихии дистально ветвисты. Зубы в два ряда: большие внутренние клыки и наружные многочисленные мелкие. Карбон.

Cosmoptychius Traquair, 1877. Тип рода — *Amblypterus striatus* Agassiz, 1835; н. карбон Шотландии. Тело высоковеретеновидное. Спинной плавник немного больше анального. В грудных два первых луча не членисты. Одна пара табулярных костей. Орбиты большие. Operculum длинное, узкое, заострено книзу, много длиннее очень узкого suboperculum. Кости головы с почти параллельными, ветвящимися и анастомозирующими гребешками. Зев широкий, зубы тесно сидящие, довольно маленькие, конические. Чешуя ромбическая, с резкими косыми гребешками. Боковые чешуи высокие. Один вид.

Watsonichthys Aldinger, 1937. Тип рода — *Elonichthys pectinatus* Traquair, 1877; н. карбон Шотландии. Большие веретеновидные рыбы. Плавники хорошо развиты. Основные лучи грудных нечленисты на $\frac{1}{3}$ длины. Анальный с длинным основанием. Задние лучи спинного и анального короткие. Две пары прямоугольных табулярных костей. Лобные впереди немного расширены. Орбиты средней величины. Operculum вдвое длиннее suboperculum и сильно наклонно. Есть antoperculum. Чешуи с легкими волнистыми гребешками параллельно длинной диагонали. Два вида. Н. карбон Шотландии; в. карбон Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО CENTROLEPIDIDAE GARDINER, 1960

Крупные рыбы с большими плавниками, без членистых лучей. Спинной над промежутком между брюшными и анальным. Фулькры хорошо развиты. Подвесок скошен. Dermothyale отсутствует. Подглазничный канал не ветвится. Чешуя грубо скульптурирована гребешками, в хвостовой части тела сзади зазубрена. Н. юра (лейас).

Centrolepis Egerton, 1858. Тип рода — *C. asper* Eg., 1858; н. юра (н. лейас) Англии. Один вид.

СЕМЕЙСТВО CANOBIIDAE ALDINGER, 1937

Мелкие рыбы с короткой головой и тупым рылом. Парные плавники с коротким основанием, остротреугольные. Все лепидотрихии членисты, дистально ветвятся. Хвостовой глубоко вырезан, неравнолопастной. Подвесок почти вертикальный. Pgaeoperculum вертикальное, не образует угла, в середине широкое, сужается к концам. Suboperculum больше operculum. Бранхиостегальные лучи обычно малочисленны. Parietale почти квадратное, frontale вдвое длиннее, клепреди сужается. Рот довольно большой. Верхняя челюсть с треугольной расширенной задней пластиной. Чешуи относительно большие, с грубой скульптурой или гладкие с маленькими порами, или с продольными гребешками. Н. карбон.

Canobius Traquair, 1881. Тип рода — *C. ramsayi* Traq., 1881; н. карбон Шотландии. Вальковатые рыбы. Плавники короткие, спинной и анальный треугольные, в задней половине тела почти друг против друга. Чешуи слабо налегающие, с гребешками, параллельными переднему краю, у передне-нижнего угла загибающимися параллельно нижнему краю, задний край их

зазубрен; сочленение типа выступа и ямки. Вдоль спины ряд увеличенных чешуй до спинного плавника и позади него (рис. 36). Шесть видов. Н. карбон Шотландии. Чешуи *S. ? cf. pulchellus* Traq., н. карбон Белоруссии.

Proteurynotus Moy-Thomas et Dyne, 1938. Тип рода — *P. traquairi* M-Th. et D., 1938;

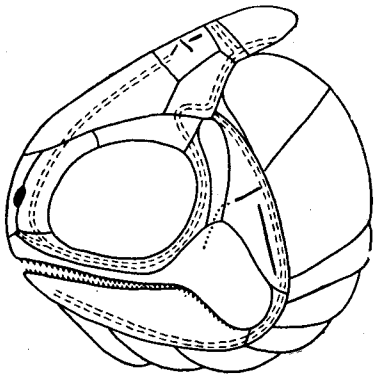


Рис. 36. *Canobius ramsayi* Траквайр, голова сбоку, $\times 1$; н. карбон, Шотландия (Мой-Томас и Дюне, 1938)

н. карбон Шотландии. Рыбы с довольно высоким телом. Спинной плавник с недлинным основанием, начинается в середине тела над задним краем брюшных. Начало анального под передней половиной спинного. Грудной хорошо развит, все лучи членисты. Фулькры большие. Лучи жаберной крышки узкие, многочисленные. Кости головы с гребешками и бугорками. Чешуи с гребешками, задний край зазубрен; боковые высокие, коньковые перед непарными плавниками и на верхней лопасти хвостового. Один вид.

Mesolepis Young, 1866. Тип рода — *M. wardi* Young, 1866; н. карбон Шотландии. Тело высоко-ромбoidalное. Грудные плавники небольшие, спинной с высоким передним краем, начинается несколько позади хорошо развитых брюшных. Анальный большой, с длинным основанием. Чешуи высокие, с бугорками, сливающимися в волнистые продольные гребешки. Зубы веретеновидно- или цилиндрико-конической формы с эллипсоидально вздутой макушкой и суженным основанием. Несколько видов. Н. карбон Великобритании.

Wardichthys Traquair, 1874. Тип рода — *W. cyclosoma* Трак., 1874; н. карбон Шотландии. Тело округлой формы. Спинной плавник небольшой, треугольный, отодвинут назад. Анальный довольно длинный. Чешуи с резко-бугристым орнаментом. Operculum меньше suboperculum. Строение головы сходно с *Mesolepis*.

Зубы грибообразные, с округло-вздутыми, сплюснутыми вершинами. Один вид.

Paramesolepis Moy-Thomas et Dyne, 1938. Тип рода — *Mesolepis tuberculata* Traquair, 1890; н. карбон Шотландии. Тело высоко-веретеновидное, голова большая. Спинной плавник с длинным основанием (вдвое большим, чем у анального), от середины тела до начала хвостового. Начало анального под задней половиной спинного. Грудные и брюшные средней величины, последние ближе к анальному, чем к грудному. Фулькры небольшие. Головные кости как у *Mesolepis*, но зубы маленькие, острые. Чешуи высокие, с бугорками. Ряд очень узких коньковых чешуй от затылка до спинного плавника и по верхнему краю хвоста. Несколько видов. Н. карбон Шотландии.

Eurynothus Agassiz, 1844 (*Plectrolepis* Ag., 1835). Тип рода — *E. crenatus* Ag., 1835; н. карбон Шотландии. Небольшие высокотельные рыбы. Контур спины резко изогнут у начала длинного спинного плавника, профиль головы — у начала орбит. Грудные плавники большие и сильно заострены. Брюшные хорошо развиты, посредине между грудными и анальным. Последний с коротким основанием, под задней частью спинного. Есть фулькры. Правильные серии округлых и тупых зубов на spleniale, dentale, maxillare и небных. Чешуи гладкие, со слабым орнаментом, сильно налегающие; в передней части тела высокие, с большим сочленовым отростком, ближе к хвосту и брюшные без отростка, хорошо развитые коньковые лишь на хвостовом стебле и верхней хвостовой лопасти. Один вид.

Benedenius Traquair, 1878 (*Benedenichthys* Traq., 1890). Тип рода — *Palaeoniscus deneensis* Beneden, 1871; н. карбон Бельгии. Рыбы с правильно овальным телом. Спинной плавник сравнительно короткий, начинается позади середины тела. Анальный короткий, треугольный, против спинного. Брюшные маленькие, близко к анальному. Два непарных ряда коньковых чешуй на спине и брюхе. Чешуи средней величины. Орбита маленькая. Operculum значительно меньше suboperculum. Один вид.

СЕМЕЙСТВО PYGOPTERIDAE ALDINGER, 1937

Веретенообразные рыбы с частично окостеневшим эндокранием. Плечевой пояс и лучи грудного плавника окостеневшие, на большом протяжении нечленистые. Анальный с довольно длинным основанием. Хвостовой глубоко вырезан и неравнолопастной. Спинной треугольный, брюшные маленькие. Парасфеноид короткий, с передним и задним восходящими отро-

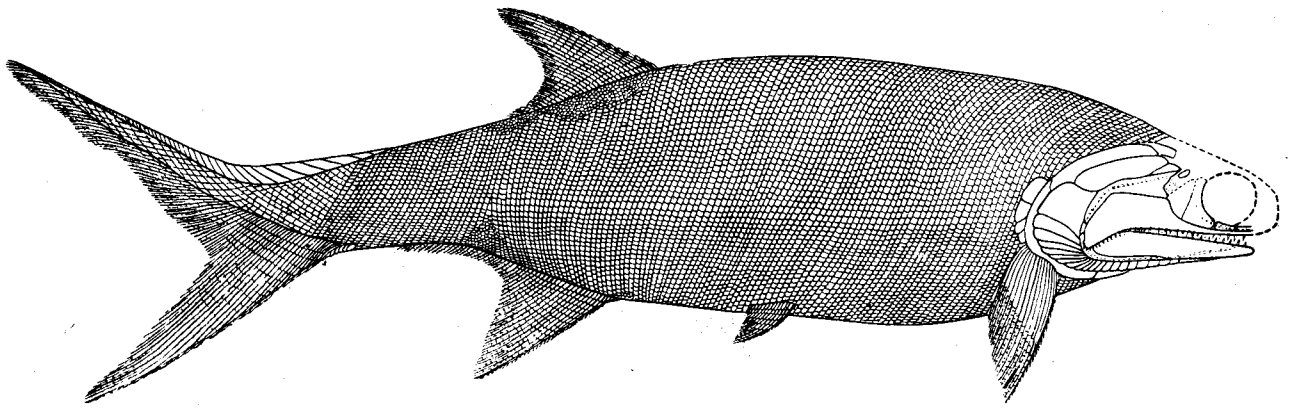


Рис., 37. *Pygopterus nielseni* Aldinger, реконструкция, $\times 2/3$; в. пермь, Гренландия (Aldinger, 1937)

стками. Два extrascapularia. Parietalia короткие. Лобные в середине чуть расширены, срединный шов прямой. Praemaxillare парное. Postrostrale большое, широкое. Dermosphenoticum доходит до середины орбиты. Два scleroticalia. Подвесок очень косой, зев большой. Maxillare с трапециевидной задней пластинкой. Praeoperculum палеонисцидного типа. Suboperculum шире operculum. Бранхиостегальные лучи многочисленные. Озубление сильное, зубы конические, слегка изогнутые. Чешуя впереди высокая, обычно с продольными гребешками, сзади ромбическая, гладкая. Коньковые чешуи непосредственно перед спинным и хвостовым плавниками. Н. карбон — в. пермь.

Nematoptychius Traquair, 1875. Тип рода — *Pygopterus greenockii* Agassiz, 1844; н. карбон Шотландии. Небольшие рыбы с удлинненным телом. Спинной плавник далеко назад, почти против анального, оба треугольны, средней величины. В грудных основные лучи нечленисты у основания. Все плавники с фулькрами, лепидотрихии дистально ветвятся. Голова с рстром. Орбиты относительно маленькие, с кольцом склеротики. Operculum длинное, узкое. Dermohyale и дополнительной крышки нет. Кости крыши черепа с гребешками и бугорками. Внутренний ряд редко посаженных, крупных, конических клыков и внешний — мелких многочисленных зубов. Чешуи мелкие, слабо налегающие, на боках узкие и высокие, с тонкими, густыми, нитеобразными гребешками. Один вид.

Pygopterus Agassiz, 1833. Тип рода — *P. humboldti* Ag., 1833; в. пермь (медистые сланцы) Германии. Средней величины, веретеновидной формы. Анальный плавник длинный, спереди высокий, сзади низкий; лучи грудного членисты дистально. Чешуи некрупные, тонкие, гладкие или со слабыми гребешками; у некоторых видов на боках без космина и ганойна,

у оснований спинного и анального плавников многочисленные мелкие чешуи. Зубы в два ряда — мелкие лабиальные и крупные лингвальные. Praeoperculum изогнуто под углом 115° . Есть symplecticum. Заднее infraorbitale очень высокое. Кости головы с бугорками или короткими гребешками (рис. 37). Около пяти видов. В. пермь Англии, Германии и Гренландии; триас Германии и Шпицбергена; сомнительные чешуи из казанского яруса Поволжья.

СЕМЕЙСТВО ACROLEPIDIDAE ALDINGER, 1937

Веретеновидные рыбы до двух метров длиной. У древних форм эндокраний полностью окостеневший, лучи грудного плавника в проксимальной части нечленисты. Брюшные плавники обычно маленькие, непарные у древних большие, у поздних небольшие. Хвостовой глубоко вырезан, неравнолопастной, у поздних равнолопастной и укороченно-гетероцеркный. Парасфеноид короткий. Многочисленные табулярные кости сильно варьируют. Теменные маленькие, лобные длинные. Четыре scleroticalia. Подвесок у древних косой, у более поздних почти вертикальный. Позади dermohyale может быть много antopercularia. Operculum уже suboperculum, у более поздних шире. Кости крыши черепа с отчетливой скульптурой. Озубление у карбоновых сильное, в два ряда, у поздних слабое или редуцировано. Чешуи довольно крупные, обычно с крупными гребешками, задний край зазубрен или гладкий, коньковые вдоль спины или перед непарными плавниками. Карбон — триас.

Mesonichthys Gardiner, 1963. Тип рода — *Elonichthys aitkeni* Traquair, 1886; н. карбон Англии. Длина головы — $1/5$ общей длины, наибольшая высота — $1/4$. Спинной плавник чуть

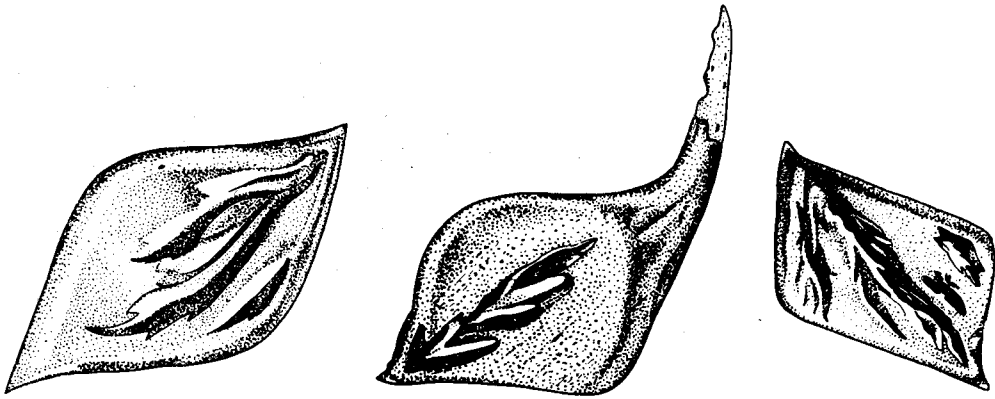


Рис. 38. *Acrolepis rhombifera* Eichwald, боковые чешуи, $\times 20$; в. пермь, Приуралье (Хабаков, 1924)

вперед анального, оба треугольны, равны по величине. Грудные длинные, основные лучи нечленисты в проксимальной трети; брюшные

параллельными гребешками, редко ветвящимися и сливающимися. Один вид.

Reticulolepis Westoll, 1934. Тип рода — *Palaeoniscus exsculptus* Kurtze, 1839; в. пермь Германии. Крупные рыбы. Спинной плавник большой, с длинным основанием. Фулькры маленькие или отсутствуют. Лучи мелко-членисты. Членики с бугорками и гребешками. Боковые чешуи высокие, с многочисленными тонкими, извилистыми диагональными гребешками. Один вид.

Acrolepis Agassiz, 1833. Тип рода — *A. sedgwicki* Ag., 1833; в. пермь (мергелистый сланец) Англии. Крупные рыбы. Чешуи сильно налегающие, обычно с грубыми косыми гребешками, сзади не зазубрены. Подвесок умеренно скошен. Operculum маленькое, одно dermothyale; многочисленные лучи жаберной крышки. Зубы конические. Кости головы с грубой скульптурой из бугорков и ребрышек (рис. 18, 38, 39, табл. II, фиг. 3). Несколько видов. В. пермь Англии, Бельгии, Германии, Приуралья, Тунгусского бассейна; карбоновые и триасовые виды сомнительны.

Acropholis Aldinger, 1937. Тип рода — *A. stensioi* Ald., 1937; в. пермь Гренландии и Приуралья. Как *Acrolepis*, но табулярные более многочисленные (семь и более), несколько antopercularia, чешуи менее налегающие, зубы с закругленной верхушкой, частично ребристые (рис. 40). Один вид.

Plegmolepis Aldinger, 1937. Тип рода — *P. kochi* Ald., 1937; в. пермь Гренландии. Рыбы до 1 м длиной. Озубление слабое, несколько цилиндрических зубов высотой до 2,5 см, преобладают маленькие полушаровидные. Чешуи довольно сильно налегающие, с гребешками, почти параллельными диагонали, иногда сливающимися, наиболее крупными внизу. Табулярные и antopercularia позади dermothyale мно-

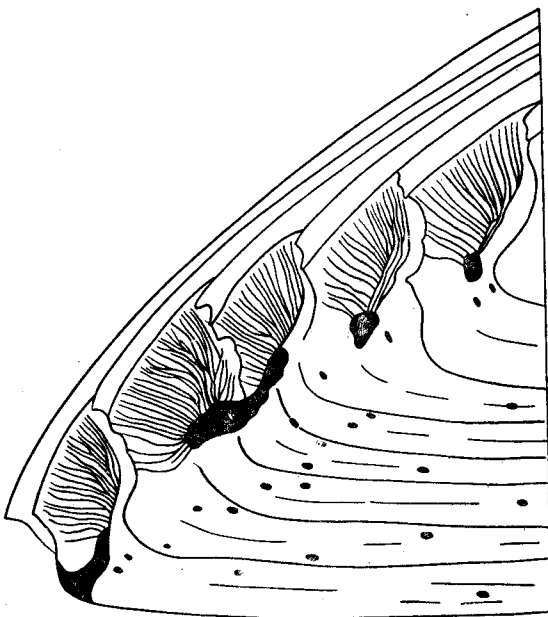


Рис. 39. *Acrolepis*, вертикальный шлиф свободного края чешуи, $\times 160$ (Gross, 1935)

с длинным основанием. Все плавники с фулькрами, лепидотрихии дистально ветвятся. Рыло закруглено, не вытянуто в ростр. Подвесок косой. Operculum вдвое больше suboperculum. Орбиты большие, с развитым кольцом склеротики. Dermothyale есть, добавочная крышка отсутствует. Суборбитальные кости имеются. Кости крыши черепа и щеки с гребешками. Зубы в два ряда: большие конические и мелкие, тесно посажены. Чешуи ромбические, с косыми

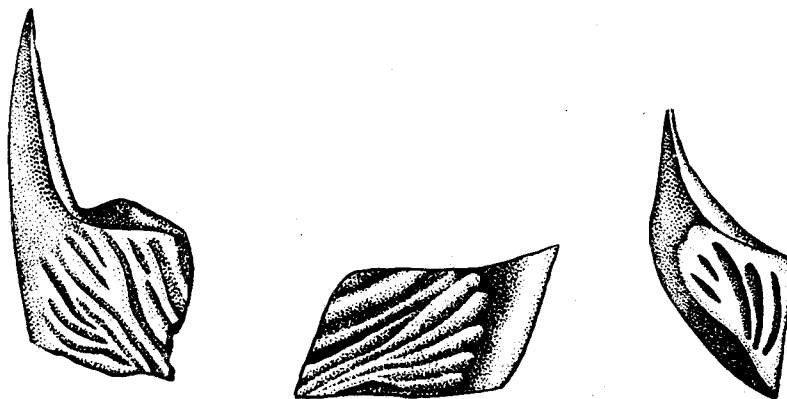


Рис. 40. *Acropholis?* sp., боковые чешуи, $\times 4$; в. пермь, Приуралье (Кротов, 1904)

гочисленные. Швы крыши черепа сложнее, чем у *Acrolepis* и *Acropholis*. Два вида. В. пермь Гренландии.

Acrorhabdus Stensiö, 1921. Тип рода — *A. bertili* St., 1921; н. триас Шпицбергена. Маленькие и средней величины рыбы. Спинной плавник против брюшных. Грудные и брюшные слабо развиты, брюшные посредине между грудными и анальным. Последний небольшой, далеко позади спинного. Лучи всех плавников, кроме двух-трех передних в грудном, мелкочленисты. Фулькры маленькие. Нютомандибуларе косое, с большим оперкулярным отростком. Лучи жаберной крышки не очень многочисленны. Задняя часть энтоптеригоида представлена отдельными пластинками. Праеорегскулум широкое, треугольное; оррегскулум большое, высокое; суборрегскулум маленькое, низкое. Покровные кости с тонкими, короткими продольными гребешками. Чешуи довольно сильно налегающие, передние боковые — высокие, к хвосту, спине и брюху уменьшаются. Задний край незазубренный. Скульптура из длинных гребешков и коротких между ними в задней части чешуи. Есть *symplecticum*, *urohyale* и гулярная пластинка. Три вида. Н. триас Шпицбергена.

Hyllingea Aldinger, 1935. Тип рода — *H. swanbergi* Aldinger, 1935; в. триас (рэт) Швеции. Крупные рыбы. Все плавники большие, лучи не членисты, по крайней мере проксимально, членики со скульптурой. Грудные с длинным основанием. Брюшные закруглены, основание немного короче основания анального. Внутренний скелет последнего из костных базалий и радиалий. Есть миодом. Верхняя челюсть длинная, с низкой задней пластинкой. Праеорегскулум сильно изогнуто. Оррегскулум вдвое больше суборрегскулум. Лучи жаберной крышки многочисленны (25), первый очень большой и широкий, остальные узкие, длинные. Кости черепа с развитыми прямыми или извилистыми гребеш-

ками. Чешуи ромбические, крупные, толстые, сильно налегающие, с отчетливыми диагональными гребешками. Один вид.

СЕМЕЙСТВО ELONICHTHYIDAE ALDINGER, 1937

Средней величины веретеновидные рыбы с широкой спиной. Плавники хорошо развиты. Лучи у древних полностью членисты, у более поздних в грудном проксимально нечленисты. Парные короткие. Теменные и лобные кости длинные, с боковым отростком в середине. Подвесок косой или очень косой. Лучи жаберной крышки многочисленны. Озубление хорошо развито. Чешуи довольно высокие, с развитыми диагональными гребешками. Ряд коньковых чешуй от головы до хвоста и другой от анального до хвостового. Н. карбон — пермь.

Ganolepis Woodward, 1893. Тип рода — *G. gracilis* Woodw., 1893; н. карбон Минусинской впадины. Рыбы до 6 см длиной. Подвесок скошен. На rostrale зубы. На postrostrale покрыты ганоином выступы, имитирующие зубы. На челюстях клыкообразные зубы. Кости головы сплошь покрыты полосками скульптуры. Плавники короткие, с фулькрами; спинной над промежутком между брюшными и анальным. Чешуя крупная, толстая, обычно сзади зазубренная, с горизонтальными или косыми гребешками, загибающимися параллельно переднему краю; на боках высота чешуй лишь немного больше их длины; на спине непарный ряд килевых чешуй (рис. 16 б, 41, 42; табл. I, фиг. 1, Два вида. Н. карбон Минусинской впадины.

Elonichthys Giebel, 1848. Тип рода — *E. germari* Gieb., 1848; ср. карбон Саксонии. Подвесок сильно скошен. Зубы конические, в два ряда: внешний из мелких, внутренний из клыко-

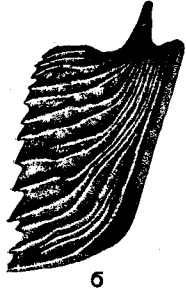
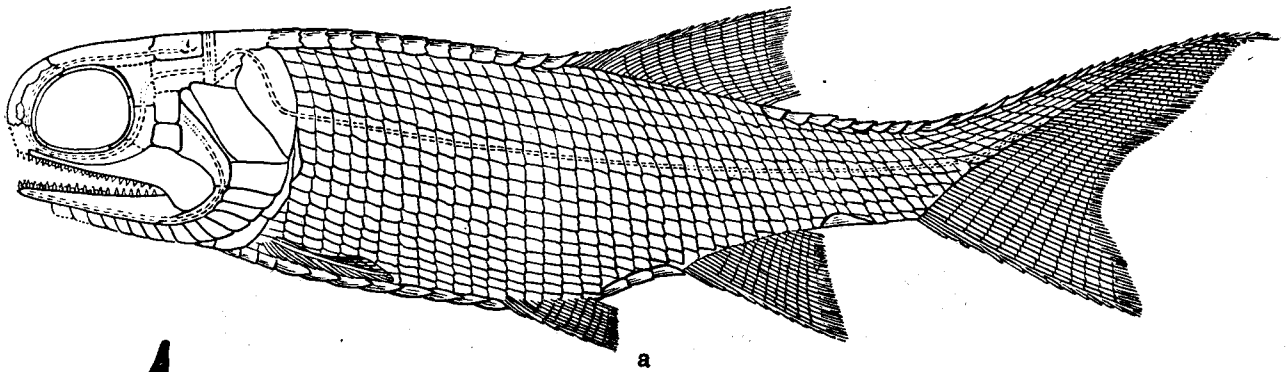


Рис. 41. *Ganolepis gracilis* Woodward

а — реконструкция, $\times 2$; б — боковая чешуя, $\times 6$; н. карбон (быстринская свита), Минусинская котловина (Берг, 1958)

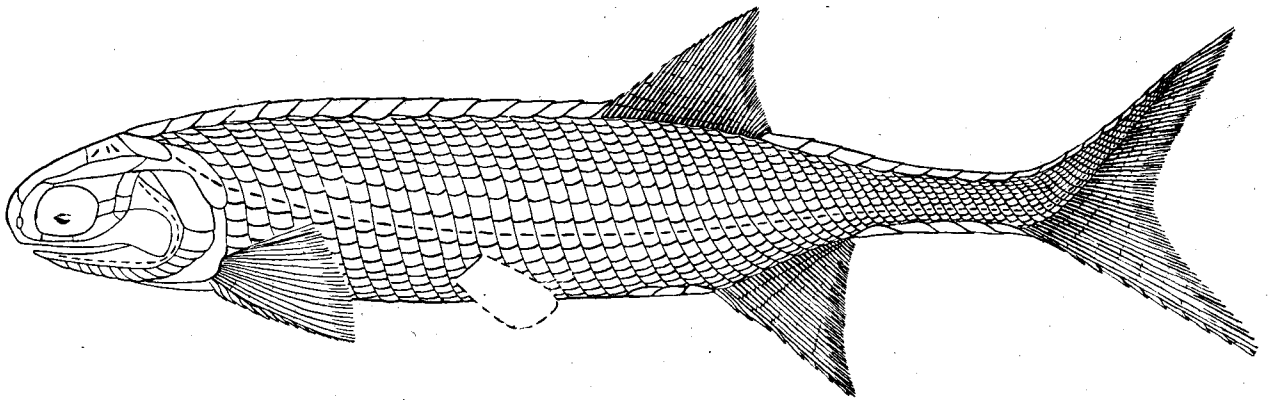


Рис. 42. *Ganolepis longicauda* Matveeva, реконструкция $\times 2,3$; н. карбон (быстринская свита), Минусинская котловина (Матвеева, 1958)

видных. Плавники высокие, лучи дистально ветвятся. Лучи грудных членистые. Спинной над промежутком между брюшными и анальным. Брюшные с коротким основанием. Чешуя слегка налегающая, с косо идущими гребешками и хорошо развитой сетью каналов в косминовом слое (рис. 43). Много видов. Карбон — пермь Европы, Гренландии, Австралии, С. Америки, Ю. Африки, СССР? (Приуралье, Кузбасс, Зайсанская котловина); часть видов несомненно будет отнесена к другим родам.

Gonatodus Traquair, 1877. Тип рода — *Amblypterus punctatus* Agassiz, 1835; н. карбон Шотландии.

Рыбы средней величины, тело иногда высокое. Грудные плавники прикреплены косо. Основание брюшных короткое. Спинной и анальный длинные. Спинной отодвинут назад, анальный начинается против его середины. Чешуя ромбическая, с гребешками и точечными ямками, иногда гладкая. Подвесок не очень косо. Operculum в два раза больше квадратного suboperculum. Есть среднее gulage. Зубы на верхней и нижней челюстях S-образные. Нет мощных зубов на spleniale. Три вида. Н. карбон Шотландии.

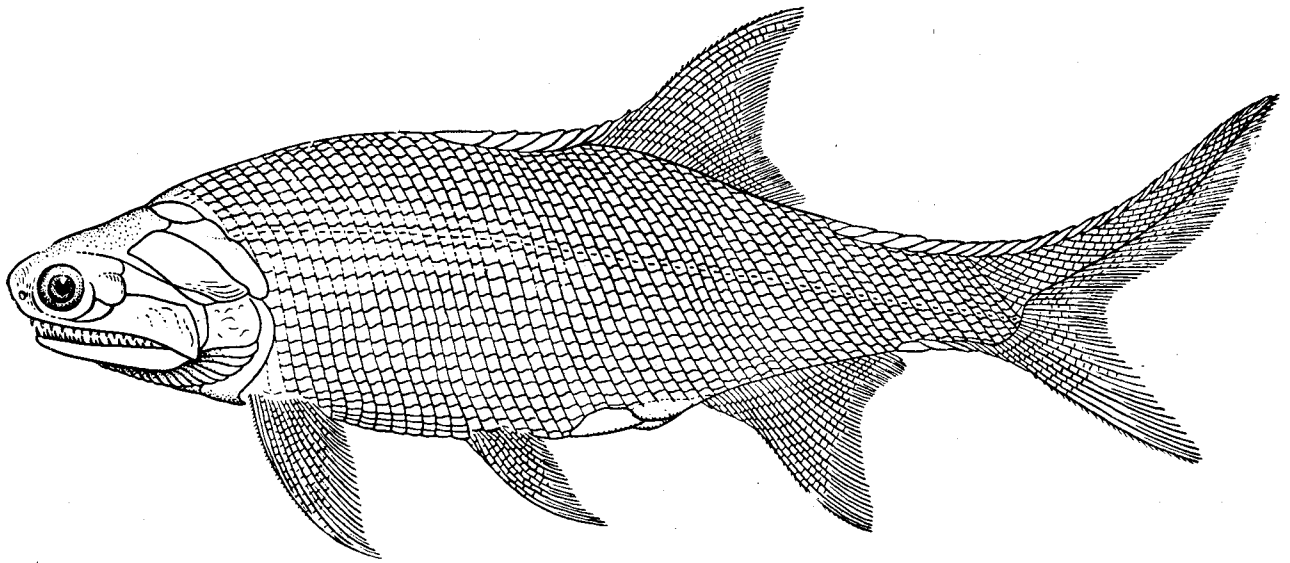


Рис. 43. *Elonichthys robisoni* Traquair, реконструкция, $\times \frac{3}{4}$; н. карбон, Шотландия (Traquair, 1913)

Drydenius Traquair, 1890. Тип рода — *D. insignis* Traq., 1890; н. карбон Шотландии. Рыбы до 10 см длиной. Спинной плавник почти посередине между брюшными и анальным. Все плавники с фулькрами. Челюсти с одним рядом маленьких, тесно сидящих зубов. На внутренней поверхности *spleniale* группа больших изогнутых зубов. Чешуи ромбические, гладкие; боковые с зазубренным задним краем, к концу тела зазубренность исчезает. Два вида. Н. карбон Шотландии.

СЕМЕЙСТВО COMMENTRYIDAE GARDINER, 1963

Рыбы до 23 см длиной. Спинной плавник начинается позади анального. Лучи грудных ветвисты. Брюшные с 14—23 лучами. Подвесок скошен. В. карбон.

Commentrya Sauvage, 1889 (*Elaveria* Sauv., 1889). Тип рода — *C. traquairi* Sauv., 1889; в. карбон Франции. Один вид.

СЕМЕЙСТВО RHABDOLEPIDIDAE GARDINER, 1963

Тело веретеновидное. Спинной плавник начинается впереди анального. Последний немного больше первого. Хвостовой мощный, глубоко вырезан, неравнолопастной. Парные большие, брюшные меньше грудных, начинаются посередине между последними и анальным. Все плавники с фулькрами на переднем крае, лучи членисты, дистально ветвисты. Голова с ростром, подвесок косой, склеротикальное кольцо тон-

кое. Operculum длинное, узкое. Между ним и suboperculum одна или две самостоятельных дополнительные крышки ромбовидной формы. Суборбитальная серия есть. Лучи жаберной крышки многочисленны. Кости крышки черепа с бугорками, остальные — с гребешками. Чешуи маленькие, с неправильными, тонкими, косыми гребешками, на боковых 3—4 гребешка параллельны нижнему краю. Пермь.

Rhabdolepis Troschel, 1857. Тип рода — *Palaeoniscum macropterum* Bronn, 1829; н. пермь Рейнской обл. Рыбы средней величины. Длина головы почти равна наибольшей высоте тела и в 4,5 раза меньше общей длины его. Спинной и анальный плавники большие, треугольные, с вытянутым задним краем. Перед ними по три коньковых чешуи. Передние чешуи с зазубренным задним краем. За спинным плавником ряд коньковых чешуй, идущих на верхнюю лопасть хвоста. Два вида.

СЕМЕЙСТВО AMBLYPTERIDAE ROMER, 1954

Тело обычно вальковатое. Спинной плавник часто начинается несколько впереди анального, оба большие, треугольные, почти равны по величине. Парные большие или средней величины. Все плавники с фулькрами, лепидотрихии членисты, дистально ветвятся. Подвесок почти вертикальный, ростр развит слабо. Operculum большое suboperculum. Есть *dermothyale* и суборбитальная серия костей. Лучи жаберной крышки немногочисленные. Зубы обычно маленькие. В. карбон — пермь.

Paramblypterus Sauvage, 1888 (*Amblypterus*, *Geomichthys*, *Cosmopoma* Sauv., 1889). Тип рода — *Palaeoniscus decorus* Egerton, 1850; в. карбон Франции. Рыбы до 37 см длиной. Начало спинного плавника заметно впереди начала анального. Спинной с 35—38 лучами, анальный с 40—42, грудные и брюшные по 20. При основании спинного и анального мелкие, неправильно разбросанные чешуи. Поперечных рядов чешуй 46, вдоль средней линии спины ряд увеличенных. Один вид.

Amblypterus Agassiz, 1833 (*Aedua*, *Archeoniscus* Sauvage, 1891). Тип рода — *A. latus* Ag., 1833; н. пермь Рейнской обл. Брюшные ближе к анальному, чем к грудным. Ростр небольшой, кольцо склеротики тонкое. Скелет пояса передней конечности окостеневал, есть окостеневший мезоорактоид. *Oreosculum* почти вдвое больше *suboreosculum*. Зубы маленькие, в один ряд. Кости крыши черепа с грубыми гребешками. Чешуи большие, гладкие, на самых передних бывают тонкие полоски (табл. II, фиг. 4; табл. III, фиг. 1). Ряд видов. Н. пермь Франции, Рейнской обл., Чехии, Кашмира; из в. перми (медистые песчаники казанского яруса) Приуралья описано несколько видов, частью под названием *Palaeoniscus* (*A. orientalis* Eichwald, *P. tuberculatus* Eichwald, *A. curtus* Krotov).

Amblyptera Berg, 1940. Тип рода — *Palaeoniscus costatus* Eichwald, 1860; в. пермь (казанский ярус) Каргалы, Приуралье. Небольшие рыбы. Тело веретеновидное. Спинной плавник длинный, около 50 лучей, в анальном около 20. Под спинным и над передней половиной анального неправильно разбросанные мелкие округлые чешуи. Анальный начинается под задней третью спинного. Грудные с крупной лопастью, покрытой мелкими округлыми чешуями; около 30 нечленистых лучей. На нижней лопасти хвостового крупные фулькры. Три коньковых чешуи перед спинным плавником, за ним — ряд чешуй. Чешуи с нежными продольными гребешками, у боковых высота больше длины. Один вид.

СЕМЕЙСТВО HOLURIDAE BERG, 1940

Верхняя лопасть хвоста на уровне туловища (не загибается вверх). Хвостовой плавник не выемчатый или слегка выемчатый. Спинной длинный, закруглен, либо треугольный. Анальный длинный. Фулькры малы или отсутствуют. Лучи плавников членисты, на концах могут ветвиться. *Oreosculum* маленькое, равно или немного больше *suboreosculum*. Вдоль спины ряд непарных увеличенных чешуй. Н. карбон — н. пермь.

Holurus Traquair, 1881. Тип рода — *H. parki* Traq., 1881; н. карбон Шотландии. Небольшие

рыбы с вальковатым телом. Спинной и анальный плавники закруглены, первый начинается позади середины тела, второй под передней половиной спинного. Хвостовой без лопастей, с прямым краем, непарный ряд увеличенных чешуй на спине. Фулькр нет. Зубы маленькие. Подвесок косой, зев широкий (рис. 44). Один вид.

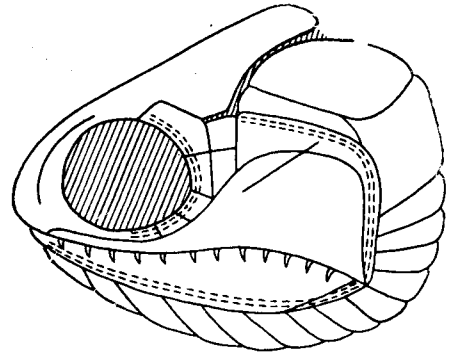


Рис. 44. *Holurus parki* Traquair, реконструкция головы сбоку, $\times 2$; н. карбон, Шотландия (Mou-Thomas a. Дупе, 1938)

Styracopterus Traquair, 1890. Тип рода — *Holurus fulcratus* Traq., 1881; н. карбон Шотландии. Очень сходен с *Holurus*, но задний край чешуй зазубрен, чешуи непарного спинного ряда с менее развитыми гребешками; плавниковые лучи более густо членисты. Один вид.

Fouldenia White, 1927. Тип рода — *F. ottadinica* Wh., 1927; н. карбон Англии. Небольшие веретеновидные рыбы. Плавники хорошо развиты, с утолщенным передним лучом, лучи многочисленные, дистально ветвятся. Спинной начинается над брюшными или слегка впереди. Лучи спинного и анального постепенно увеличиваются. Хвостовой слегка выемчатый. Позади брюшных непарный ряд чешуй. Зев маленький. Расширенная часть верхней челюсти треугольная. Кости головы с гребешками и бугорками. Один вид.

Holuroopsis Berg, 1947. Тип рода — *H. yavor-skyi* Berg, 1947; н. пермь (кузнецкая свита) Кузнецкого бассейна. Рыбы до 11 см длиной. Тело веретеновидное. Лучи всех плавников крупночленисты. Спинной длинный, около 80 лучей, над анальным. Анальный и брюшные длинные. Непарные с постепенно увеличивающимися в высоту передними лучами. Первый луч грудного проксимально утолщен. Чешуи с несколькими продольными валиками, под спинным и над анальным частично легко спадающие; ряд увеличенных килевых от затылка до спинного плавника и за последним. Кости головы со скульптурой из валиков. Сильные конические

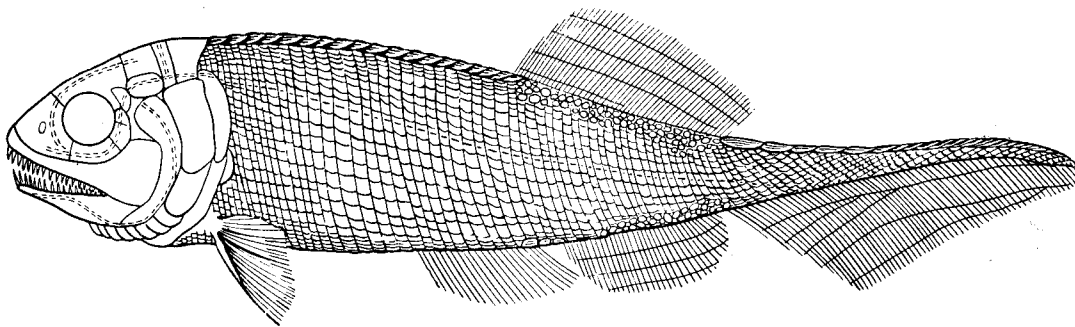


Рис. 45. *Holuropsis yavorskyi* Berg, реконструкция, $\times 1$; в. пермь (верхи кузнецкой свиты), Кузнецкий бассейн (Берг, 1947)

зубы. Верхняя половина праеорегулиум наклонена вперед. Надглазничный канал слепо оканчивается на теменной кости. Рыло почти не выступает (рис. 45; табл. IV, фиг. 3). Один вид.

Disichthys Groom, 1913. Тип рода — *D. kimberleyensis* Groom, 1913; н. пермь Ю. Африки. Рыбы до 13 см длиной. Спинной над анальным. В спинном — 26 лучей, в анальном — 20, в брюшном — 18. Хвост как у *Holurus*. Подвесок вертикальный. Чешуя с закругленным задне-нижним углом. Один вид.

СЕМЕЙСТВО CORNUBONISCIDAE WHITE, 1939

Мелкие большеголовые рыбы с большими глазами и почти вертикальным подвеском. Грудные плавники большие, ластообразные,

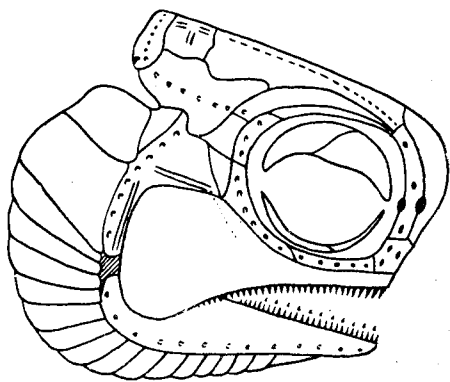


Рис. 46. *Cornuboniscus budensis* White, реконструкция головы сбоку, $\times 4,5$; н. карбон (кулъм), Англия (White, 1939)

с лопастью, покрытой чешуей, заключающей 11—12 палочковидных радиалей. Хвостовой неравнолопастной, с длинным узким стеблем и широко расставленными средними лучами. Фулькр нет. Праеорегулиум как у Palaeoniscidae. Два верхних scleroticalia широкие. Н. карбон.

Cornuboniscus White, 1939. Тип рода — *C. budensis* Wh., 1939; н. карбон (кулъм) Англии (рис. 46). Один вид.

СЕМЕЙСТВО TRISSOLEPIDIDAE FRITSCH, 1893

(*Gymnoniscidae* Berg, 1936)

Тело удлинненное. Число лучей в спинном плавнике соответствует числу радиалей, в анальном в передней части на каждом radiale по два луча, в задней — по одному. Тела позвонков окостеневшие, в виде полых цилиндров. У молодых тело голое, у взрослых с тонкой ромбической чешуей средней величины (34 поперечных ряда), только за грудными несколько округлых чешуй. Н. пермь.

Sceletophorus Fritsch, 1893 (*Gymnoniscus* Berg, 1936). Тип рода — *S. biserialis* Fr., 1893 (*Phanerosteon pauper* Fr., 1894); н. пермь (газовые угли) Чехии. Небольшие рыбы, спинной плавник несколько впереди начала анального, с 18 лучами, из них 10 членисты и дистально ветвисты. В анальном 25 лучей. Брюшные выдвинуты далеко вперед, грудные заходят за их начало и имеют не менее 16 лучей. Подвесок вертикальный. Один вид.

Sphaerolepis Fritsch, 1893 (*Trissolepis* Fritsch, 1893). Тип рода — *S. kounoviensis* Fr., 1893; н. пермь Чехии. Рыбы до 10 см длины. Фулькр нет. Спинной плавник начинается на середине тела, брюшные и анальный с длинными основаниями. Чешуи в задней части тела циклоидные, в передней — ктеноидные. Вдоль боковой линии 24 чешуи. Один вид.

СЕМЕЙСТВО AEDUELLIDAE ROMER, 1945

Праеорегулиум узкое, вертикальное. Maxillare сзади слабо расширено. Рот почти конечный. Надглазничный канал переходит на

dermopteroticum. В передней части тела есть спинной канал. Праемаксиллярии отсутствуют. По два луча жаберной крышки с каждой стороны, одна непарная гулярная пластинка. Н. пермь.

Aeduella Westoll, 1937. Тип рода — *Palaeoniscus blainvillei* Agassiz, 1833; н. пермь Франции. Маленькие веретенovidные рыбы с короткой и широкой головой без выступающего рыла. Грудные плавники с небольшой лопастью. Брюшные ближе к грудным, чем к анальному. Спинной над пространством между брюшными и анальным, впереди него несколько больших непарных чешуй. Анальный небольшой, начинается под концом спинного. Оперculum немного больше suboperculum. Озубление слабое, зубы цилиндрические или конические. Один вид.

Westollia White et Moy-Thomas, 1940. Тип рода — *Lepidopterus crassus* Pohlig, 1892; н. пермь (красный лежень) Тюрингии. Рыбы до 25 см длиной. Плавники как у *Aeduella*, но брюшная лопасть хвостового короче, а грудной несколько отодвинут назад. Подвесок вертикальный. Зубы маленькие. Оперculum больше suboperculum. В брюшном 11 лучей, в спинном — 31, в анальном — 28. Один вид.

СЕМЕЙСТВО BIRGERIIDAE ALDINGER, 1937

Тело, за исключением верхней лопасти хвоста и нежных трубочек вокруг боковой линии, голое. С каждой стороны два носовых отверстия:

одно у переднего края глазницы, другое между nasale и postrostrale. Праемаксиллярие непарное. Теменные кости разделены лобными. Эндокраний с отдельными окостенениями (basioccipitale, prootico-opisthoticum, autosphenoticum, sphenoidium). Миодом слабо развит. Парасфеноид простирается далеко назад. Триас. Семейство имеет черты сходства с Acipenseridae.

Birgeria Stensiö, 1919 (*Xenastes* Jordan, 1907, nom. dub.). Тип рода — *Saurichthys mougeoti* Agassiz, 1834; ср. триас (раковинный известняк) Германии. Крупные рыбы до 2 м длиной, с низкой и широкой головой, большим ртом, косым подвеском. Непарные плавники сильные. Спинной и анальный большие (более 50 лучей). Последний начинается под задней частью первого. Внутренний скелет спинного с окостенениями проксимальных и средних сегментов. Брюшные с длинным основанием (около 50 лучей). Все лучи нечленисты проксимально. Фулькры неизвестны. Maxillare палеонисцидного типа, с зубообразными бугорками. Озубление хорошо развито: зубы заостренные, конические, с вертикальными полосками, крупные и мелкие. Pterygoideum и mixisogonoideum с зубами. Есть хорда. В хвостовой части невральные и гемальные дуги окостеневают. Чешуя лишь на верхней лопасти хвоста. Боковая линия окружена тонкими костными пластинками (рис. 47; табл. III, фиг. 3). Ряд видов. Триас Шпицбергена, В. Гренландии, Италии, Калифорнии, Мадагаскара, С.-В. Сибири.

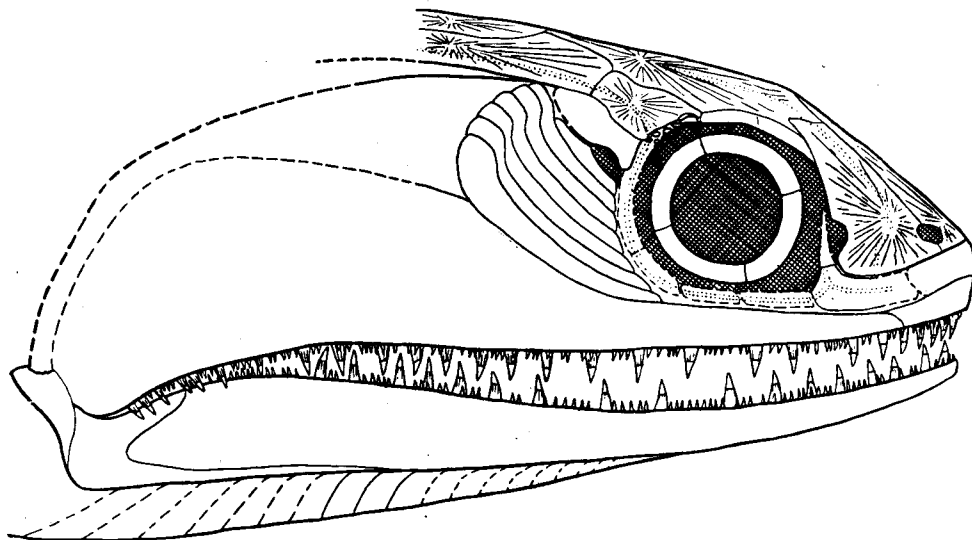


Рис. 47. *Birgeria groenlandica* Stensiö, реконструкция головы сбоку, $\times 1$; н. триас, В. Гренландия (Stensiö, 1932)

?*Psilichthys* Hall, 1900. Тип рода — *P. selwini* Hall, 1900; триас Австралии. Длина до 50 см. Спинной и анальный плавники довольно длинные, первый начинается впереди второго. Окостеневшие радиалии спинного в два ряда. Один вид.

СЕМЕЙСТВО PTYCHOLEPIDIDAE
BROUGH, 1939

Маленькие и средней величины рыбы с веретенообразным телом. Хвостовой плавник гемигетероцеркный. Спинной начинается впереди

СЕМЕЙСТВО COCCOLEPIDIDAE
BERG, 1940

Как *Palaeoniscidae*, но окостеневают только один ряд спинных радиалий. Число лучей в спинном и анальном плавниках несколько больше числа радиалий. Чешуя тонкая, округлая, с ганоиновыми бугорками. Н. юра — н. мел.

Coccolepis Agassiz, 1844. Тип рода — *C. bucklandi* Ag., 1844; в. юра (литографские сланцы) Баварии. Мелкие (6—8 см) или средние (35 см) веретеновидные рыбы. Плавники большие или

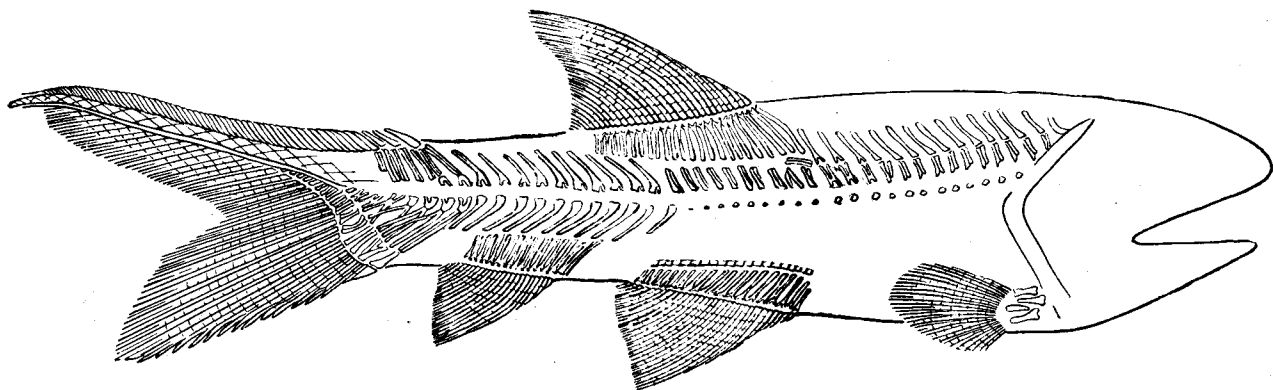


Рис. 48. *Coccolepis aniscowitchi* Gorizdro-Kulczycka, реконструкция Л. С. Берга, $\times 2$; в. юра, Ср. Азия, Каратау

брюшных. Плавниковые лучи членисты на конце, дистально ветвисты, близко друг к другу. Между orbitой и frontale одна или несколько удлиненных костей. Челюсти палеонисцидного типа. Operculum больше suboperculum. Praeoperculum вертикальное, у поздних видов под postorbitalia. Нет interoperculum. Чешуя из изопедина, космина и ганоина. Есть фулькры и supra-maxillare. Семейство близкое к отряду Perleida. Ср. триас — н. юра (лейас).

Ptycholepis Agassiz, 1832. Тип рода — *P. bolvensis* Ag., 1832; н. юра (в. лейас) Вюртемберга. Острый выступающий ростр. Грудные плавники значительно больше брюшных. Спинной и анальный треугольные. Первый против брюшных, последний маленький и далеко позади. Praeoperculum почти полностью покрывает щеку. Operculum — квадратное, suboperculum — трапециевидное. Жаберные лучи широкие, немногочисленные. Есть большая гулярная пластинка. Чешуя толстая, сильно налегающая, с немногочисленными грубыми полосками ганоина. Такие же полосы на костях головы. Три увеличенных чешуи перед анальным плавником. Ряд видов. Ср. триас — н. юра (лейас) З. Европы.

умеренной величины, все лучи членисты и ветвисты, фулькры мелкие или отсутствуют. Задний конец спинного чуть впереди начала анального. Брюшные с довольно длинным основанием. Чешуи несколько налегающие, закругленные, легко

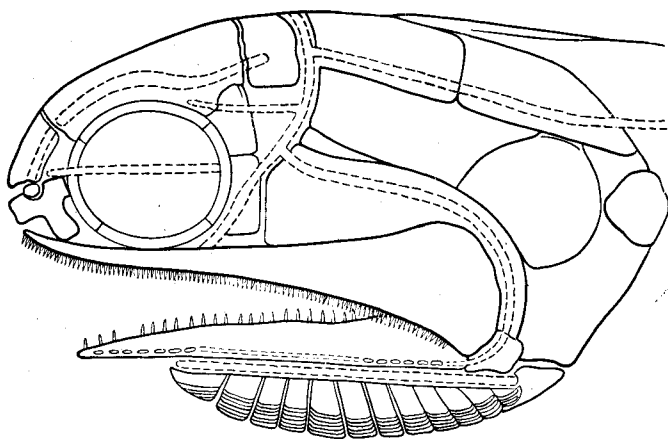


Рис. 49. *Coccolepis aniscowitchi* Gorizdro-Kulczycka, реконструкция головы сбоку, $\times 6$; в. юра, Ср. Азия, Каратау (Л. С. Берг)

опадающие. Подвесок косой. Наружный ряд из мелких зубов, внутренний из крупных. Кости головы с бугорками или гребешками (рис. 48, 49). Ряд видов. Н. юра — н. мел Англии, Бельгии, Австралии; в. юра Ср. Азии (Каратау): *C. anisowitchi* Gorizdgo-Kulczycka, 1926.

Browneichthys Woodward, 1889. Тип рода — *B. ornatus* Woodw., 1889; н. юра (н. лейас) Англии. Кости головы и чешуя покрыты ганой и орнаментированы крупными бугорками. Хорда, по-видимому, постоянна. Передняя часть тела покрыта сильно налегающей овальной или круглой чешуей с концентрическими линиями роста. Вдоль спины и брюха полный или неполный ряд больших, узких, заостренных коньковых чешуй. Один вид.

INCERTAE SEDIS

СЕМЕЙСТВО UROSTHENIDAE WOODWARD, 1931

Хвостовой плавник гетероцеркный, но его верхний край лишен лучей и фулькр. Тело и хвост покрыты округлой или слегка ромбической ганоидной чешуей. Спинной и анальный плавники длинные и высокие. Лучи всех непарных довольно далеко друг от друга, на концах ветвятся. В. карбон (пермь?).

*Urosthene*s Dana, 1848. Тип рода — *U. australis* Dana, 1848; в. карбон (пермь?) Нового Ю. Уэльса. Рыбы до 35 см длиной. Плавники высокие, без фулькр. Спинной и анальный спереди закруглены, друг против друга, спинной с 36 лучами, анальный с 30, брюшные с 18, начинаются близко к анальному. Увеличенных чешуй нет. Один вид.

ОТРЯД TARRASIDA (NAPLISTIA)

Угревидные рыбы с дифицеркным хвостом и непарными плавниками, образующими сплошную оторочку от головы до анального отверстия. Брюшных плавников нет, грудной с небольшой лопастью, содержащей восемь удлиненных радиалей. Покровные кости черепа как у *Palaeoniscida*. Хорда сохраняется, верхние и нижние дуги окостеневают. По строению плавников приближаются одновременно к *Holugidae* и к *Polypterida*. Н. карбон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО TARRASIDAE TRAQUAIR, 1881

Передняя часть тела голая, задняя покрыта очень мелкой толстой четырехугольной ганоидной чешуей. На спине два ряда радиалей, на брюхе — один. Зубы тупые. Подвесок косой. Лучи жаберной крышки многочисленны. Плавниковые лучи членисты, но не ветвисты. Н. карбон.

Tarrasius Traquair, 1881. Тип рода — *T. problematicus* Traq., 1881; н. карбон Шотландии. Длина до 12 см (рис. 50). Один вид.

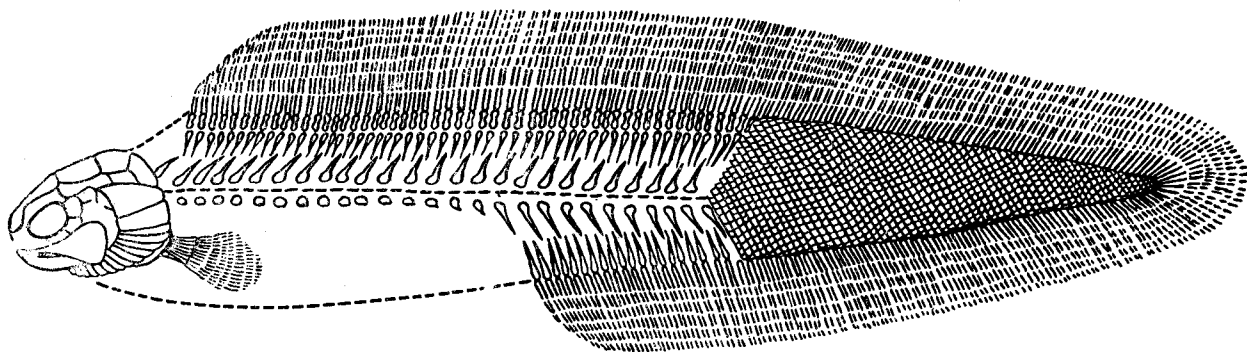


Рис. 50. *Tarrasius problematicus* Traquair, реконструкция, $\times 4/5$; н. карбон, Шотландия (Moy-Thomas, 1934)

ОТРЯД NAPLOLEPIDIDA

Маленькие веретенообразные рыбы. Во всех плавниках лучей мало и они широко расставлены (как у *Holosteii*). Лучи или совсем не ветвятся, или раздваиваются на вершине. Хвост гетероцеркный. Спинной плавник далеко позади, над анальным. Подвесок почти вертикальный. Праео-

perculum не двуветвистое. Рыло не выдается. На всех плавниках фулькры. У многих видов есть брюшной канал боковой линии. Чешуя ромбическая, крупная (в боковой линии 23—29 чешуй), тонкая; слой ганоина тонкий, космин хорошо развит. В. карбон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО HAPLOLEPIDIDAE

WESTOLL, 1944

(Teleopterinae Berg, 1936)

Haplolepis Miller, 1892 (*Eurylepis* Newberry, 1857). Тип рода — *Mecolepis corrugata* Newberry, 1856; в. карбон Огайо, США. Тело веретеновидное, с широкой и короткой головой. Спинной плавник чуть впереди анального. Брюшные ближе к грудным, чем к анальному. На боках

в. карбон (стефан) Ниржан, Чехия. Небольшие рыбы до 7 см длиной с широкой и короткой головой. В крыше черепа две парные фонтанели, окруженные *frontale*, *dermosphenoticum* и *dermopteroticum*. *Parietalia* слиты с *dermopteroticum*. *Tabularia* мелкие. Есть *praemaxillare*. Носовое отверстие в нижней части носовой кости, или между нею и *praemaxillare*. Есть *quadratejugale*. Озубление слабое. *Operculum* в 2—3 раза больше *suboperculum*. Есть маленькое тре-

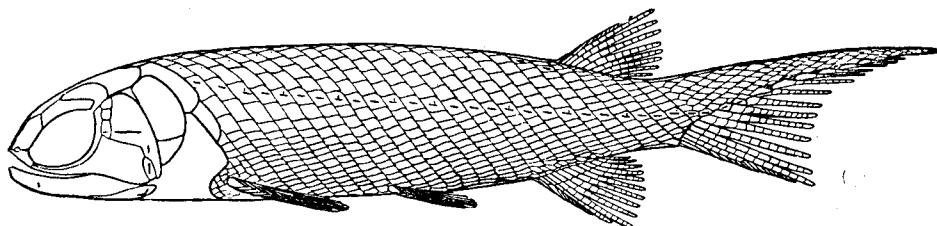


Рис. 51. *Pyritocephalus sculptus* Fritsch, реконструкция, $\times 1$; в. карбон (стефан), Ниржан, Чехия (Westoll, 1944)

тела ряд очень высоких чешуй. *Operculum* вдвое больше *suboperculum*. *Tabularia* маленькие и не соприкасаются в середине. У некоторых видов три ряда боковой линии (спинной, боковой и брюшной). Три вида. В. карбон (стефан) США, (вестфал) Англии. Два подрода: *Haplolepis* Miller, 1892 и *Parahaplolepis* Westoll, 1944.

Pyritocephalus Fritsch, 1893 (*Teleopterina* Berg, 1936). Тип рода — *P. sculptus* Fr., 1893;

угольное *dermothyale*. Вдоль брюха между парными плавниками киль. Чешуя тонкая, гладкая, с гладким задним краем. Лучи отдалены друг от друга, широкие и полностью сегментированы. Три пары боковых линий: на спине, боку и брюхе. Перед и после спинного и анального плавников одна или несколько увеличенных чешуй (рис. 51). Пять видов. В. карбон (стефан) США и Чехии, (вестфал) Англии.

ОТРЯД PLATYSOMIDA

(Platysomoidei + Dorypteriformes + Bobasatraniiiformes Berg, 1940)

Высокотелые, уплощенные с боков рыбы. Тело ромбической формы, образующее углы у начала спинного и анального плавников. Чешуя высокая, костная, с вертикальным ребром на внутренней стороне. Хвостовой плавник гетероцеркный, сильно вырезанный, равнолопастной, верхний край без лучей, только с фулькрами. Спинной и анальный очень длинные, но низкие. Все лучи членистые и ветвистые. Число их в спинном больше числа радиалий. Брюшные малы или отсутствуют. Подвесок вертикальный, рот невелик. Нижняя челюсть короткая. Зубы обычно только на внутренних костях (птеригоидах и *spleniale*), большей частью притупленные. Чувствительные каналы на голове как у *Palaeopiscidae*. Сравнительно малоподвижные обитатели тихих вод и замкнутых водоемов, пресноводных или лагунных. Карбон — н. триас. Три семейства: *Platysomidae*, *Bobasatraniiidae*, *Dorypteridae*.

СЕМЕЙСТВО PLATYSOMIDAE YOUNG, 1866

Грудные плавники короткие, сидят низко. Брюшные маленькие или отсутствуют. *Praeoperculum* из одного элемента. Лучи жаберной крышки развиты. Есть ключица. *Postcleithrum* нет. Число плавниковых лучей много больше числа радиалий. Пресноводные. Карбон — пермь.

Cheirodopsis Traquair, 1881. Тип рода — *S. geikiei* Traq., 1881; н. карбон Шотландии. Грудные и брюшные плавники маленькие, спинной с приостренным передним краем, позади середины туловища. Анальный меньше и немного отодвинут назад. Чешуи высокие, налегающие, сзади зазубренные, с бугорками и гребешками (рис. 52). Один вид.

Chirodus McCoy, 1848 (*Cheirodus* auct.; *Amphicentrum* Young, 1866; *Hemichladodus* Davis, 1884).
 Тип рода — *Ch. granulatus* Young, 1866;

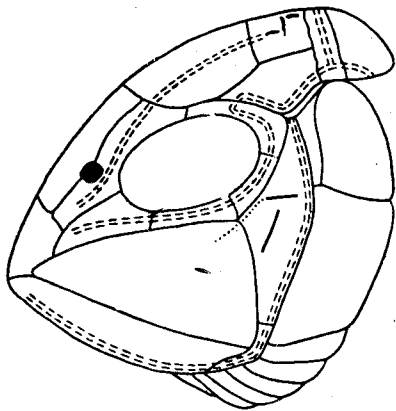


Рис. 52. *Cheirodopsis geikiei* Traquair, реконструкция, $\times 3/4$;
 н. карбон, Шотландия (Moy-Thomas a. Дупе, 1938)

меньше suboperculum. Зубы отсутствуют на челюстях, только на внутренней части верхней челюсти и pterygoideum есть маленькие бугорчатые зубы. На ротовой поверхности pterygoideum и spleniale два острых, продольных, грубо зазубренных гребня. Фулькры на всех плавниках. Задний край чешуй гладкий (рис. 53). Несколько видов. Н.— ср. карбон Англии, Шотландии, США.

Platysomus Agassiz, 1835. Тип рода — *Stromateus gibbosus* Blainville, 1818; в. пермь (медистый сланец) Германии. Рыбы до 35 см длиной. Очень крутые контуры задней части тела. Брюшные плавники маленькие, на уровне начала спинного. Грудные у сочленовного края. Чешуя с сильно развитым сочленовным выступом и широкой покровной площадкой. Челюсти с мелкими грифельвидными зубами (рис. 54). Несколько видов. Карбон — пермь Европы, США, Австралии. *P. biarmicus* Eichwald, 1857, в. пермь Русской платформы.

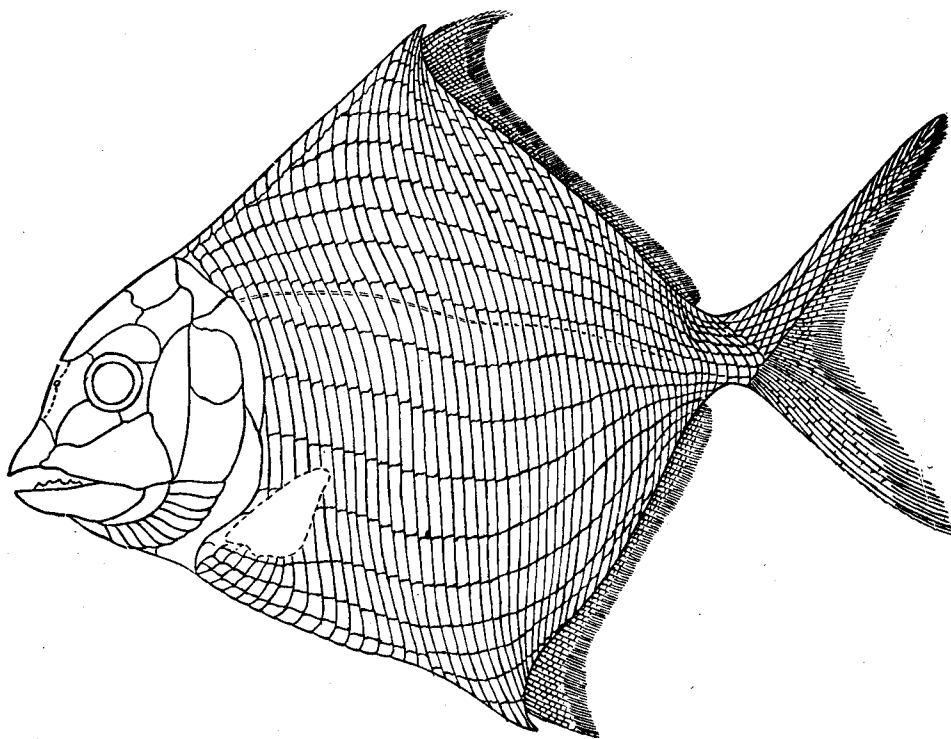


Рис. 53. *Chirodus granulatus* (Young), реконструкция, уменьш.; ср. карбон, Англия (Traquair, 1879)

ср. карбон Англии. Самые высокотелые рыбы отряда. Брюшных плавников нет. Спинной и брюшной углы тела вытянуты в «шипы», торчащие перед непарными плавниками, передние лучи последних удлиненные. Грудной плавник небольшой, сидит не очень низко. Оперкулум

Globulodus Münster, 1842 (*Euryosomus* Young, 1866). Тип рода — *Platysomus macrurus* Agassiz, 1835; в. пермь (медистый сланец) Германии. Тело высокое. Спинной плавник длинный, начинается немного впереди брюшных. Анальный длинный. Нижняя челюсть широкотреугольная

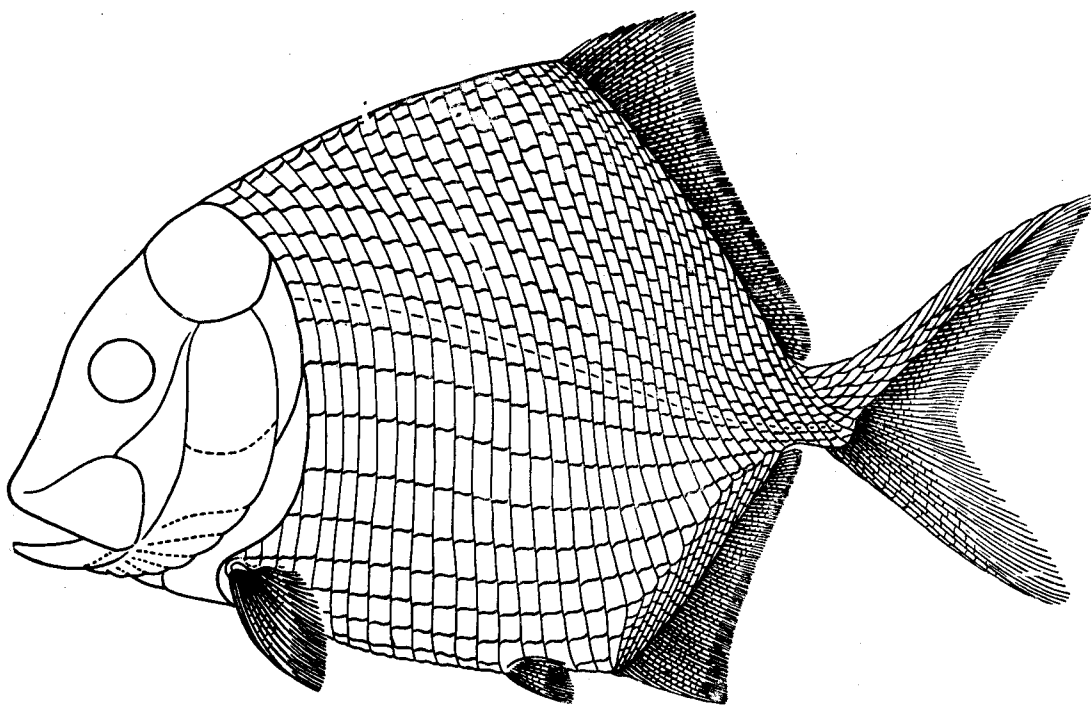


Рис. 54. *Platyosomus striatus* Agassiz, реконструкция, $\times 1/2$; в. пермь, Англия (Traquair, 1879)

со сплюсненно-грибовидными зубами. Несколько видов. В. пермь Германии и Англии.

?*Tompoichthys* Obruchev, gen. nov. Тип рода — *T. abramovi* Obr., sp. nov.; н. триас Верхоянья. Грудные плавники длинные, сидят высоко. Брюшной плавник (не менее 15 лучей) под грудным. Вертикальные ряды чешуй загибаются вперед выше и ниже основания грудного. Вертикальный ребристый орнамент чешуй на брюхе переходит в бугорчатый (табл. II, фиг. 1). Один вид.

СЕМЕЙСТВО BOBASATRANIIDAE STENSIÖ, 1932

Грудной плавник длинный, сидит высоко. Брюшных нет. На брюхе и спине перед непарными плавниками несколько непарных колючих килевых чешуй. *Hyomandibulare* без оперкулярного отростка. *Praeoperculum* из двух элементов, нижний на месте отсутствующего *suboperculum*. Ключица отсутствует или сильно редуцирована. *Postcleithrum* развито. Окостеневшие радиалии спинного и анального плавников в два ряда, в дистальном их втрое больше, чем в проксимальном. Число лучей немного больше числа радиалий. Кости головы покрыты ганоином. Есть спинной канал боковой линии. Тел позвонков нет, невральные дуги и *basiventralia* поверхностно окостеневали. Есть постабдоминальная кость. Морские. Пермь — н. триас.

Lambeichthys Lehman, 1956. Тип рода — *Platyosomus canadensis* Lambe, 1914; пермь Канады. Рыбы 1 м длиной. Отличаются от *Bobasatrania* очень высоким положением грудных плавников. Лучи сильно ветвятся. Два вида.

Bobasatrania White, 1932. Тип рода — *B. mahavavica* White, 1932; н. триас Мадагаскара. Рыбы 30—120 см длиной. Лучи жаберной крышки представлены одной четырехугольной пластинкой с каждой стороны (рис. 55). Несколько видов. Н. триас Мадагаскара, Гренландии, Шпицбергена.

Ecrinesomus Woodward, 1910. Тип рода — *E. dixoni* Woodw., 1910; н. триас Мадагаскара. Длина до 12,5 см. Число лучей в спинном плавнике много больше числа радиалий. Линия спины и брюха дугообразная. Первые лучи непарных плавников длинные. Один вид.

Caruichthys Broom, 1913. Тип рода — *C. ornatus* Broom, 1913; н. триас (зона *Lystrosaurus*) Ю. Африки. Тело высокое. Грудные плавники большие, брюшные с 40 неветвистыми лучами. Фулькры очень мелкие. Чешуи высокие с неправильными продольными ребрышками. Голова с сильными челюстями. Жаберные лучи крупные, немногочисленные. Зубы мелкие, грифельвидные. Есть непарный ряд крупных чешуй на спине. Один вид.

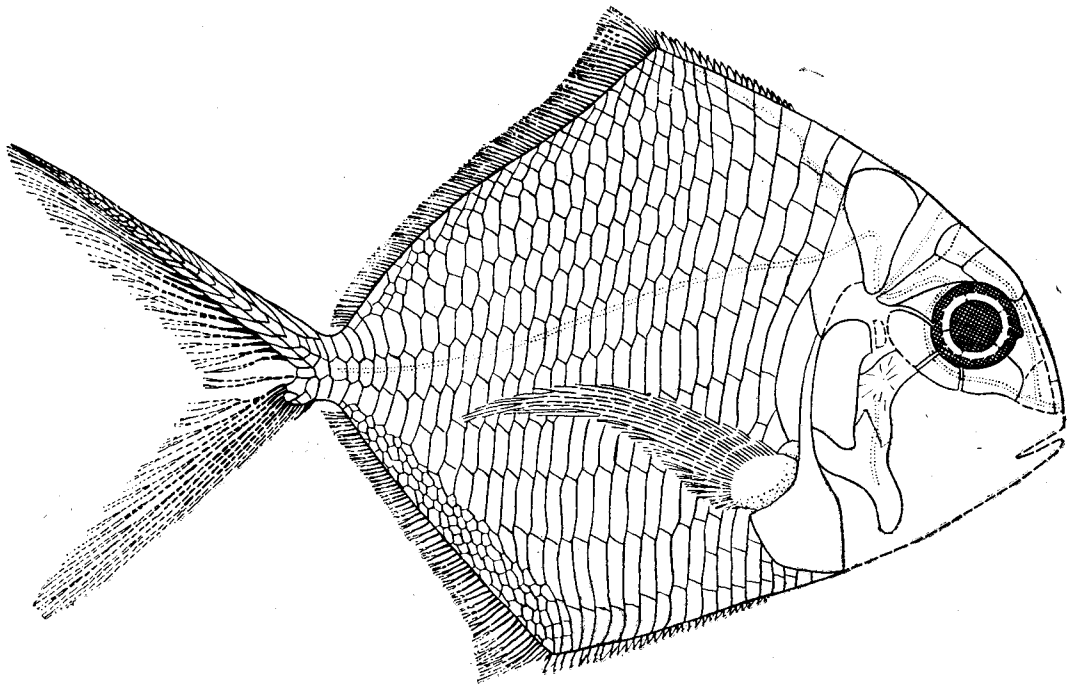


Рис. 55. *Bobasatrania groenlandica* Stensiö, реконструкция, уменьш.; н. триас, Гренландия (Stensiö, 1932)

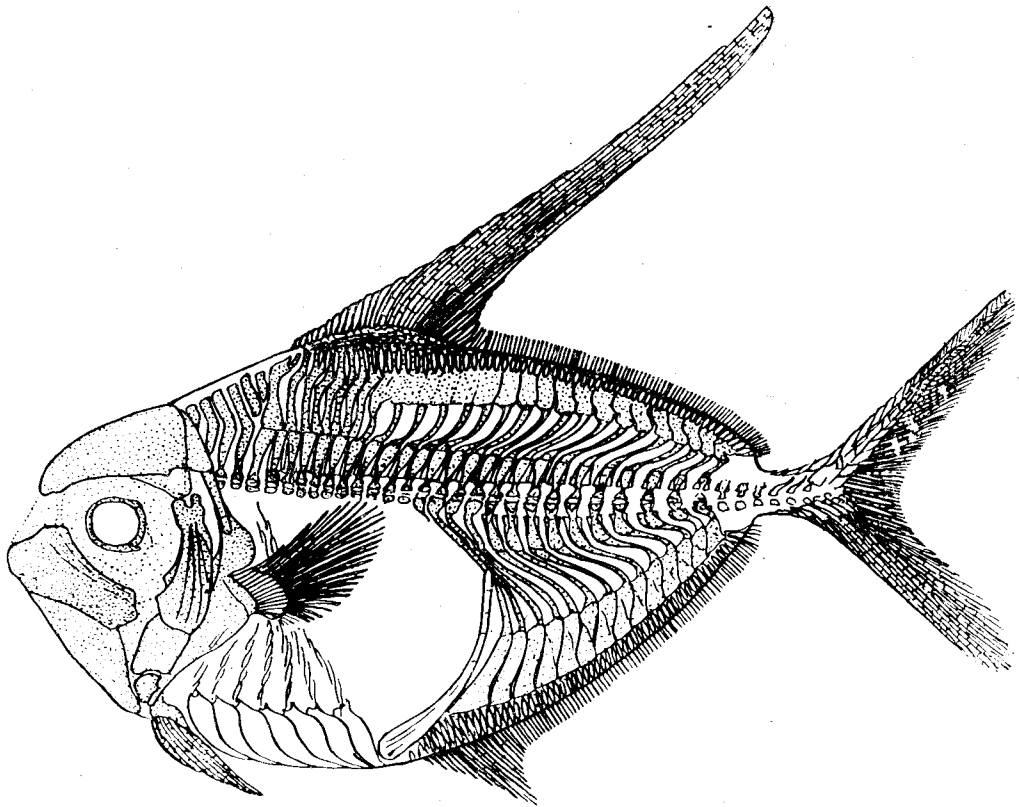


Рис. 56. *Dorypterus hoffmani* Germar, реконструкция, $\times 1$; в. пермь (медистые сланцы), Германия (Gill, 1925)

СЕМЕЙСТВО DORYPTERIDAE GILL, 1925

Грудные плавники недлинные, сидят высоко, брюшные под ними и несколько впереди. Спинной и анальный низкие (впереди очень высокие). Дистальных радиалий гораздо больше, чем проксимальных, а лучей больше, чем дистальных радиалий. Плавниковые лучи спереди сближены, сзади расставлены. Тел позвонков нет, дуги (35) окостеневают. Тело почти голое (на брюхе семь пар больших щитков). Фулькры только на верхней лопасти хвоста. Челюсти массивные, беззубые. *Hyomandibulare* почти вертикальное, полностью окостеневшее, как и *symplecticum* и *quadratum*. Нет лучей жаберной крышки. *Praeoperculum* неизвестно. Нет (окостеневших) ребер. Есть постабдоминальная кость. Кости без скульптуры. В. пермь.

Dorypterus Germer, 1842. Тип рода — *D. hoffmani* Ger., 1842; в. пермь (медистый сланец)

Германии и Англии. Рыбы до 13 см длиной. Спинной и анальный плавники впереди очень высокие (особенно спинной). В грудных 16 радиалий в один ряд и 30 лучей. В брюшных 16 лучей. Все лучи, кроме хвостового, не ветвисты. Фулькры только на хвостовом (рис. 56). Один вид.

Lekanichthys Brough, 1934. Тип рода — *L. howsei* Br., 1934; в. пермь (сланцевый мергель) Англии. Небольшие рыбы с вполне окостеневшим черепом, высокие, сплюснутые с боков, до 27 см длиной. Спинной и анальный плавники далеко позади. Очень сходны с *Dorypterus*. Кости черепа с бугорками и гребешками, обычно радиальными. Хорошо развит эндоскелет плавников. В заднеабдоминальной области хорошо окостеневшие невральные и гемальные дуги. Чешуя ромбическая, тонкая, сравнительно мелкая, с извилистыми косыми гребешками. Один вид.

ОТРЯД PHANERORHYNCHIDA

Тело покрыто крупной чешуей и жучками, расположенными как у осетровых; спинные жучки сзади заострены. Рыло удлинненное. Глаза маленькие. Спинной и анальный плавники короткие, с нечленистыми лучами; в анальном около восьми лучей (число радиалий, возможно, соответствует числу лучей). Брюшные с коротким основанием, хвостовой неизвестен. Перед спинным и анальным короткие лучи, как у осетровых. *Maxillare* сзади расширено и соприкасается с наклонным вперед *praeperculum*.

С каждой стороны одна ноздря, но намечается ее разделение на две. Ср. карбон. Одно семейство,

СЕМЕЙСТВО PHANERORHYNCHIDAE STENSIÖ, 1932

Phanerorhynchus Gill, 1923. Тип рода — *P. armatus* Gill, 1923; ср. карбон Англии. Маленькие рыбы (длина 4 см). Спинной плавник чуть впереди анального. Продольных рядов чешуи 24, поперечных шесть; самые высокие ниже боковой линии (рис. 57). Один вид.

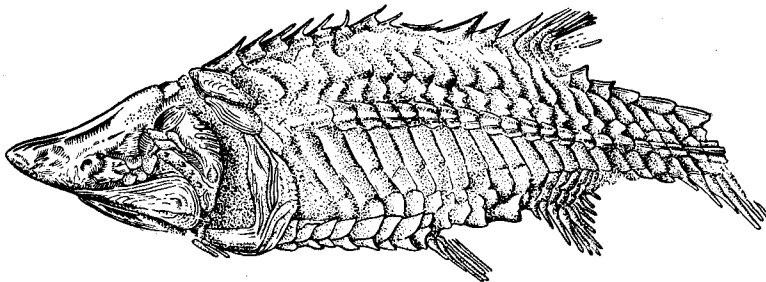


Рис. 57. *Phanerorhynchus armatus* Gill, общий вид, $\times 3$; ср. карбон, Англия (Gill, 1923)

ОТРЯД PERLEIDIDA

Хвостовой плавник обычно укороченно гетероцеркный. Лучи членисты полностью или в дистальной части, в задней части спинного и анального они реже, чем в передней (*Dictyopygidae*), их число может соответствовать числу радиалий (*Colobodontidae*). Тела позвонков не окостеневают. *Maxillare*, как у *Palaeoniscidae*,

связано с *praeperculum*; последнее от изогнутого и наклонного до вертикального. *Interopeculum* нет. *Clavicula* мала или незаметна. Эндокраний окостеневший, как у *Palaeoniscidae*, в виде сплошной коробки. Одно-два *extrascapularia*, две пары маленьких *parietalia*. *Postrostralia* многочисленны, *suborbitale* одно или

много. Operculum меньше suboperculum. Dermo-
hyale одно — два или отсутствует. Чешуя
обычно без космина. Отряд переходный от Pa-
laeonisci к Holostei. Триас. Пять семейств:
Dictyopygidae, Cleithrolepididae, Colobodonti-
dae, Platysiagidae, Aetheodontidae.

СЕМЕЙСТВО DICTYOPYGIDAE HAY, 1889

(*Catopteridae* Woodward, 1890;
Redfieldiidae Berg, 1940).

Лучей в непарных плавниках больше, чем
радиалей, они членисты от основания. Нет лу-
чей жаберной крышки или они заменены одной —
двумя пластинками. Теменные малы. Зубы мел-
кие, многочисленные остроконические. Подве-
сок наклонный. Праеoperculum изогнутое, на-
клонное, как у Palaeoniscidae. Триас.

Daedalichthys Brough, 1931. Тип рода —
D. higginsi Br., 1931; н. триас Ю. Африки. Тело
веретеновидное с большой головой. Плавники
с крупными фулькрами. Чешуи до $\frac{2}{3}$ длины хвоста.
Лучи непарных плавников тонкие, много-
численные, парных — толстые. Чешуи ромби-
ческие, с зазубренным задним краем, непарные
перед спинным, анальным и после них. Кости
с гребешками и бугорками, задний край часто
зазубрен. Праеoperculum большое. Один вид.

Helichthys Broom, 1909. Тип рода — *H. browni*
Broom, 1909; н. триас Ю. Африки. Мелкие ве-
ретеновидные рыбы. Плавники средней величи-
ны. Спинной против или несколько впереди
анального. Брюшные посередине между грудны-
ми и анальным. Фулькры на всех плавниках,
кроме грудных. Чешуя ромбическая, гладкая.
Кости черепа с гребешками и бугорками или
гладкие. Одна пара tabularia. Лучей жаберной
крышки нет. Два dermothyalia. Четыре вида.
Н. триас Ю. Африки.

Sakamenichthys Nauche, 1959. Тип рода —
S. germaini Nauche, 1959; н. триас Ю. Мадага-
скара. Туловище менее высокое, чем у *Red-
fieldius*. Первый луч жаберной крышки увеличен.
Праеoperculum с развитой горизонтальной ча-
стью. Верхний край maxillare извилистый.
Концентрические полосы на костях и чешуях.
Один вид.

Brookvalia Wade, 1935. Тип рода — *B. gra-
cilis* Wade, 1935; ср. триас Австралии. Малень-
кие веретеновидные рыбы. Спинной плавник
начинается на середине спины, немного впереди
анального. Чешуя ромбическая, с двумя-тремя
косыми гребешками. Tabularia большие. Opercu-
lum овальное. Два dermothyalia. Есть infraopercu-
lum. Кости черепа с бугорками, челюсти и
плечевой пояс с неправильными изогнутыми

гребешками, иногда ветвящимися. Три вида.
Ср. триас Австралии.

Beaconia Wade, 1935. Тип рода — *B. spinosa*
Wade, 1935; ср. триас Австралии. Маленькие
рыбы с маленькой головой. Спинной плавник
сравнительно большой. Начинается впереди на-
чала брюшных. Хвост с длинной верхней ло-
пастью. Чешуи с одним или многими короткими
гребешками. Кости головы почти гладкие. Tabu-
laria маленькие. Одно dermothyalie. Один вид.

Dictyopleurichthys Wade, 1935. Тип рода —
D. latipennis Wade, 1935; ср. триас Австралии.
Маленькие вальковатые рыбы. Парные плавники
маленькие, непарные большие. Спинной меньше
анального и начинается впереди последнего. Че-
шуи с многочисленными косыми гребешками.
Кости головы с извилистыми гребешками. Oper-
culum квадратное, маленькое. Maxillare с широ-
ким задним концом. Один вид.

Geitonichthys Wade, 1935. Тип рода —
G. ornatus Wade, 1935; ср. триас Австралии.
Маленькие рыбы с длинной головой. Плавники
маленькие. Фулькры есть. Чешуи гладкие. Post-
orbitalia большие, треугольные. Есть infra-
operculum. Один вид.

Molybdichthys Wade, 1935. Тип рода — *M.
junior* Wade, 1935; ср. триас Австралии.
Маленькие веретеновидные рыбы с маленькой
головой. Хвост с очень короткой верхней лопа-
стью. Есть фулькры. Чешуи средней величины с
малозаметными гребешками у заднего края. Tabu-
laria длинные, parietalia почти квадратные. Ко-
сти черепа с малозаметными гребешками. Один вид.

Phlyctaenichthys Wade, 1935. Тип рода —
P. pectinatus Wade, 1935; ср. триас Австралии.
Маленькие рыбы. Спинной плавник большой,
начинается впереди брюшных. Анальный мень-
ше спинного. Хвостовой стебель тонкий. Есть
фулькры. Впереди чешуя высокая с многочислен-
ными гребешками у края. Кости головы с бугор-
ками. Есть infraoperculum. Dermothyalia отсут-
ствуют. Плечевой пояс и передние чешуи со
сложным рисунком гребешков и бугорков.
Один вид.

Schizurichthys Wade, 1935. Тип рода — *S. pul-
cher* Wade, 1935; ср. триас Австралии. Средней
величины рыбы с веретеновидным телом и длин-
ной головой. Спинной плавник меньше аналь-
ного, начинается впереди него. Брюшные ближе
к анальному. Есть фулькры. Чешуи сильно
налегающие, высокие на боках, с небольшими
бугорками, образующими радиальные гребешки.
Челюсти и operculum с маленькими бугорками.
Один вид.

Dictyopyge Egerton, 1847. Тип рода — *Ca-
topterus macrurus* Redfield, 1841; в. триас США.

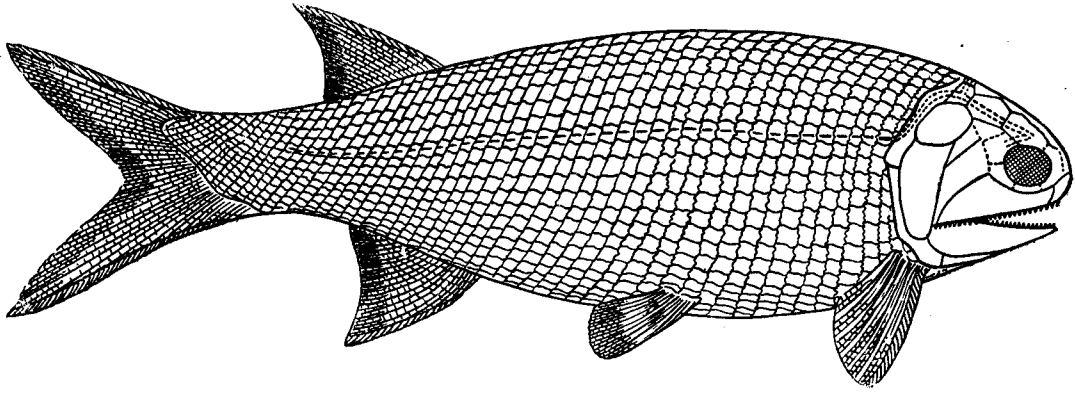


Рис. 58. *Redfieldius redfieldi* (Egerton), реконструкция, $\times 1$; в. триас, США (Brough, 1931)

Тело веретеновидное, довольно большой головой. Все плавники среднего размера и лишь

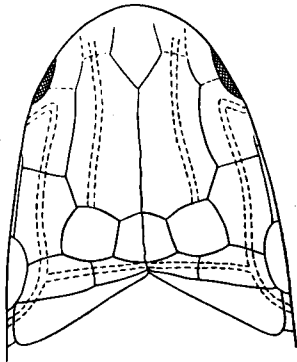


Рис. 59. *Redfieldius redfieldi* (Egerton), реконструкция головы сверху, $\times 2,5$; ср. триас, США (Brough, 1931)

анальный большой и округлый, спинной слегка впереди анального, брюшные посредине между грудными и анальным. Хвостовой внешне почти гомоцеркный. Плавниковые лучи дистально ветвятся, в анальном и спинном полностью расчленены. Фулькры на всех плавниках. Покровные кости с тонкой скульптурой. Operculum очень маленькое, suboperculum округлое, большое, шире operculum. Чешуя довольно толстая, ромбическая, гладкая. Коньковые чешуи на спине и брюшной части хвостового стебля. Несколько видов. В. триас США, Европы (?) и Австралии (?).

Redfieldius Hay, 1902. Тип рода — *Catopterus gracilis* Redfield, 1837, ном. gen. праеосс.; в. триас США. Средней величины рыбы с высоковеретеновидным телом, короткой головой и тупым рылом. Спинной и анальный плавники далеко позади и друг против друга. Парные с немногочисленными, крепкими и дистально расчлененными лучами. Лучи непарных менее грубые, дистально ветвятся и полностью расчленены. Фулькры на всех плавниках. Чешуя толстая, ромбическая, с тонко исчерченной поверх-

ностью и зазубренным задним краем. Подвесок слегка косой, зев средний. Орбиты маленькие. Parietalia разделены парой узких dermosupracipitalia. Две пары tabularia: внешние больше внутренних. Operculum много меньше suboperculum. На праемахилляре нет зубов (рис. 58, 59). Один вид.

Atoposephala Brough, 1934. Тип рода — *A. watsoni* Br., 1934; н. триас Ю. Африки. Небольшие рыбы с коротковеретеновидным телом, голова — $\frac{1}{4}$ общей длины. Орбита большая — $\frac{1}{2}$ головы. Ноздри очень близко к концу рыла. Спинной плавник на середине тела, анальный под первой половиной спинного. Брюшные ближе к анальному, чем к грудным. Челюсти сильно изогнуты, рот нижний. Operculum чуть больше suboperculum. Кости черепа и чешуя с маленькими тесно сидящими бугорками. Один вид.

?*Ischnolepis* Naughton, 1934. Тип рода — *I. bancrofti* Naug, 1934; ср. или в. триас Ю. Африки. Рыбы до 8 см длины. Спинной плавник над анальным, последний с 50 лучами, впереди высокий. Число радиалий в спинном и анальном гораздо меньше числа лучей. 4—5 лучей жаберной крышки. Подвесок скошен. Около 50 поперечных рядов чешуй. Один вид.

СЕМЕЙСТВО CLEITHROLEPIDIDAE WADE, 1935

Тело очень высокое, сжатое с боков, голова маленькая. Спинной и анальный плавники далеко позади, умеренной длины, в спинном — 17—27, в анальном — 12—16 лучей, задние широко расставлены. Радиалий в спинном меньше, чем лучей, в задней части анального столько же. Парные плавники маленькие. Лучи плавников членисты полностью. У взрослых есть фулькры. Хвост укороченно-гетероцеркный. Кожные кости орнаментированы. Подвесок вертикальный или слегка наклонен вперед, рот небольшой. Нижняя челюсть очень слабая,

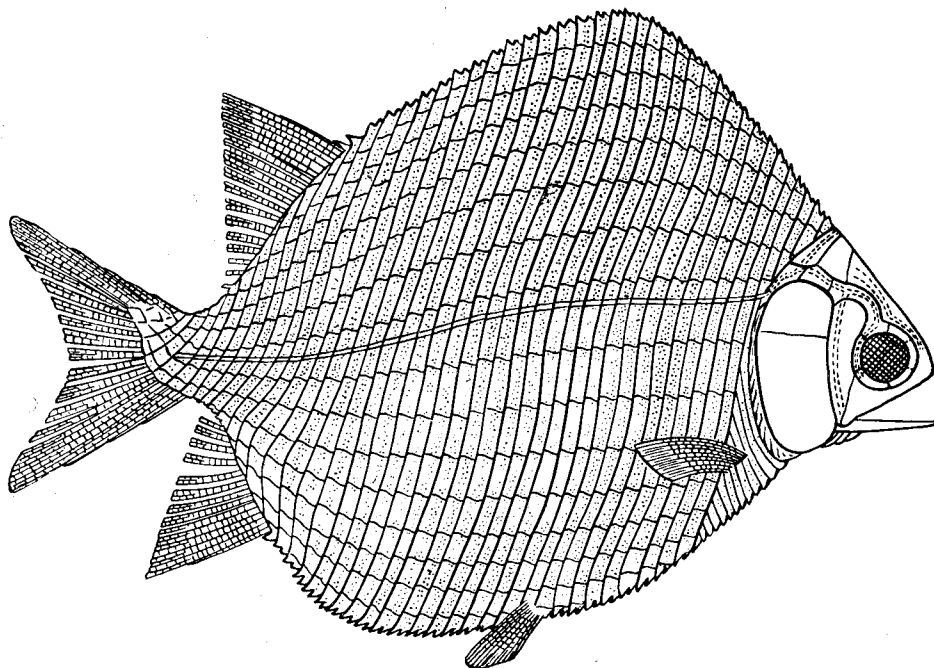


Рис. 60. *Cleithrolepisidina minor* (Broom), реконструкция, $\times 2$; ср. триас, Австралия (Brough, 1931)

зубы малы или отсутствуют. Лучи жаберной крышки малочисленны. Suboperculum крупнее, чем operculum. Ключицы незаметны. Теменные и лобные кости большие. Носовые крупные, не соприкасаются с orbitой. Чешуи ганоидные, плотные, высокие, у основания грудных плавников узкие. Триас.

Hydropessum Broom, 1909. Тип рода — *H. kannemeyeri* Broom, 1909; н. триас Ю. Африки. Сходны с *Cleithrolepis*, но спинной плавник длиннее, начинается у самой высокой точки тела. Один вид.

Cleithrolepidina Berg, 1940. Тип рода — *Cleithrolepis minor* Broom, 1909; н. триас Ю. Африки. Подвесок вертикальный, праеoperculum прямое, вверху широкое, внизу заостренное. Dermoptegoticum очень узкое. Один вид.

Cleithrolepis Egerton, 1864. Тип рода — *C. granulata* Eg. 1864; ср. триас Австралии. Спинной плавник короткий, его начало немного впереди начала анального. Подвесок скошен, праеoperculum книзу расширяется. Dermoptegoticum сравнительно широкое. На чешуях многочисленные бугорки. Вдоль спины и брюха ряд заостренных и зазубренных коньковых чешуй (рис. 60). Два вида. Ср. триас Австралии.

Dipteronotus Egerton, 1854. Тип рода — *D. cyphus* Eg., 1854; в. триас Англии. Напоминает *Cleithrolepis*, но с более длинным спинным плавником. Один вид.

СЕМЕЙСТВО COLOBODONTIDAE STENSIO, 1916

(*Perleididae* Brough, 1931)

Тело веретенообразное или высоко-веретенообразное. Спинной плавник не далее передней части анального. Спинные и анальные радиалии несут обычно по одному лучу, лучи при основании чаще не членисты. Носовые кости граничат с orbitой. Зубы обычно цилиндрические, сильные. Есть лучи жаберной крышки. Теменные кости обычно как у *Amia*, крупные, квадратные. Рот укорочен. Праеoperculum вертикальное. Нет плотных отолитов. Подвесок слабо наклонный или вертикальный. На птеригоидах и праearticulare низкие закругленные зубы. Триас.

Meidiichthys Brough, 1931. Тип рода — *Pholidophorus browni* Broom, 1909; н. триас Ю. Африки. Рыбы до 10 см длиной, с короткой и тупой головой. Непарные плавники средней величины. Спинной над промежутком между брюшными и анальным. Последний начинается на вертикали конца спинного. Маленькие брюшные ближе к анальному, чем к грудным. Число плавниковых лучей соответствует числу радиалий. Лучи проксимально нечленисты, в спинном и анальном на концах ветвятся. Operculum много меньше suboperculum. Подвесок скошен вперед. Праеoperculum большое, сильно заострено книзу. Чешуя гладкая, задний край зазубрен, на боках впереди высокая. Один вид.

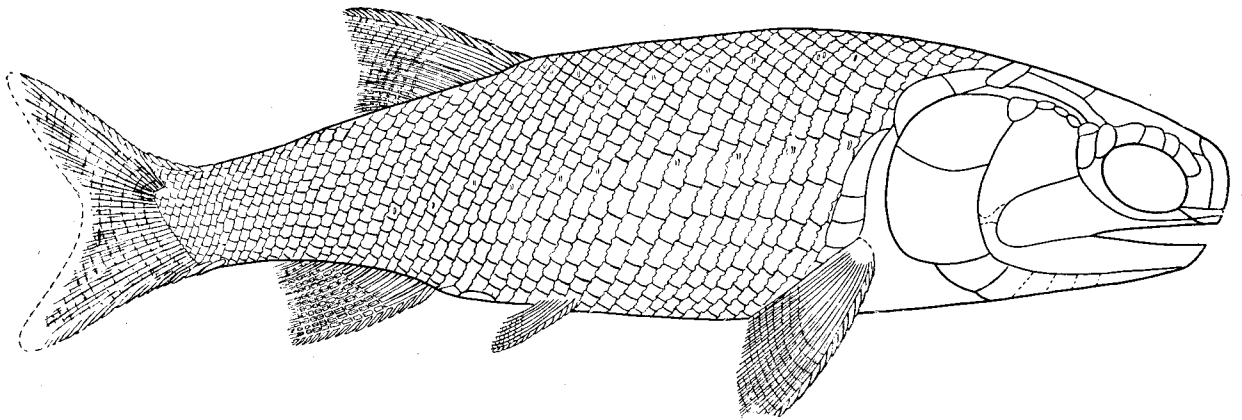


Рис. 61. *Perleidus madagascariensis* Piveteau, реконструкция, $\times 3/4$; н. триас, Мадагаскар (Lehman, 1952)

Helmolepis Stensiö, 1932. Тип рода — *H. gracilis* St., 1932; н. триас Гренландии. Маленькие, стройные рыбы. Спинной плавник короткий, начинается слегка позади брюшных, его передние лучи тесно, остальные широко расставлены. Анальный позади спинного. Лучи грудных не расчленены в проксимальной трети. Брюшные ближе к грудным, чем к хвостовому. Есть фулькры. Праеорегкулум широкое, подвесок почти вертикальный. Чешуя как у *Lepisosteus*, с зазубренным задним краем, слегка налегающая. Один вид.

Perleidus Alessandri, 1910. Тип рода — *Semionotus altolepis* Deescke, 1888; ср. триас Ломбардии, Италия. Некрупные рыбы. Лучи всех плавников, кроме хвостового, проксимально нечленисты, в спинном и анальном довольно широко расставлены, число радиалий в анальном больше числа лучей. Спинной над брюшными или передней частью анального. Зубы спереди острые, сзади тупые. Передние чешуи на боках высокие, на брюхе низкие. Кожные кости покрыты ганоном. На чешуях зачаточный слой космина. Есть неполный спинной канал боковой линии. Морские рыбы (рис. 61). Несколько видов. Н.— ср. триас Италии, Шпицбергена, Гренландии, Мадагаскара.

Meridensia Anderson, 1916. Тип рода — *Pholidophorus meridensis* Alessandri, 1910; ср. триас Ломбардии, Италия. Зубы острые. Задний край чешуй не зазубрен. Два вида. Ср. триас Ломбардии.

Colobodius Agassiz, 1844. Тип рода — *C. hogardi* Ag., 1844; ср. триас (верхний раковинный известняк) Франции. В спинном и анальном плавниках лучи сравнительно тесно примыкают друг к другу, в непарных — сплошь членистые, в брюшных при основании нечленистые. Краевые зубы палочковидные, внутренние полушаровидные с радиальными полосками. На плав-

никах фулькры. Чешуи с косыми или горизонтальными гребешками, обычно сзади зазубренные. Много видов. Ср.— в. триас Германии, Франции, Италии. Сомнительные чешуи из юры окр. Красноярска (д. Кубекова, *Palaeoniscus sibiricus* и *P. maacki* Rohon, 1889) и из н. триаса С. Приуралья.

Manlietta Wade, 1935. Тип рода — *M. crassa* Wade, 1935; ср. триас Австралии. Маленькие рыбы, голова короткая, рыло тупое. Спинной плавник длиннее анального, начинается впереди него. Брюшные почти посередине между грудными и анальным. Фулькры мелкие. Плавниковые лучи немногочисленные, членисты, проксимальные членики длиннее дистальных. Чешуи толстые, гладкие, передние высокие. Подвесок вертикальный. Орегкулум почти равно suboregculum. Лучи жаберной крышки малочисленные, большие. Gulare большое. Праеорегкулум почти квадратное. Нижняя челюсть короткая, треугольная, сзади широкая. Один вид.

Procheirichthys Wade, 1935. Тип рода — *P. ferox* Wade, 1935; ср. триас Австралии. Маленькие высокотельные рыбы. Парные плавники маленькие. Спинной чуть больше анального, впереди него. Есть фулькры. Проксимальные членики плавниковых лучей средней величины, дистально лучи ветвятся. Передние чешуи гладкие и высокие. Подвесок почти вертикальный, зев средний. Кости черепа слабо орнаментированы. Праеорегкулум треугольное, почти вертикальное. Зубы длинные, острые. Есть clavicula. Один вид.

Pristisomus Woodward, 1890. Тип рода — *P. gracilis* Woodw., 1890; н. триас Австралии. Тело сравнительно высокое, с двумя или тремя рядами высоких чешуй. На спине и брюхе по непарному ряду увеличенных коньковых чешуй. Спинной и анальный плавники отодвинуты назад, первый почти против последнего. Хвостовой

сильный, глубоко вырезан. Маленькие фулькры на всех плавниках. Три вида. Н. триас Австралии и Мадагаскара.

Dollopterus Abel, 1906. Тип рода — *Dollopterus volitans* Compter, 1891; ср. триас (раковинный известняк) Германии. Летучая рыба, длиной 20—30 см, длина грудных плавников 10—13 см. Три вида. Н. триас Канады; ср. триас Германии.

Peltopleurus Kner, 1866. Тип рода — *P. splendens* Kner, 1866; ср. триас Италии. Утолщенно-веретенovidные рыбы с большой головой. Плавники средней величины или довольно маленькие. Спинной и анальный далеко позади, почти противоположны. Operculum вдвое больше suboperculum. Лучи жаберной крышки немногочисленны. Лучи плавников членисты лишь дистально. Чешуи толстые, со слоем ганоина, на боках ряд очень высоких, занимающих $\frac{2}{3}$ высоты тела. Два вида. Ср. и в. триас Италии.

Placopleurus Brough, 1939. Тип рода — *P. primus* Br., 1939; ср. триас Ломбардии, Италия. Небольшие высокотелые рыбы. Голова составляет $\frac{1}{4}$ общей длины. Плавники маленькие. Спинной в передней половине тела. Анальный начинается на середине тела. Боковой ряд чешуй, занимающих $\frac{1}{2}$ высоты тела. Два вида. Ср. триас Ломбардии.

Cephaloxenus Brough, 1939. Тип рода — *C. macropterus* Br., 1939; ср. триас Ломбардии, Италия. Маленькие высокотелые рыбы. Голова несколько уплощена. Парные плавники очень большие. Непарные далеко позади и друг против друга. Покровные кости очень массивны, с характерным рисунком более или менее правильно расположенных бугорков. Operculum в 2,5 раза больше suboperculum. Чешуи гладкие, малочисленные, высокие, особенно боковой ряд. Внешне хвост почти симметричен, с короткими и тупыми лопастями. Один вид.

Habroichthys Brough, 1939. Тип рода — *H. minutus* Br., 1939; ср. триас Ломбардии, Италия. Маленькие рыбы, только с одним рядом очень высоких чешуй. Чешуйный покров сзади оканчивается одной увеличенной симметричной чешуей полушаровидной формы. Хвост гомоцеркный, симметричный, не сильно вырезан. Один вид.

Mendocinia Bordas, 1944. Тип рода — *M. brevis* Vog., 1944; в. триас Аргентины. Небольшие высокотелые рыбы до 6 см длиной, с короткой и высокой головой. Длина головы равна высоте и $\frac{1}{5}$ общей длины тела. Грудной плавник косо на теле, с 12 лучами. Брюшные с семью лучами, начинаются почти на середине тела. Спинной с 14 лучами, начинается посередине между брюшными и анальным. Анальный с 12 лучами, начинается позади спинного. Хвост равноло-

пастной. Praeoperculum с инфраорбитальным отростком. Лучи жаберной крышки немногочисленные. Челюстные зубы конические, заостренные, зубы на praearticulare крепкие, тупые. Postcleithra отсутствуют. Покровные кости без орнамента. Чешуи гладкие, с ровным задним краем, боковые очень высокие. Один вид.

Кроме того: *Omphalodus*, *Hemilopas*, *Cenchrodus* Meyer, 1847; *Nephrotus* Meyer, 1851; установлены по закругленным зубам из триаса Верхней Силезии, Польша.

СЕМЕЙСТВО AETHEODONTIDAE BROUGH, 1939

Веретенovidные рыбы с отодвинутыми назад спинным, анальным и брюшными плавниками. Хвост слегка выемчатый, гемигетероцеркный, с маленькой тупой чешуйчатой лопастью. Praeoperculum высокое и широкое, не двуветвистое. Хорошо развито дробящее озубление: небо и внутренняя сторона нижней челюсти покрыты различной величины тупыми зубами; на верхней челюсти зубы кольшкообразные, многочисленные. Расположение сенсорных каналов головы типично палеонисцидное. Чешуя мелкая, многочисленная, с гладкой поверхностью и незазубренным задним краем. Ср. триас.

Aetheodontus Brough, 1939. Тип рода — *A. besanensis* Br., 1939; ср. триас Ломбардии. Один вид.

СЕМЕЙСТВО PLATYSIAGIDAE BROUGH, 1939

Небольшие, стройные, веретенovidные рыбы с сильно вырезанным хвостом. Парные плавники, как у костистых рыб, с жесткими лучами. Хвостовой гемигетероцеркный. Есть interoperculum, maxillare палеонисцидное по форме, частично освобождено от praeoperculum. Нижняя челюсть с широким короноидным отростком. На челюстях серия маленьких, заостренных зубов. Подвесок вертикальный. Лучи жаберной крышки хорошо развиты. Покровные кости с бугорками и гребешками. Чешуя ромбическая, покрыта ганоином, с бугорками и зазубренным задним краем. Ср. триас — н. юра (н. лейас).

Platysiagum Egerton, 1872. Тип рода — *P. sclerocephalum* Eg., 1872; н. юра (н. лейас) Англии. Рыбы 9 см длиной. Толстые чешуи покрывают $\frac{2}{3}$ спинной лопасти хвоста. Два вида. Ср. триас Ломбардии; н. юра (н. лейас) Англии.

Tripelta Wade, 1939. Тип рода — *Peltopleurus dubius* Woodward, 1890; ср. триас Нового Ю. Уэлса. Маленькие рыбы с высоким телом и тупой головой. Парные плавники маленькие,

брюшные ближе к анальному, чем к грудным. Спинной начинается чуть впереди анального и равен ему по величине. Лучи членистые, дистально ветвятся. Зев широкий, подвесок почти вертикален. Нижняя челюсть небольшая, слабая. Operculum вместе с suboperculum составляют четырехугольную пластинку. Praeoperculum четырехугольное. Фулькр нет. В передней части бока семь рядов довольно высоких чешуй. Один вид.

Chrotichthys Wade, 1939. Тип рода — *Pholidophorus gregarius* Woodward, 1890; ср. триас Нового Ю. Уэлса. Маленькие рыбы со стройным телом и тупой головой. Глаза большие. Парные плавники маленькие, брюшные посредине между грудными и анальным. Начало спинного впереди анального. Плавниковые лучи несколько удалены друг от друга. Operculum больше suboperculum, praеoperculum большое, квадратное. Нижняя челюсть крепкая, высокая

сзади. Кости черепа с тонким орнаментом. Зубы маленькие, заостренные. Чешуя довольно высокая на передней части боков. Один вид.

Zeuchthiscus Wade, 1939. Тип рода — *Semionotus australis* Woodward, 1890; ср. триас Нового Ю. Уэлса. Маленькие рыбы с довольно высоко веретеновидным телом, короткой головой и большими глазами. Парные плавники маленькие, брюшные ближе к анальному, чем к грудным. Начало спинного впереди анального. Плавниковые лучи немного раздвинуты, членисты, дистально ветвятся. Орбиты большие. Зев маленький, подвесок слегка наклонен вперед. Лобные кости большие, сужены между орбитами и слегка расширены позади них. Operculum короткое, квадратное, почти вертикальное. Зубы длинные, прямые, заостренные. Фулькры хорошо развиты. Чешуи на передней части боков высокие. Один вид.

ОТРЯД LUGANOIDA

Maxillare не соединено с praеoperculum. Последнее широкое, пластинообразное. Interoperculum отсутствует. Плавниковые лучи малочисленны и широко расставлены. Хвостовой плавник укороченно-гетероцеркный, закругленный. Нижняя челюсть с венечным отростком. Чешуя покрыта ганоином. Ср. триас. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО LUGANOIDAE BROUGH, 1939

Маленькие рыбы с более или менее веретеновидным телом. Голова сплющена. Кости крыши черепа могут сливаться в одну или несколько костей, или впереди фронтальная область сильно сужается. Operculum и suboperculum

равны и вместе образуют полукруг. Praеoperculum большое. Ср. триас.

Luganoia Brough, 1939. Тип рода — *L. lepidosteoides* Br., 1939; ср. триас Ломбардии. Веретеновидные рыбы. Frontale впереди сужается. Ширина operculum больше высоты. Челюсти сильные, с большими зубами. Основной ряд чешуй на боку тела очень высокий, сзади продолжается тремя небольшими рядами чешуй (рис. 62). Три вида. Ср. триас Ломбардии.

Besania Brough, 1939. Тип рода — *B. micrognathus* Br., 1939; ср. триас Ломбардии. Рыбы более вытянутой формы, чем *Luganoia*. Кости крыши черепа срастаются, гладкие. Один вид.

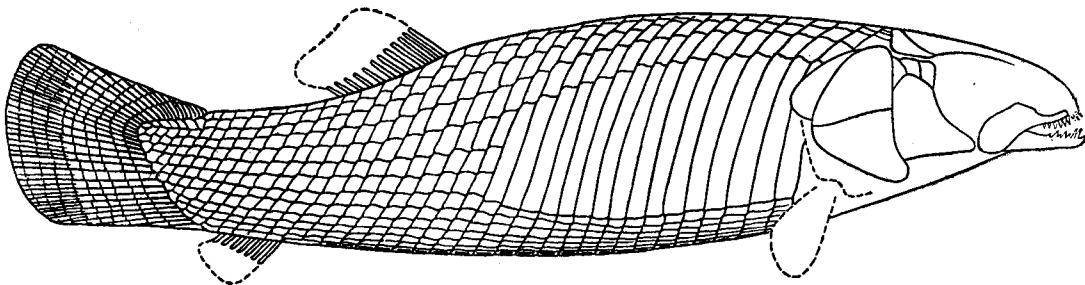


Рис. 62. *Luganoia lepidosteoides* Brough, реконструкция, $\times 2,5$; ср. триас, Ломбардия (Brough, 1939)

ОТРЯД PHOLIDOPLEURIDA

Maxillare как у Palaeoniscidae. Невральный череп окостеневал в виде сплошной коробки. Число лучей в спинном и анальном плавниках, по крайней мере в передней части, превосходит

число радиалий. Хвостовой почти или вполне симметричный. Neurodibulage без оперкулярного отростка, но с отверстием для ветви VII нерва. Кожные кости головы тонкие, иногда

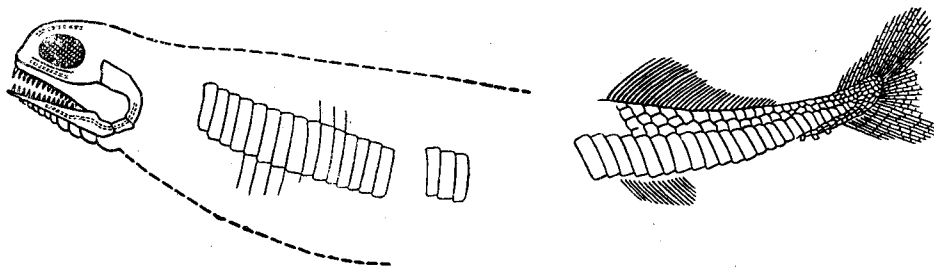


Рис. 63. *Arctosomus sibiricus* Berg, частичная реконструкция, $\times 1$; н. триас, Нижняя Тунгуска (Берг, 1941)

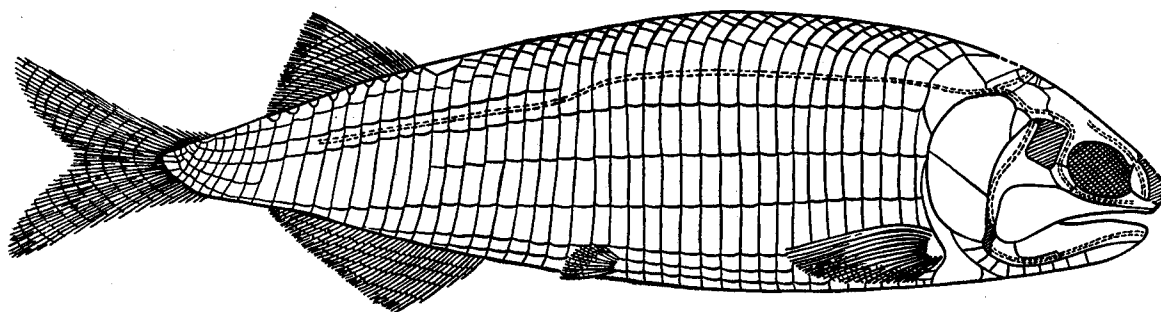


Рис. 64. *Australosomus merlei* Piveteau, реконструкция, $\times 3/4$; н. триас, Мадагаскар (Lehman, 1952)

лишены ганоина. Чувствительные каналы как у Palaeoniscidae. Clavicula и interoperculum нет. Лучи жаберной крышки есть. Есть тела позвонков в виде колец, в хвостовой области по два на метамер. Покров из ганоина на чешуях тонкий или отсутствует. Фулькры зачаточны или их нет. Триас. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО PHOLIDOPLEURIDAE WADE, 1932

Рыбы небольшой величины с удлинённым или веретенообразным телом. Глаза большие, расположены впереди. Зубы обычно мелкие или отсутствуют. Брюшные плавники далеко позади и нередко удлинены. Хвостовой выемчатый. Чешуя тонкая, гладкая, с сочленением типа выступа и ямки, на боках тела высокая, к спине и брюху низкая. Триас.

Arctosomus Berg, 1941 (*Neavichthys* Whitley, 1951). Тип рода — *A. sibiricus* Berg, 1941; н. триас Нижней Тунгуски. Удлиненные рыбы небольшой величины. Кожные кости головы и чешуя покрыты ганоином. Боковая линия полная, идет вдоль середины боков тела по высоким чешуям, расположенным в один ряд (непосредственно позади жаберного отверстия два ряда высоких чешуй). Спинной плавник над анальным, спереди высокий, сзади низкий, из не менее 30 тесно прилегающих нечленистых лучей. Фулькр на плавниках нет. Хвостовой снаружи

симметричный, сильно выемчатый, из 37 членистых, на концах ветвистых лучей. Чешуя довольно толстая, гладкая, не зубчатая, умеренно налегающая. Зубы крупные, конические (рис. 63; табл. IV, фиг. 2). Один вид.

Australosomus Piveteau, 1930. Тип рода — *Pristisomus merlei* Priem, 1924; н. триас Мадагаскара. Спинной плавник короче анального, начинается позади начала последнего. На боках тела четыре ряда высоких чешуй. Ганоина нет. Parietalia из нескольких костей. Позади глазниц между костями крыши черепа и жаберной крышкой большое отверстие (рис. 64). Три вида. Н. триас Мадагаскара, Гренландии и Танганьики.

Macroaethes Wade, 1932. Тип рода — *M. brookvalei* Wade, 1932; ср. триас Австралии. Длинные тонкие рыбы с длинными спинным и анальным плавниками и коротким хвостовым. Грудные с длинными, крепкими, немногочисленными лучами. Брюшные маленькие. Operculum и suboperculum большие и почти равны. Зубы отсутствуют. Два вида. Ср. триас Австралии.

Pholidopleurus Bronn, 1858. Тип рода — *P. typus* Bronn, 1858; в. триас Альп. Маленькие, до 7,5—9,5 см длиной, рыбы. Спинной плавник небольшой, начинается над серединой анального. Оба далеко позади. Грудные большие. На боках тела ряд очень высоких чешуй. Один вид.

НАДОТРИД CHONDROSTEI. ХРЯЩЕВЫЕ ГАНОИДЫ

Д. В. Обручев и А. А. Казанцева

Удлиненные рыбы, с длинной головой и развитым рылом. Хвостовой плавник гетероцеркный, реже дифицеркный. На верхней лопасти его ганоидная чешуя. На теле 4—5 продольных рядов жучек, остальное тело покрыто у древних форм слабо развитой ганоидной чешуей, у поздних мелкими костными чешуйками, или тело голое. Число радиалий в плавниках меньше числа лучей. Спинной плавник сзади. Невральный череп у триасовых окостеневал в виде сплошной коробки, у позднейших в значительной степени хрящевой. Нет базиптеригоидных отростков. Есть *processus craniospinalis*. Парасфеноид

заходит далеко назад. *Maxillare* плотно соединено с *palatoquadratum*. Нижняя челюсть без веночного отростка. *Hyomandibulare* без оперкулярного отростка. Наблюдается увеличение числа окостенений в крыше черепа, особенно в ростральной области, и редукция щечных и крышечных костей. Нет *interoperculum*. С каждой стороны по два носовых отверстия, между которыми проходит надглазничный канал боковой линии. У древних групп частичное окостенение осевого скелета и конечностей; у более поздних оно отсутствует. Триас — ныне.

ОТРИД SAURICHTHYIDA

Сильно удлиненные рыбы с клювовидно вытянутым рылом. Хвостовой плавник дифицеркный или гомоцеркный. Анальный далеко сзади, под спинным. Четыре ряда жучек: спинной, брюшной и два боковых; покров из ганоидных чешуй сильно редуцирован. Есть миодом. Крупные *dermopterotica*, слившиеся с *tabularia*, соприкасаются между собой позади мелких непарных (1—2) *parietalia*. Есть окостенения в *palatoquadratum*. *Maxillare* и *praepoperculum* как у палеонисцид. Крышечные кости представлены одним *operculum*. У триасовых видов есть окостенения тел позвонков — брюшные и два спинных (*interdorsale* и *basidorsale*), с остистыми отростками. У средне- и верхнетриасовых есть окостеневшие ребра. Триас — н. юра (лейас). Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО BELONORHYNCHIDAE WOODWARD, 1888

(*Saurichthyidae* Goodrich, 1909)

Брюшные плавники с широким основанием. *Hyomandibulare* сильно наклонено вперед. Есть пара длинных пластинок, похожих на *gularae*. На челюстях сильные зубы, есть зубы на сошниках и нёбе. Надглазничный канал не переходит на *parietale* и не соединяется с подглазничным. Радиалии в плавниках окостеневают. Триас — н. юра (лейас).

Saurichthys Agassiz, 1834 (*Saurorhynchus* Münster in Braun, 1840; *Ichthyorhynchus* Bellotti, 1857; *Belonorhynchus* Bronn, 1858; *Giffonus* Costa, 1862; *Stylorhynchus* Martin, 1873). Тип рода — *S. apicalis* Ag., 1834; ср. триас Германии. Кожные

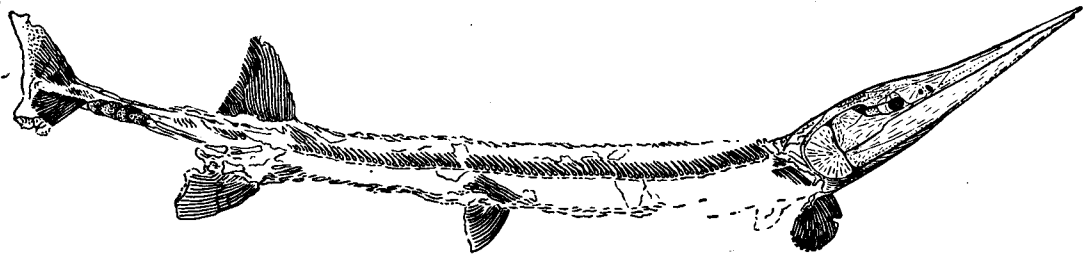


Рис. 65. *Saurichthys krambergi* (Schlosser), общий вид, $\times 1/8$; в. триас, Австрия (Woodward, 1932)

кости покрыты ганоином. Зубы при основании с ясными бороздками. Оперкулум крупное. У нижнетриасовых окостенения радиалий, позвонника и тазового пояса сильнее, чем у верхнетриасовых. Фулькры и чешуи у некоторых есть.

Acidorhynchus Stensiö, 1925 (*Saurorhynchus* Reis, 1892). Тип рода — *Belonostomus acutus* Agassiz, 1834; н. юра (лейас) Англии. Зубы слабо бороздчатые или гладкие. Оперкулум и cleithroclavicula небольшие. Неврокраний

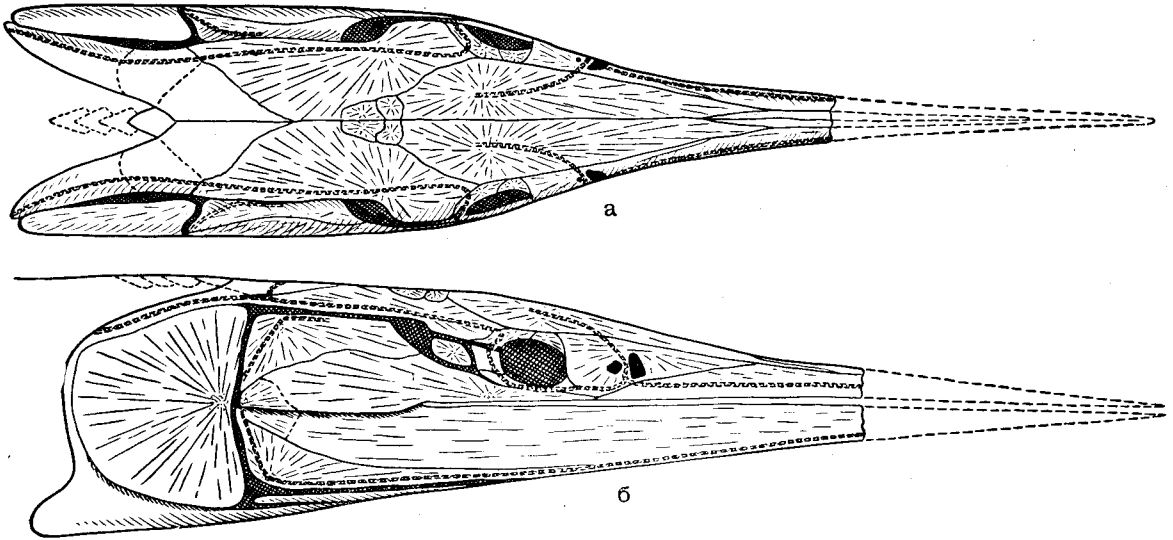


Рис. 66. *Saurichthys ornatus* Stensiö, голова
а — сверху; б — сбоку, $\times 3/5$; н. триас, Шпицберген (Stensiö, 1925)

У нижнетриасовых окостеневших ребер нет, у средне- и верхнетриасовых они есть. У *S. stensiöi* postrostralia многочисленны, как у осетров (рис. 65, 66; табл. II, фиг. 2). Много видов. Н. триас севера Русской платф., Ферганы, г. Б. Богдо; триас Ср. Европы, Шпицбергена, Мадагаскара, Канады, Австралии.

менее окостеневший, чем у *Saurichthys*. Один вид.

Gymnosaurichthys Berg, 1940. Тип рода — *Belonorhynchus brevirostris* Woodward, 1895; н. юра (лейас) Англии и Германии. Тело голое, без жучек. Один вид.

ОТРЯД ERROLICHTHYIDA

Мало удлинённая голова с конечным ртом. Чешуи циклоидные, тонкие. Невральный череп окостеневший. Сильно редуцированы кости крыши черепа и щечной области. Лобных костей много. Крышечные кости представлены крупны-

ми оперкулум и suboperculum и лучами жаберной крышки. Maxillare редуцировано (?), praepreoperculum в виде четырех трубковидных костей. Парасфеноид не прободен сонными артериями. Н. триас. Одно семейство.

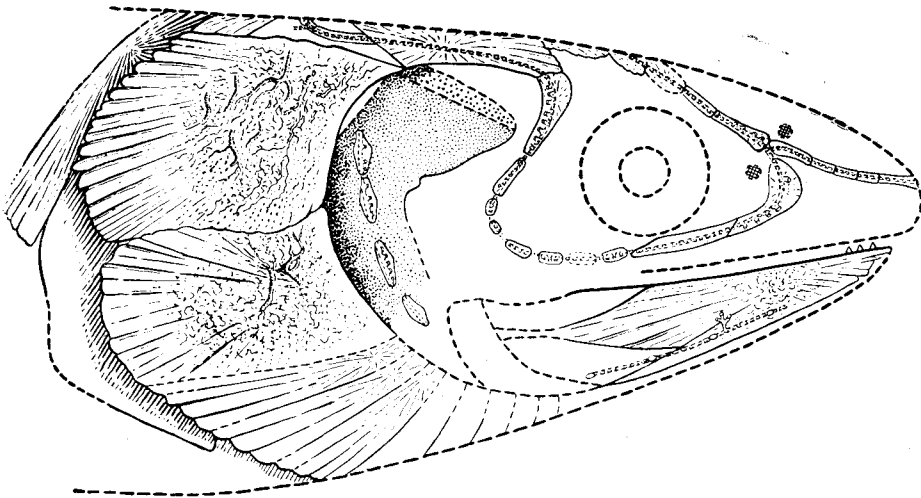


Рис. 67. *Errollichthys mirabilis* Lehman, голова сбоку, $\times 1$; н. триас, Мадагаскар (Lehman, 1952)

СЕМЕЙСТВО ERROLICHTHYIDAE
LEHMAN, 1952

Некрупные рыбы. Известна только голова. Вдоль подглазничного, отчасти надглазничного, преоперкулярного каналов и этmoidной комиссуры трубковидные кости. Остальных костей в рostrальной и щечной областях нет. Средние лобные кости многочисленные и мелкие. Dorsotegotica и теменные длинные. Кости задней части черепа тонкие, с редуцированными верхними слоями, с каналами боковой линии в виде открытых борозд. Зубов почти нет. Надглазничный канал не соединяется сзади с подглазничным и не переходит на parietale. Н. триас.

Errollichthys Lehman, 1952. Тип рода — *E. mirabilis* Lehm., 1952; н. триас Мадагаскара. Довольно большие орбиты. Парасфеноид с вертикальным отростком. Кожные кости с бугорками. Supracleithrum узкое (рис. 67, 68). Один вид.

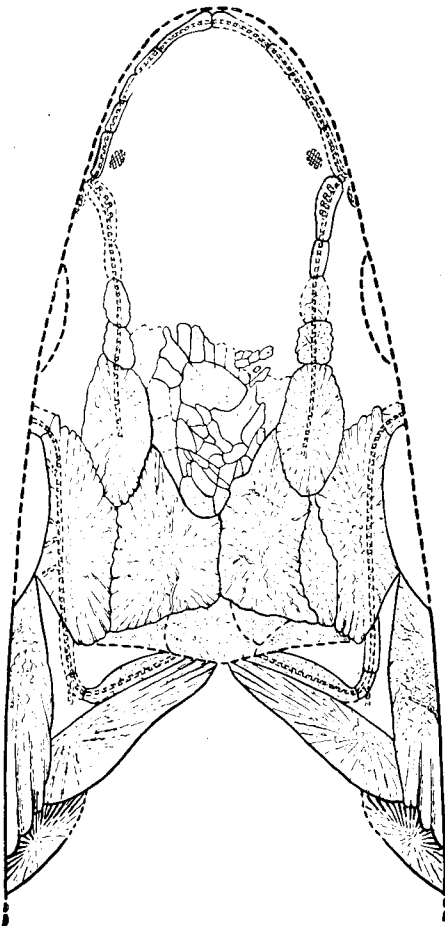


Рис. 68. *Errollichthys mirabilis* Lehman, голова сверху, $\times 1$; н. триас, Мадагаскар (Lehman, 1952)

ОТРЯД ACIPENSERIDA. ОСЕТРОВЫЕ

Рыло удлиненное. Рот нижний. Тело покрыто пятью рядами костных жучек или голое (кроме верхней лопасти хвостового плавника). Хвост гетероцеркный. Невральный череп почти сплошь хрящевой. Миодома нет. Maxillare, сросшееся с праемахилларе, плотно соединено с palatoquadratum, не сочленяющимся с черепом. Праеоперкулум в виде трубковидных костей или отсутствует. Надглазничный канал соединяется сзади с подглазничным, не переходя на parietale. Есть clavicula. Тел позвонков нет. Радиалии в спинном и анальном плавниках не окостеневшие. Фулькры только на верхней лопасти хвостового. Н. юра (н. лейас) — ныне. Три семейства: Chondrosteidae, Acipenseridae, Polyodontidae.

СЕМЕЙСТВО CHONDROSTEIDAE TRAQUAIR, 1877

Тело голое. Челюсти без зубов. Есть небольшое operculum, большое suboperculum и лучи жаберной крышки. Нет праеоперкулум. Есть

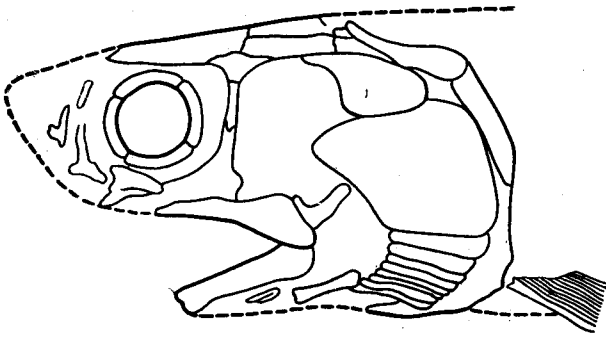


Рис. 69. *Chondrosteus acipenseroides* Egerton, реконструкция головы, $\times 1/4$; н. юра (н. лейас), Англия (Watson, 1925)

кольцо склеротики (четыре кости) и кольцо подглазничных костей. Окостеневших ребер нет. Н. юра (н. лейас) — н. мел.

Chondrosteus Egerton, 1858. Тип рода — *C. acipenseroides* Eg., 1858; н. юра (н. лейас) Англии. Крупные рыбы, до 2 м длиной. Спинной плавник над брюшными. Костей на рыле нет. Около 10 лучей жаберной крышки. Кожные кости и плавниковые лучи покрыты тонким слоем ганоина. Грудные плавники без колючки (рис. 69). Два вида. Н. юра (н. лейас) Англии.

Strongylosteus Jaekel, 1929. Тип рода — *Chondrosteus hindenburgi* Hennig, 1925; н. юра (в. лейас) З. Германии. Рыло покрыто многочисленными костями. На верхней лопасти хвоста сильные фулькры. Грудные плавники очень большие. Один вид.

Gyrosteus Woodward, 1889. Тип рода — *G. mirabilis* Woodw., 1889; н. юра (в. лейас) Англии. Рыбы до 7 м длиной с большим хвостом. Кости без ганоина, с едва заметным орнаментом. Зубы отсутствуют. Maxillare изогнуто, как у *Acipenser*. Парасфеноид с хорошо развитым восходящим отростком. Нуомандибulare с широким основанием. Тело голое, чешуя лишь на верхней лопасти хвоста. Один вид.

? *Stichopterus* Reis, 1910. Тип рода — *S. woodwardi* Reis, 1910; н. мел Забайкалья. Описан по остаткам плавников. Спинной длинный, начинается позади начала брюшных и простирается над анальным, около 50 лучей. В анальном больше 40, в брюшных около 39, в грудных около 28. Лучи членистые. Тело голое. Один вид.

СЕМЕЙСТВО ACIPENSERIDAE BONAPARTE, 1831. ОСЕТРЫ

Пять рядов костных жучек — спинной, два боковых, два брюшных. Между ними мелкие костные зернышки и пластинки. Ганоина нет. Челюсти без зубов, иногда зачаточные зубы на небе. Из костей жаберной крышки есть только suboperculum. Нуомандибulare и symplecticum большие. Рот (челюсти и palatoquadratum) подвижной. Жаберные тычинки немногочисленны. Спинной плавник позади брюшных. Первый луч грудных превращен в колючку. Ребра (плевральные) хорошо развиты, обычно окостеневают. Современные проходные и пресноводные рыбы Северного полушария. Ископаемые редко в третичных отложениях.

Huso Brandt, 1869. Тип рода — *Acipenser huso* Linnaeus, 1758; соврем., бассейны Адриатического, Черного, Каспийского морей. Несколько видов. Н. плиоцен (понт) Одессы.

Acipenser Linnaeus, 1758. Тип рода — *A. sturio* L., 1758; соврем., Северное полушарие (рис. 70). Несколько видов. Жучки и грудные колючки: в. мел Канады; эоцен и выше Европы; миоцен США; верхнетретичные отложения Европейской части СССР, З. Сибири; четвертичные Забайкалья.

СЕМЕЙСТВО POLYODONTIDAE BONAPARTE, 1838

Тело без жучек, голое или с очень мелкими разрозненными чешуями. Рыло очень длинное, плоское, лопатообразное. С каждой стороны лишь один луч жаберной крышки. Operculum отсутствует, suboperculum лопастное. Infraorbitalia сильно редуцированы. Нет quadrato-jugale

и отдельного *ectopterygoideum*. Ребра зачаточные, неокостеневшие. На челюстях мелкие зубы. Кости крыши черепа в коже, каналы боковой линии окружены собственными косточками. Н. эоцен — ныне.

развиты слабо. Тело покрыто маленькими разрозненными зубчиками. Есть хвостовые фулькры (рис. 71). Один вид.

Crossopholis Cope, 1883. Тип рода — *C. magnicaudatus* Cope, 1883; ср. эоцен Уайоминга,

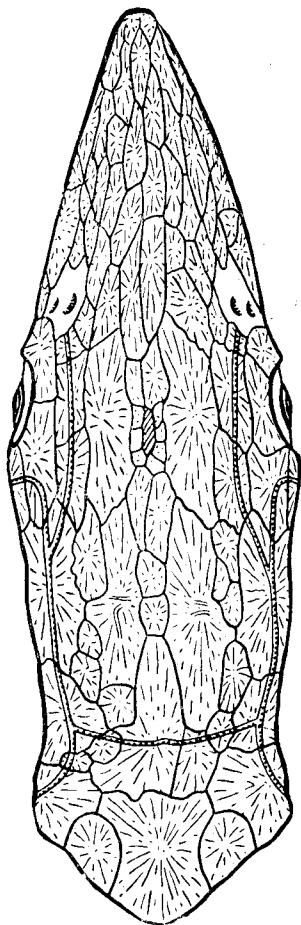


Рис. 70. *Acipenser sturio* Linnaeus, крыша черепа (Lehman, 1952)

Pholidurus Woodward, 1889. Тип рода — *P. disjectus* Woodw., 1889; в мел (сенон) Англии. Рыба известна лишь по хвосту. Хвостовые фулькры очень сходны с фулькрами *Psephurus*, но шире, более плоские и менее заострены. Лучи хвостового плавника покрыты ганоином и орнаментированы. Один вид.

Palaeopsephurus MacAlpin, 1947. Тип рода — *P. wilsoni* MacAlp., 1947; в мел Монтаны, США. Рыбы с длинным ростром. Крыша черепа с многочисленными костными пластинками в затылочной части и большими окнами по всему черепу. Рот большой. Подвесок очень косой. Есть *quadragatojugale*, хорошо развитое *suboperculum* и кожные кости плечевого пояса. Кости эндокрания

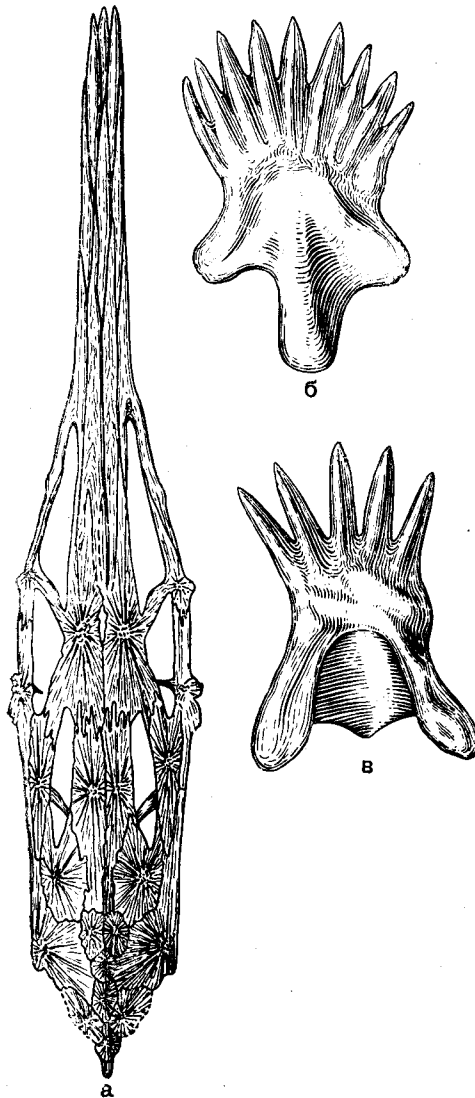


Рис. 71. *Palaeopsephurus wilsoni* MacAlpin

a — реконструкция крыши черепа, $\times 1/2$; *б* — внутренняя поверхность чешуи близ переднего хвостового щитка, $\times 14$; *в* — внешняя поверхность чешуи позади *supracleithrum*, $\times 14$; в мел. Монтана, США (MacAlpin, 1947)

США. Рыбы до 17 см длиной. Спинной и анальный плавники с коротким основанием, далеко позади. Первый позади последнего. Хвост большой, с сильными овальными фулькрами с желобком посредине. Чешуи многочисленны, с зазубренным задним краем. Один вид.

НАДОТРЯД POLYPTERI (CLADISTIA, BRACHIOPTERYGII). МНОГОПЕРЫ

Д. В. Обручев и А. А. Казанцева

Хвостовой плавник дифицеркный, верхняя лопасть без чешуи. Тело покрыто ганоидной чешуей. Число радиалий в анальном плавнике меньше числа лучей, спинной из большого числа отдельных плавничков, поддерживаемых одной радиалией каждый (рис. 72,а). Грудные плавники с небольшой мясистой лопастью; лучи на многочисленных радиалиях, причленяющихся к средней хрящевой пластинке и двум боковым удлинненным костям, сидящим в свою очередь на окостеневающих лопатке и коракоиде (рис. 73).

Maxillare слито с infraorbitalia и плотно соединено с palatoquadratum и праеорегулюм. Нет миодома и пинеального отверстия. С каждой стороны по два носовых отверстия. Есть брызгальце. Осевой скелет хорошо окостеневший. Есть спинные и брюшные ребра. Ключица имеется. Interoperculum нет. Лучи жаберной крышки представлены одной парой пластинок. Dermo-terotica слиты с parietalia. Зубы простые. Двойной ячеистый плавательный пузырь открывается с брюшной стороны кишечника; надглазничный

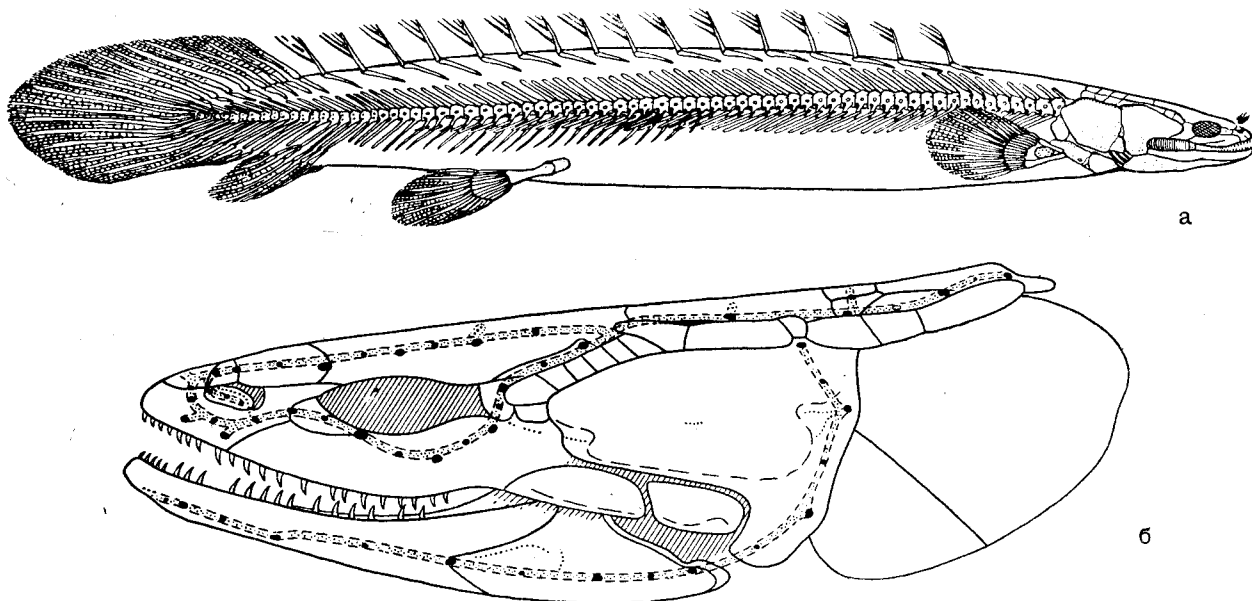


Рис. 72. *Polypterus bichir* Geoffroy Sainte-Hilaire
а — скелет (Dean, 1895); б — череп сбоку (Allis, 1922)

канал соединяется с подглазничным впереди и позади орбит. Эоцен — ныне. Один отряд Polypterida с одним семейством.

СЕМЕЙСТВО POLYPTERIDAE

Рыбы с длинным телом и ромбическими гапонидными, сильно налегающими чешуями. Череп в общем как у палеонисцид. Есть autoralatipum. Праеорегскулум соприкасается с верхней челюстью и расположено впереди орегскулум. Нет symplecticum. Нижняя челюсть с праеarticulare. Mesosogasoideum нет. Брюшной плавник с четырьмя радиалиями и окостеневшей тазовой костью. Жесткий луч спинного плавника уплощен в передне-заднем направлении. В. эоцен — ныне.

Polypterus Geoffroy Sainte-Hilaire, 1802. Тип рода — *P. bichir* G. S.-Nil., 1802; соврем., Нил. До 120 см длиной. Хищник (рис. 72, 73). Девять видов. Пресные воды Африки. Чешуи в в. эоцене Египта.

Calamoichthys Smith, 1865. Тип рода — *C. calabaricus* Smith, 1865; соврем., пресные воды Африки. До 40 см длиной. Брюшных плавников нет. Один вид.

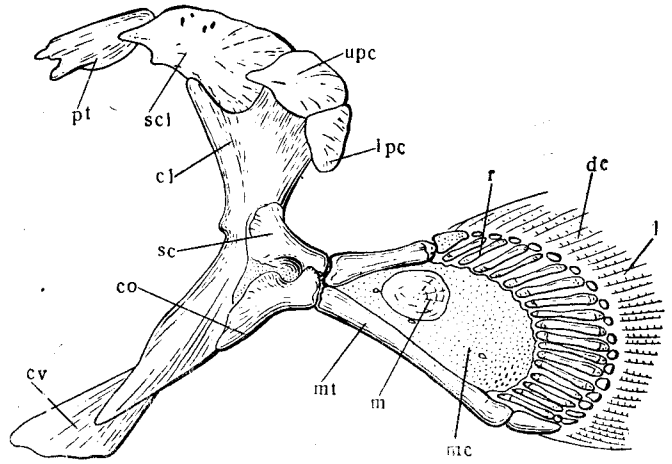


Рис. 73. *Polypterus bichir* Geoffroy Sainte-Hilaire, плечевой пояс (Goodrich, 1909)

cl — cleithrum; co — коракоид; cv — ключица; dc — дистальная радиалия; l — кожный луч; lpc — нижнее postcleithrum; m — мезоптеригиальная костная пластинка; mc — мезоптеригиальный хрящ; mt — метаптеригий; pt — posttemporale; r — радиалия; sc — лопатка; scl — supracleithrum; upc — верхнее postcleithrum

НАДОТРЯД HOLOSTEI. КОСТНЫЕ ГАНОИДЫ (Protostrydi — Halecostomi, pars)

П. Г. Данильченко *

Череп у большинства не окостеневает полностью, а состоит из ряда костей, в общем типичных и для следующего надотряда Teleostei. Maxillare не прикрепляется неподвижно к praepreoperculum. Interoperculum обычно есть. Надглазничный канал, как правило, переходит сзади в канал боковой линии. Нижняя челюсть сложного строения, состоит из многих костей. Есть почти всегда гулярная пластинка. Clavicula отсутствует. Позвонки обычно не вполне окостеневшие. Каждое radiale в спинном и анальном плавнике несет по одному лучу. В плавниках нередки фулькры. Чешуя или не ганоидная или, если ганоидная, лишена слоя космина. В чешуе и костях обычно есть tubuli.

Holostei впервые появляются в перми, в юре они достигают наибольшего распространения, в

мелу их число заметно сокращается, а до современной эпохи доживают лишь немногие из них (*Amia*, *Lepisosteus*). По системе Л. С. Берга эта группа состоит из шести отрядов, родственные отношения между которыми изучены недостаточно. Не выяснен также характер филогенетических связей этих отрядов с более древними ганоидными рыбами. По-видимому, Holostei не представляют собой естественной филогенетической группы, связанной непосредственным родством, и могут рассматриваться лишь как искусственное объединение параллельно развивающихся ветвей поздних ганоидов: Пермь — ныне. Семь отрядов: Ospiida, Amiida, Aspidorhynchida, Pycnodontida, Pachycormida, Lepisosteida, Pholidophorida.

* Кроме отряда Ospiida.

ОТРЯД OSPIDA

Л. С. Берг и Д. В. Обручев

Maxillare освобождается от плотной связи с праеоперкулум и более или менее подвижное. Postrostrale отсутствует и крупные pasalia соприкасаются между собой (как у *Amia*). Есть symplecticum. Есть interoperculum и supra-maxillare. Радиалии в спинном плавнике окостеневают одним рядом. Хвост укороченно-гетероцеркный. Нижняя челюсть с развитым венечным отростком (как у *Amia*), есть supraangulare. Все это — признаки высокой организации, сближающие отряд с Amiida. Но, с другой стороны, череп окостеневаает в виде сплошной коробки (возможно, что в этmoidной области имеется второе окостенение). У некоторых в чешуях следы космина; строение миодома, лабиринта и наличие fossa Bridgei, как у палеонисцид. В. пермь? — триас. Два семейства: Parasemionotidae и Tun-gusichthyidae.

СЕМЕЙСТВО PARASEMIONOTIDAE STENSIÖ, 1932.

(*Ospidae Stensiö, 1932;*
Promecosominidae Wade, 1941)

Maxillare не соприкасается с праеоперкулум. Подвесок вертикальный или слабо наклонный. Nuomandibulare с отверстием для ветви п. facialis и с processus opercularis. Лучи жаберной крышки многочисленны. Тел позвонков нет. Каналы системы боковой линии на голове как у палеонисцид. Есть дополнительные боковые линии выше, а иногда и ниже середины тела. Фулькры есть. Триас.

Watsonulus Brough, 1939. Тип рода — *Watsonia eugnathoides* Piveteau, 1929, nom. gen. праеосс.; н. триас Мадагаскара. Праеоперкулум немного наклонено вперед, наверху широкое, цельное. Maxillare и supra-maxillare длинные и связаны с

infraorbitalia. Два вида. Н. триас Мадагаскара и В. Гренландии.

Parasemionotus Piveteau, 1929. Тип рода — *P. labordei* Piv., 1929; н. триас Мадагаскара. Праеоперкулум вертикальное. Maxillare и supra-maxillare более короткие, первое соприкасается только с передним infraorbitale. Два вида. Н. триас Мадагаскара и В. Гренландии.

Stensionotus Lehman, 1952. Тип рода — *S. intercessus* Lehm., 1952; н. триас Мадагаскара. Праеоперкулум вертикальное, его верхняя часть распадается на несколько косточек, граничащих с суборбитальными. Подвесок вертикальный. Maxillare и supra-maxillare длинные и соприкасаются с infraorbitalia. Один вид.

Jacobulus Lehman, 1952. Тип рода — *J. novus* Lehm., 1952; н. триас Мадагаскара. Праеоперкулум немного наклонено вперед и разделено на 2—3 части, из которых одна несет вертикальную и горизонтальную ямочные линии, а другая (узкая) — преоперкулярный канал. Один вид.

Thomasinotus Lehman, 1952. Тип рода — *T. divisus* Lehm., 1952; н. триас Мадагаскара. Праеоперкулум разделено на четыре части, узкую заднюю с преоперкулярным каналом и три передних. Один вид.

Ospia Stensiö, 1932. Тип рода — *O. whitei* St., 1932; н. триас В. Гренландии. Длина 18—20 см. Праеоперкулум слегка наклонено вперед, цельное, передний и задний края выпуклые. Зубы притупленные. Чешуи в передней части боков зазубренные. Один вид.

Broughia Stensiö, 1932. Тип рода — *B. perleidoides* St., 1932; н. триас В. Гренландии. Праеоперкулум как у *Ospia*. Зубы конические,

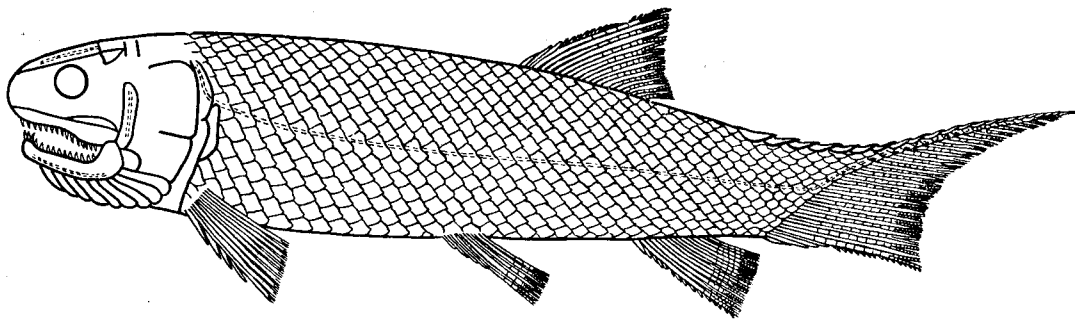


Рис. 74. *Tungusichthys acentrophoroides* Berg, $\times 1,5$; н. триас, Нижняя Тунгуска (Берг, 1941)

заостренные. Чешуи сзади не зазубренные. Один вид.

Promecosomina Wade, 1941. Тип рода — *P. formosa* Wade, 1941; ср. триас Австралии. Праеорескулум подразделено на две части. Supramaxillare широкое. Один вид.

СЕМЕЙСТВО TUNGUSICHTHYIDAE BERG, 1940

Праеорескулум узкое, вертикальное (даже слабо загнутое назад верхним концом). Maxillare соприкасается с праеорескулум, но не соединено с ним. Во всех плавниках лучи широко расставлены. Верхняя лопасть хвоста узкая, длинная. Брюшные плавники сидят на удлинённой тазовой кости. Надглазничный чувствительный канал оканчивается у заднего края frontale или в самой передней части parietale. Н. триас.

Tungusichthys Berg, 1941. Тип рода — *T. acentrophoroides* Berg, 1941; н. триас Тунгусского бассейна. Небольшие удлинённые рыбы, чешуя ромбическая, гладкая, сзади не зазубренная. По средней линии тела чешуи несколько увеличены. Сильные клыковидные, частью цилиндрические зубы на обеих челюстях. Кости головы и чешуи покрыты ганоином, но лишены скульптуры. Глаза сравнительно небольшие. Спинной, анальный и брюшной плавники короткие, спинной над промежутком между началом брюшного и началом анального, в хвостовом не более 20 ветвистых лучей. На всех плавниках фулькры. Лучи грудных, брюшных и спинного проксимально нечленисты. Грудные из 11—12 лучей, брюшные из 5—7. Около 35 рядов чешуй от жаберной крышки до основания хвостового плавника (рис. 74). Два вида. Н. триас Нижней Тунгуски.

ОТРЯД АМИДА

Parietalia парные, реже слиты в одну пластинку. Рыло короткое, не вытянутое вперед. Праemaxillare не выдвигаемое, плотно соединено с черепом, maxillare обычно с supramaxillare. Есть праeethmoidea. Праеорескулум нормального строения. Несколько радиалий грудного плавника сидят на метаптеригии (а не на поясе). Тела позвонков, если имеются, не опистоцельные. Межмышечных косточек нет. В. пермь — ныне. 11 семейств: Acentrophoridae, Lepidotidae, Macrosemiidae, Caturidae, Sinamiidae, Amiidae, Paracentrophoridae, Catevarirolepididae, Lombardiniidae, Signeuxellidae, Gigantodontidae.

СЕМЕЙСТВО ACENTROPHORIDAE BERG, 1955

Тело умеренно удлинённое. Frontalia слиты в одну кость. Maxillare короткое. На челюстях палочковидные зубы. Глаза окружены одним

рядом косточек. Хорда сохраняется. Есть окостеневшие верхние и нижние дуги и ребра. В скелете грудного плавника около восьми радиалий. На всех плавниках заметные фулькры, верхняя лопасть хвостового очень узкая и представлена в задней части всего одним рядом чешуй. Чешуя ромбическая, тонкая, налегающая. В. пермь.

Acentrophorus Traquair, 1877. Тип рода — *Palaeoniscus varians* Kirkby, 1862; в. пермь Англии. Высота тела 3—4 раза в длину его и обычно несколько превышает длину головы. Зубы на сошнике и нёбных имеются. Спинной плавник короткий, его начало немного позади вертикали основания брюшных. Лучи всех плавников при основании нечленисты. Чешуи боковой линии постепенно уменьшаются кзади (рис. 75). Около пяти видов. В. пермь Англии и Германии.

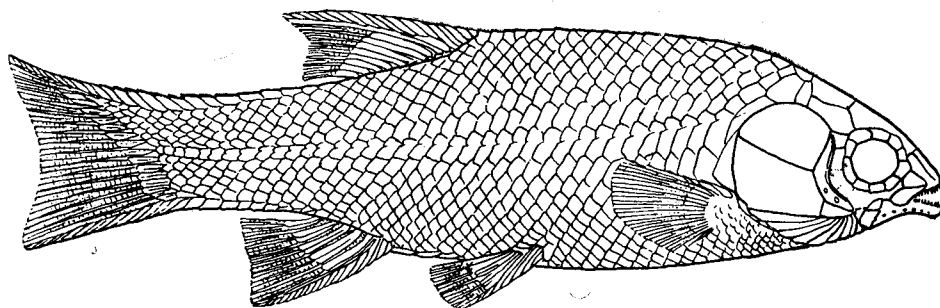


Рис. 75. *Acentrophorus varians* (Kirkby), $\times 1$; в. пермь, Англия (Gill, 1923)

СЕМЕЙСТВО LEPIDOTIDAE OWEN, 1860
(*Semionotidae* Woodward, 1890)

Тело умеренно или слабо удлиненное. Гроп-
talia парные. Рот небольшой, зубы палочковид-
ные или пластинчатые. Позвонки в виде колец
или полуколец. Спинной плавник занимает мень-
ше половины длины спины. Плавниковые лучи
сильные, фулькры большие. Верхняя лопасть
хвоста короткая, не достигает конца плавника.
Чешуя ромбическая, в хвостовом отделе нередко
другой формы. Триас — мел.

Semionotus Agassiz, 1832 (*Ischypterus* Egerton,
1847). Тип рода — *Palaeoniscum arenaceum* Berger,
1832; триас (кейпер) Германии. Высота тела около
2,5—3 раз в длине тела. Кости головы гладкие

Serrolepis Quenstedt, 1852. Тип рода — *S. su-
evicus* Dames, 1888; в. триас Бюртемберга. Слабо
изученный род, известный по широким гребен-
чатым чешуям. Один вид.

Sargodon Plieninger, 1847. Тип рода — *S. to-
micus* Pl., 1847; в. триас Германии и Англии.
Известен по долотообразным зубам с длинными
корнями. Один вид.

Lepidotes Agassiz, 1832 (*Lepidosaurus* Meyer,
1830; *Lepidotus*, *Sphaerodus* Agassiz, 1833; *Scro-
bodus* Münster, 1842; *Plesiodus* Wagner, 1863;
Prolepidotus Michael, 1893). Тип рода — *Cyp-
rinus elvensis* Blainville, 1818; н. юра (лейас)
Франции и Германии. Высота тела около 3—4 раз
в длине тела. Кости головы покрыты слоем га-
ноина, гладкие или бугорчатые. Зубы полусфе-
рические, тупо-конические или палочкообраз-
ные. Фулькры большие, двурядные, имеются на
всех плавниках. Спинной плавник значительно
больше анального, грудные большие, брюшные
сравнительно маленькие, хвостовой широкий,
выемчатый. Чешуя плотная, гладкая или косо-
гребенчатая (рис. 77; табл. IV, фиг. 6). Много
видов. Юра Подмосковья; в. триас — мел 3. Ев-
ропы; юра Индии, Мадагаскара; мел Африки,
С. и Ю. Америки.

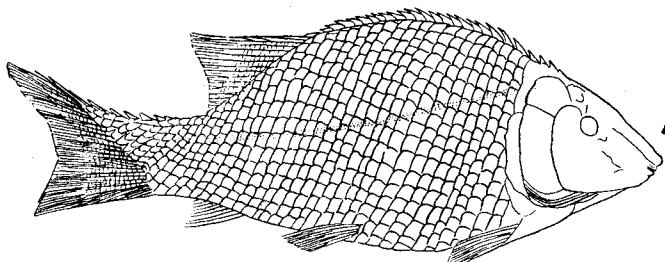


Рис. 76. *Semionotus kapffi* Fraas, $\times 0,7$; в. триас, Штутгарт,
3. Германия (Woodward, 1932)

или слегка орнаментированные. Праеорегсulum
узкое, изогнутое. Ребра окостеневшие. Спинной
плавник хорошо развит, его задний конец обыч-
но против середины анального, парные неболь-
шие. Спинные чешуи образуют выступающий
зубчатый гребень. Чешуя плотная (рис. 76).
Около 15 видов. Триас 3. Европы; система кар-
ру Ю. Африки; пермь или триас Мадагаскара;
триас С. Америки.

Aphnelepis Woodward, 1901. Тип рода —
A. australis Woodw., 1901; юра Ю.-В. Австра-
лии. Как *Semionotus*, но чешуя очень тонкая,
особенно в хвостовом отделе, на спине нет греб-
ня из увеличенных чешуй. Один вид.

Dapedium Leach, 1822 (*Dapedius* Agassiz, 1835;
Amblyurus Agassiz, 1836; *Aechmodus* Egerton,
1854; *Omalopleurus* Costa, 1873). Тип рода — *D.
politum* Leach, 1822; н. лейас Англии. Высота
тела около 1,5 раза в длине тела. Наружные
кости с бугорками или гребнями ганоина. Глаз
окружен замкнутым кольцом из небольших че-
тырехугольных пластинок, позади которых рас-
положено пять — восемь suborbitalia. Орегсу-
lum, suboregсulum и interoregсulum большие.
Праеорегсulum узкое, полностью или частично
перекрыто suborbitalia. Спинной плавник длин-
ный, но занимает не более половины длины спи-
ны, анальный против спинного, заметно короче
его. Парные плавники маленькие, хвостовой
слабо выемчатый. Чешуя плотная, иногда бугор-
чатая, на середине тела высокая (рис. 78). Много

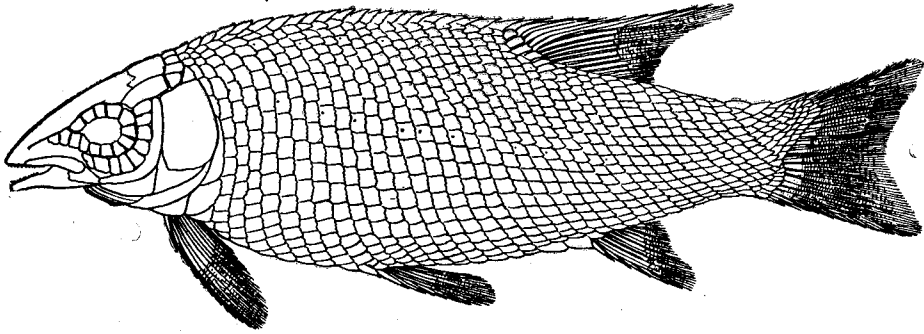


Рис. 77. *Lepidotes minor* Agassiz, $\times 1$; в. юра (пурбек), Англия (Woodward, 1895)

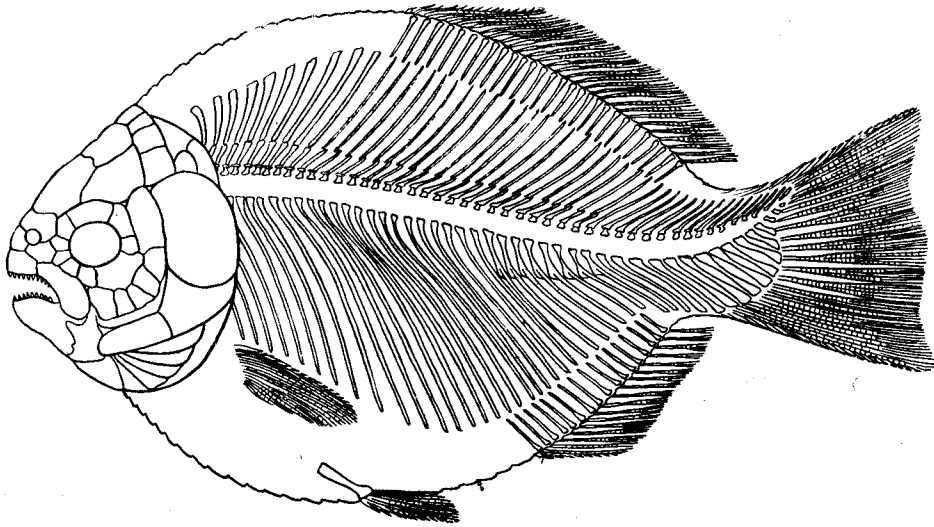


Рис. 78. *Dapedium politum* Leach, $\times 1$; н. юра (лейас), Англия (Woodward, 1895)

видов. Триас Альп; юра Англии, Германии и Франции; гондванские слои Индии.

Aetheolepis Woodward, 1901. Тип рода — *A. mirabilis* Woodw., 1901; юра Австралии. Сходен с *Dapedium*, но высокие ромбические чешуи туловища постепенно переходят в тонкие овальные чешуи хвоста. Один вид.

Tetragonolepis Bronn, 1830 (*Pleurolepis* Quenstedt, 1852; *Homoeolepis* Wagner, 1860). Тип рода — *T. semicineta* Bronn, 1830; н. юра (лейас) Германии. Высота тела около 1,2—1,5 длины. Брюшной профиль сильно выпуклый; расстояние от спинного профиля до оси позвоночника в 2—3 раза меньше, чем от оси позвоночника до брюшного профиля. Брюшные килевые чешуи сильно развиты, обычно образуют зазубренный

киль. В остальном сходен с *Dapedium*. Много видов. Юра Германии, Англии и Индии

Кроме того: *Eosemionotus* Stolley, 1920, ср. триас Европы; *Woodthorpea* Swinnerton, 1925, в. триас Англии; *Heterostrophus* Wagner, 1863, юра Германии; *Paralepidotus* Stolley, 1920, в. триас Тироля; *Alleiolepis* Heller, 1953 (*Leiolepis* Heller, 1952, nom. praecoc.), триас Германии; *Aphelolepis* Heller, 1953 и *Archaeolepidotus* Accordi, 1955, н. триас Италии; *Asiatolepidotus* Su, 1959, триас Китая; *Corunegenus* Wade, 1942, триас Австралии; *Enigmatichthys* Wade, 1935, триас Австралии; *Panteleion* Whitley, 1951 (*Prionopleurus* Fischer, 1852, nom. praecoc.), юра Урала; *Sinosemionotus* Yuan et Koh, 1936, мезозой Китая.

СЕМЕЙСТВО MACROSEMIIDAE
COPE, 1889

Тело удлинненное или умеренно удлинненное. Рот небольшой, зубы палочковидные или конические, на внутренней стороне челюстей нередко бугорчатые. Спинной плавник длинный, занимает не менее половины длины спины. Лучи

вуют (рис. 79). Около 20 видов. Ср. триас — в. юра З. Европы.

Legnonotus Egerton, 1854. Тип рода — *L. cothamensis* Eg., 1854; в. триас (рэт) Англии. Сходен с *Ophiopsis*, но краевые зубы очень длинные, спинной плавник занимает почти всю длину спины, чешуи на боках тела высокие. Несколько видов. В. триас Англии и Австрии.

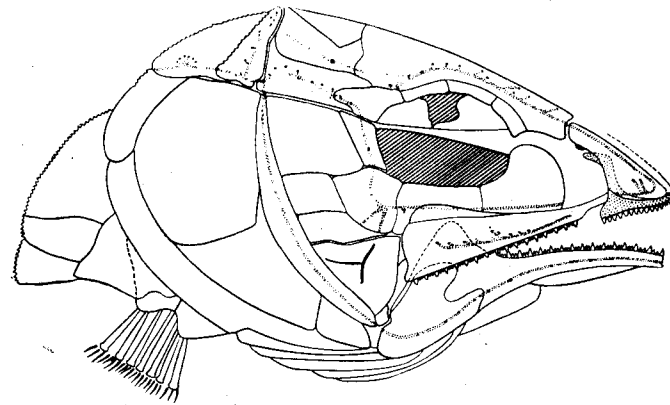


Рис. 79. *Ophiopsis guigardi* Thiollière, × 0,7; в. юра, Франция (Saint-Seine, 1949)

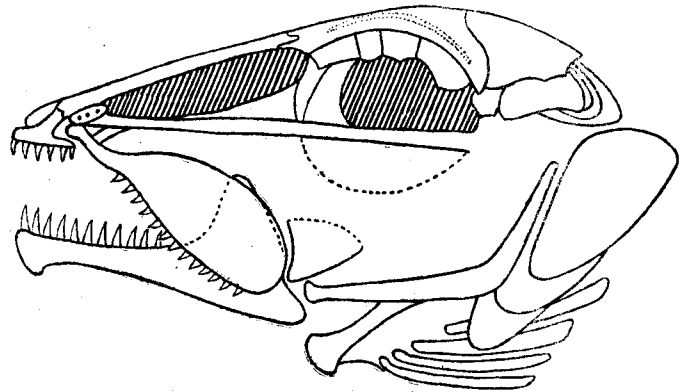


Рис. 80. *Notagogus iniomontis* Thiollière, × 4; в. юра, Франция (Saint-Seine, 1949)

плавников крупные, на концах членистые и обычно разветвленные. Фулькры развиты в различной степени. Чешуи ромбические или несколько округлые. По ряду других признаков сходно с *Lepidotidae*. Ср. триас — в. мел.

Ophiopsis Agassiz, 1834. Тип рода — *O. pro-cera* Agassiz, 1844; в. юра (н. кимеридж) Баварии. Высота тела около 5—7 раз в длину. Спинной плавник высокий, в передней части из 15—35 лучей, занимает около половины длины спины. Анальный короткий, с немногочисленными лучами, на парных фулькры нередко отсут-

Eusemius Vetter, 1881. Тип рода — *E. beatae* Vetter, 1881; в. юра Баварии. Весьма близок к *Ophiopsis*, но все лучи спинного плавника неветвисты. Один вид.

Macrepistius Cope, 1894. Тип рода — *M. arenatus* Cope, 1894; н. мел Техаса. Отличается от *Ophiopsis* вздутыми макушками зубов. В спинном плавнике не менее 32 лучей. Один вид.

Notagogus Agassiz, 1844 (*Blenniomoerus* Costa, 1850; *Calignathus* Costa, 1853). Тип рода — *N. pentlandi* Ag., 1844; н. мел (неоком) Неаполя.

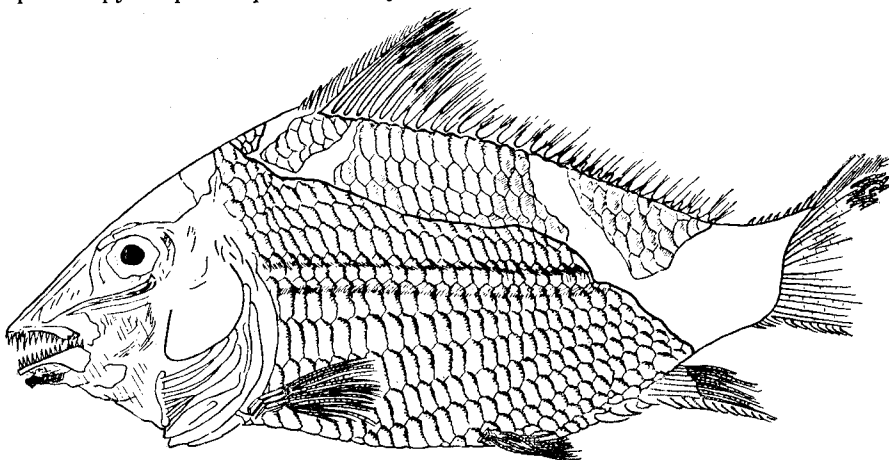


Рис. 81. *Histonotus falsani* Thiollière, × 0,7; в. юра, Франция (Saint-Seine, 1949)

Высота тела около 3—4 раз в длину. Кольца позвонков массивные. Спинной плавник разделен на две части; передняя с широко расставленными лучами и не выше задней (рис. 80). Около 10 видов. В. юра — н. мел З. Европы.

Propterus Agassiz, 1834 (*Rhynchoncodes* Costa, 1850). Тип рода — *P. microstomus* Ag., 1834; в. юра (кимеридж) Баварии. Как *Notagodus*, но тело более высокое, кольцевое окостенение

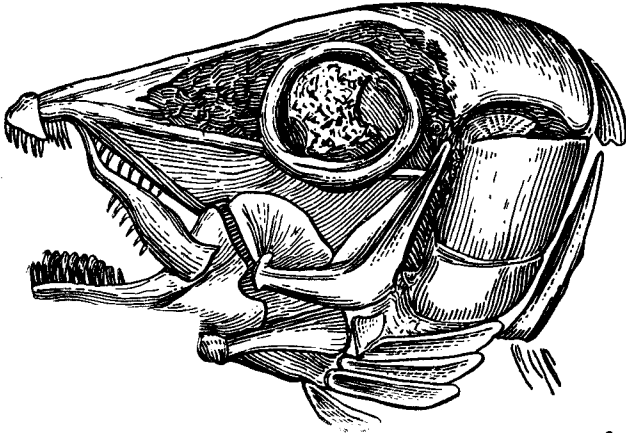


Рис. 82. *Macrosemius latiusculus* Wagner, × 1,2; в. юра, Бавария (Woodward, 1932)

позвонков менее массивное, передняя часть спинного плавника заметно выше задней. Около 10 видов. В. юра Германии и Испании; н. мел Италии.

Histionotus Egerton, 1854. Тип рода — *H. angularis* Eg., 1854; в. юра (пурбек) Англии. Высота тела около 4 раз в длину. Спина с угловым выгибом у затылка. Спинной плавник занимает почти всю длину спины, анальный маленький, грудные заметно больше брюшных, хвостовой глубоко выемчатый (рис. 81). Около пяти видов. В. юра Англии, Германии и Франции.

Macrosemius Agassiz, 1834 (*Disticholepis* Thiollière, 1873). Тип рода — *M. rostratus* Ag., 1844; в. юра (кимеридж) Баварии. Высота тела около 5 раз в длину. Челюсти с сильными коническими или палочковидными зубами. Спинной плавник с 25—40 лучами, от затылка до основания хвостового; хвостовой округлый, с крупными фулькрами. Чешуи тонкие, ромбические. В остальном сходен с *Histionotus* (рис. 82). Около 10 видов. В. юра Германии и Франции.

Petalopteryx Pictet, 1850 (*Aphanepygus* Bassani, 1879). Тип рода — *P. siriacus* Pictet, 1850; в. мел Сирии. Высота тела около 6—9 раз в длину. Голова небольшая, с многочисленными мелкими суборбитальными пластинками. Спинной плавник длинный, с 45—75 неветвистыми

лучами; анальный, по-видимому, отсутствует. Фулькры только на хвостовом. Около пяти видов. Мел Сирии и Югославии.

Кроме того: *Eucheliolepis* Woodward, в. юра Англии и Франции; *Uarbyichthys* Wade, 1941, юра Австралии.

СЕМЕЙСТВО SATURIDAE KOKEN, 1911

(*Eugnathidae* Nicholson et Lydekker, 1889; *Furidae* Jordan, 1923)

Тело умеренно удлинненное, слабо сжатое с боков. Рот большой. Краевые зубы на челюстях конические, заметно крупнее внутренних. Кости головы массивные, покрытые ганоином. Позвонок обычно в виде неполных колец. Спинной плавник короткий. Лучи плавников сильные, членистые, на концах разветвленные. Фулькры хорошо развиты. Чешуя ромбическая, иногда округлая, у некоторых с тонким слоем космина. Триас — мел.

Allolepidotus Deecke, 1889 (*Plesiolepidotus* Schlosser, 1923). Тип рода — *Pholidophorus ruppelii* Bellotti, 1857; в. триас С. Италии. Высота тела около 3—4 раз в длину. Покровные кости тонкие, орнаментированные. Рыло короткое, тупое. Спинной плавник треугольный, его начало против или немного позади основания брюшных, анальный позади спинного, хвостовой умеренно выемчатый. Фулькры бисериальные, крупные. Чешуя плотная, обычно гладкая, иногда зазубренная сзади. Увеличенных килевых чешуй на спине нет. Около пяти видов. Ср. — в. триас Италии и Тироля.

Furo Gisl, 1848 (*Brachyichthys* Winkler, 1861; *Eulepidotus* Egerton, 1868, пом. праеосс.; *Heterolepidotus* Egerton, 1872; *Isopholis* Zittel, 1887). Тип рода — *Eugnathus orthostomus* Agassiz, 1844, пом. gep. праеосс.; н. юра (н. лейас) Англии. Высота тела около 4—6 раз в длину. Рыло несколько удлинненное. На челюстях крупные конические зубы, чередующиеся с более мелкими. Кости гладкие или бугорчатые. Плавники хорошо развиты, с фулькрами, спинной против брюшных, заметно впереди анального, хвостовой выемчатый. Чешуи толстые, их длина больше высоты (рис. 83). Много видов. Мезозой Тянь-Шаня; юра З. Европы.

Caturus Agassiz, 1834 (*Uraeus* Agassiz, 1833, пом. праеосс.; *Strobilodus* Wagner, 1851; *Endactis* Egerton, 1858; *Thlattodus* Owen, 1866; *Ditaxiodus* Owen, 1866; *Conodus* Woodward, 1895, пом. праеосс.). Тип рода — *C. furcatus* Ag., 1834; юра Баварии. Сходен с *Furo*, но чешуи тонкие, налегающие. Позвонок полукольцевые, ребра короткие (рис. 84). Много видов. Триас — в. юра З. Европы; юра Кубы и В. Гренландии.

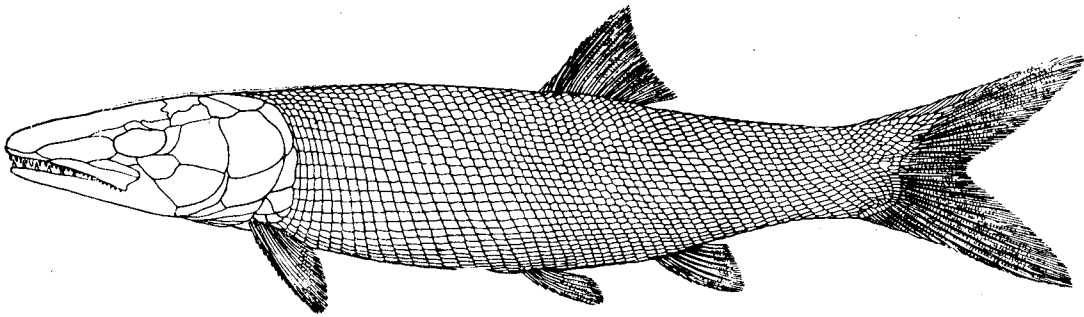


Рис. 83. *Furo orthostomus* (Agassiz), $\times 0,5$; н. юра (н. лейас), Англия (Woodward, 1895)

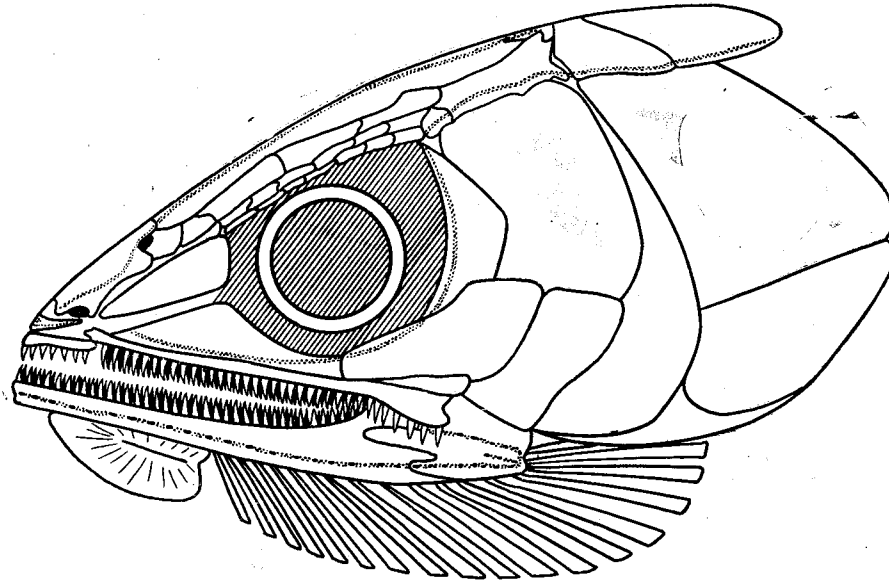


Рис. 84. *Caturus drieri* Thiollière, $\times 0,7$; в. юра, Франция (Saint-Seine, 1949)

Callopterus Thiollière, 1858. Тип рода — *C. agassizi* Thiol., 1858; в. юра (кимеридж) Франции. Сходен с *Caturus*, но спинной плавник против анального. Около пяти видов; в. юра Германии и Франции; н. мел Бельгии.

Eurycormus Wagner, 1863. Тип рода — *E. speciosus* Wagner, 1863; в. юра (кимеридж) Баварии. Как *Caturus*, но позвонки в хвостовом отделе в виде полных колец, зубное вооружение более слабое (рис. 85). Около пяти видов. В. юра Германии и Англии.

Osteorachis Egerton, 1868 (*Isocolum* Egerton, 1868; *Harpactes*, *Harpactira* Egerton, 1876). Тип рода — *O. macrocephalus* Eg., 1868; н. юра (н. лейас) Дорсетшира, Англия. Высота тела около 5—6 раз в длину. Покровные кости с бугорками или складками. Краевые зубы большие, широко расставленные, внутренние тонкие, расположены пучками. Крупные полукольцевые позвонки. Фулькры на всех плавниках. Спин-

ной против брюшных, впереди анального. Чешуя тонкая. Около трех видов. Н. юра Англии.

Neorhombolepis Woodward, 1888. Тип рода — *N. excelsa* Woodw., 1888; в. мел (турон) Англии. Краевые и внутренние зубы крупные. Supramaxillare длинное. Suboperculum большое, отделено от operculum перегородкой. Позвонки короткие, кольцевые или полностью окостеневшие. Чешуи толстые, удлиненные. Около трех видов. Мел Англии; н. мел Бразилии.

Lophiostomus Egerton, 1852. Тип рода — *L. dixoni* Eg., 1852; в. мел (сенон) Англии. Кости покрыты ганоином. На черепе позади глаз пара выступов. Позвонки кольцевые. Около трех видов. Мел Англии.

Кроме того: *Otomitla* Felix, 1891, мел Мексики; *Dandyia* White et Moy-Thomas, 1941 (= *Spaniolepis* Kramberger, 1905, пом. праеосс.), триас Австрии; *Eoeugnathus* Brough, 1939, триас Ломбардии.

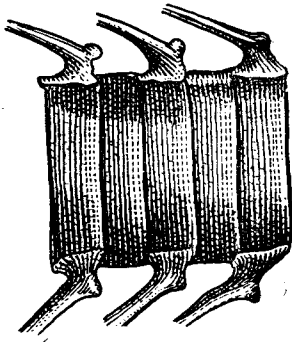
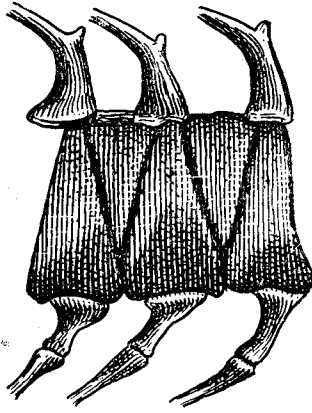


Рис. 85. *Eurycormus speciosus* Wagner, позвонки, $\times 1$; в. юра, Бавария (Woodward, 1932)

СЕМЕЙСТВО SINAMIIDAE
BERG, 1940

Теменные кости слиты в одну. Tabularia многочисленны. Supraoccipitale нет. Supraorbitalia есть. Некоторые кости и чешуя покрыты ганоином. Хрящевой череп окостеневает в значительной степени. Зубы на челюстях сильные, конические. Лучи жаберной крышки многочисленные. Чешуя ромбическая. Н. мел.

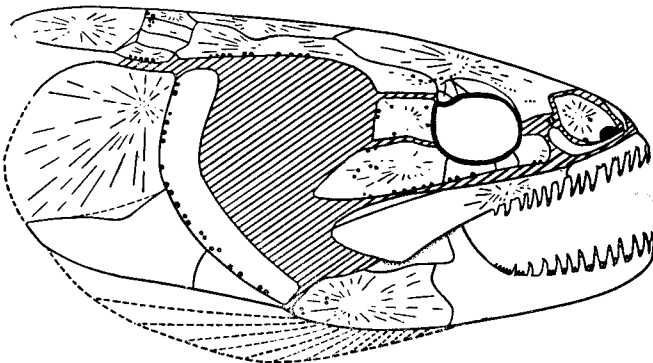


Рис. 86. *Sinamia zdanskyi* Stensiö, $\times 1$; н. мел, Китай (Stensiö, 1935)

Sinamia Stensiö, 1936. Тип рода — *S. zdanskyi* St., 1936; н. мел С. Китая. Рыло широкое, короткое, длина его равна диаметру орбиты, около $\frac{1}{5}$ длины головы. Верхняя челюсть заметно заходит за задний край глаза. Maxillare сзади сильно расширено и лишено зубов, впереди с зубами. Supramaxillare тонкое, длинное. Operculum широкое, с заметной радиальной скульптурой (рис. 86). Один вид.

СЕМЕЙСТВО AMIIDAE
BONAPARTE, 1837

Тело умеренно удлинненное. Parietalia парные. Supraoccipitale нет. Mesethmoideum непарное, включает комиссу подглазничного канала. Supraorbitalia нет. Opisthoticum отсутствует. Краевые зубы конические, сильные. Есть supraangulare. Гулярная пластинка большая.

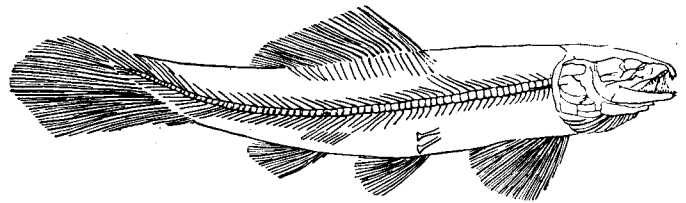


Рис. 87. *Urocles elegantissimus* Wagner, $\times 0,7$; в. юра, Бавария (Woodward, 1932)

Лучи жаберной крышки широкие, немногочисленные. Фулькры отсутствуют или развиты слабо. Плавательный пузырь ячеистый. Чешуя тонкая, циклоидная, как и кости, без ганоина. В. юра — ныне.

Liodesmus Wagner, 1863 (*Lophiurus* Vetter, 1881). Тип рода — *Pholidophorus gracilis* Agassiz, 1844; в. юра (кимеридж) Баварии. Голова большая, рыло тупое. Краевые зубы большие, широко расставленные. Центры позвонков не окостеневшие. Фулькр нет. Спинной плавник короткий, против брюшных, хвостовой округлый, усеченно-округлый или слабо выемчатый. Чешуя очень мелкая. Несколько видов. В. юра Германии.

Urocles Jordan, 1919. Тип рода — *Megalurus lepidotus* Ag., 1844; в. юра (кимеридж) Баварии. Позвонки полностью (у взрослых) окостеневшие, иногда слабо двояковогнутые. Ребра короткие, тонкие. Фулькры иногда есть. Спинной плавник удлиненный, но занимает не более трети длины спины, хвостовой большой, округлый. Чешуя овально-удлиненная (рис. 87). Около 10 видов. В. юра Э. Европы; н. мел Бразилии.

Amiopsis Kner, 1863. Тип рода — *A. prisca* Kner, 1863; н. мел Истрии. Сходен с *Urocles*,

но позвонки с ямками на боках. Около трех видов. Н. мел Югославии и Бельгии; в юра (пурбек) Англии.

Ionoscopus Costa, 1853 (*Macrorhipis* Wagner, 1863; *Attakeopsis* Thiollière, 1873; *Opsignonus* Kramberger, 1882). Тип рода — *I. petrarioia* Costa, 1853; н. мел Италии. Сходен с *Oligopleurus*, но нижняя челюсть не выступает вперед,

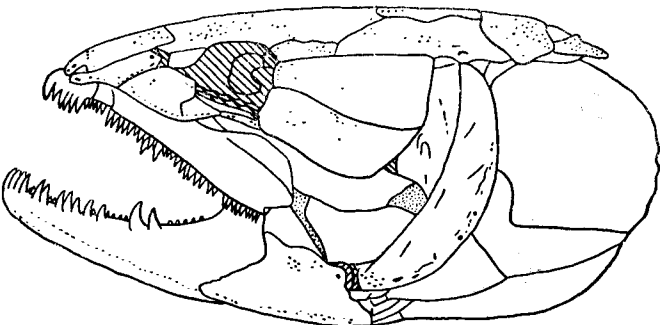


Рис. 88. *Amia calva* Linnaeus, $\times 1,5$; соврем. (Берг, 1955)

позвонки без ямок на боках, их высота обычно равна длине, спинной плавник короткий, впереди анального, хвостовой глубоко выемчатый.

Несколько видов. В юра Германии и Франции; н. мел Италии.

Spathiurus Davis, 1887 (*Amphilaphurus* Davis, 1887). Тип рода — *S. dorsalis* Davis, 1887; в. мел Ливана. Сходен с *Ionoscopus*, но спинной плавник длинный. Один вид.

Amia Linnaeus, 1758 (*Cyclurus*, *Notaesus* Agassiz, 1844; *Protamia* Leidy, 1873). Тип рода — *A. calva* L., 1758; соврем., С. Америка. Высота тела около 5 раз в длину. Голова большая. Верхняя челюсть заходит за вертикаль заднего края орбиты. Позвонки окостеневшие (у взрослых). Фулькр нет. Спинной плавник длинный, начинается против основания брюшных и простирается почти до конца позвоночника. Анальный короткий. Хвостовой широкий, округлой формы (рис. 88). Много видов. Эоцен Казахстана; палеоцен — миоцен З. Европы и С. Америки.

Кроме того: *Pappichthys* Cope, 1873, в. мел и палеоген С. Америки, эоцен Монголии (?); *Hypamia* Leidy, 1873; эоцен С. Америки; *Pseudamia* Lehman, 1951, эоцен Шпицбергена; *Paramiatus* Romer et Fryxell, 1928, эоцен С. Америки; *Ikechaoamia* Liu Hsien-ting, 1961, н. мел Внутр. Монголии.

ОТРЯД ASPIDORHYNCHIDA

Parietalia слиты в одну пластинку. Рыло выгнутое, заостренное. Praemaxillare не выдвигаемое. Supramaxillare есть. Сошник непарный. Нижняя челюсть с подвижным praedentale. Жаберная крышка полная, праеорегулюм нормального строения, лучи многочисленные. Тела позвонков в виде полуколец. Ср. юра — в. мел. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО ASPIDORHYNCHIDAE NICHOLSON ET LYDEKKER, 1889

Тело сильно удлинненное. Рот большой. Ноздри непосредственно впереди глаз. Зубы на челюстях конические, заостренные. Парные плавники без фулькр, спинной и анальный отод-

винуты назад, хвостовой внешне гомоцеркный. Чешуя на спине ромбическая, на боках высокая. Юра — мел.

Aspidorhynchus Agassiz, 1833. Тип рода — *Esox acutirostris* Blainville, 1818; в. юра (кимеридж) Баварии. Высота тела около 8—12 раз в длину и вдвое меньше длины головы. Рыло почти на половину длины выступает по сравнению с нижней челюстью. Спинной и анальный плавники короткие, начинаются на одной линии, оба с небольшими фулькрами, брюшные небольшие, вдвое ближе к началу анального, чем к основанию грудных (рис. 89). Около семи видов. Юра Германии, Франции и Англии.

Belonostomus Agassiz, 1834. Тип рода — *B. sphyraenoides* Ag., 1844; в. юра (кимеридж) Ба-

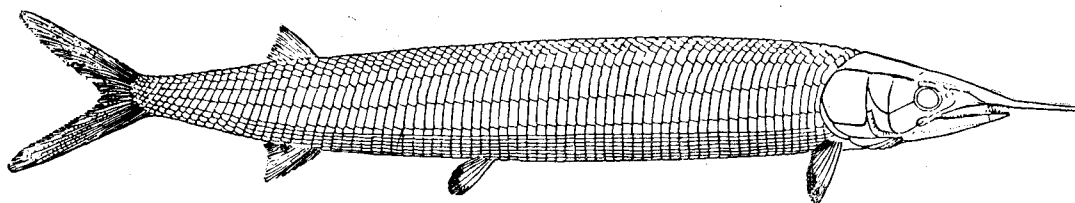


Рис. 89. *Aspidorhynchus acutirostris* (Blainville), $\times 0,1$; в. юра (н. кимеридж), Бавария (Woodward, 1895)

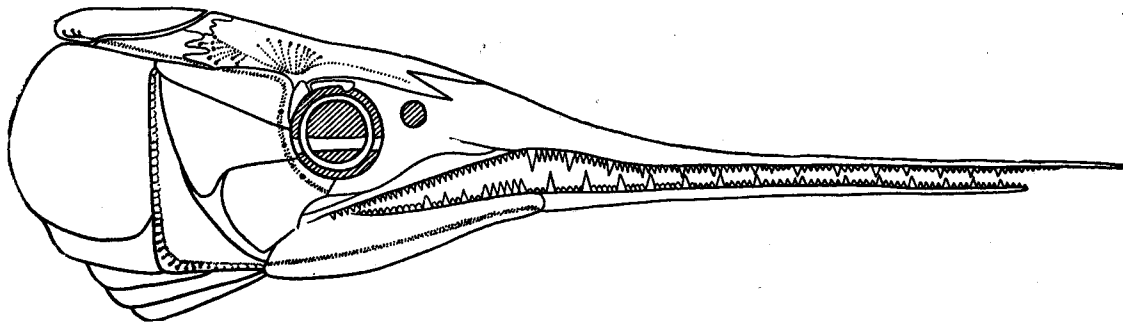


Рис. 90. *Belonostomus tenuirostris* Agassiz, $\times 0,7$; в. юра, Франция (Saint-Seine, 1949)

вари. Сходен с *Aspidorhynchus*, отличается меньшей высотой тела, большей длиной головы и большей длиной нижней челюсти (рис. 90). Около 15 видов. В. юра Германии, Франции,

Англии; мел Франции, Англии, Югославии, Бразилии, Мексики.

Кроме того: *Vinctifer* Jordan, 1923, мел Бразилии.

ОТРЯД ПУСНОДОНТИДА

Расположение костей на крыше черепа своеобразное; позади frontalia непарная кость. Suboperculum и interoperculum отсутствуют, praepoperculum сильно увеличено, из двух элементов, верхнего и нижнего, operculum небольшое, жаберных лучей 1—2. Тел позвонков нет. Ребра хорошо окостеневшие. Фулькр нет. Есть брюшная кость, сзади окаймляющая полость тела. В. триас — н. эоцен. Три семейства: Gyrodontidae, Coccodontidae и Pycnodontidae.

СЕМЕЙСТВО GYRODONTIDAE

Тело очень высокое, сильно сжатое с боков. Praemaxillare с 2—4 хватательными зубами, maxillare без зубов, сзади расширено. На сошнике и на нижней челюсти округлые или овальные зубы жующего типа. Жаберные дуги с многочисленными густосидящими костными жаберными тычинками. Непарного затылочного шипа нет. Плечевой пояс без шипов. Невральные и гемальные дуги не охватывают хорду. Брюшные плавники маленькие, спинной и анальный очень длинные. Чешуи очень высокие, с килевидно утолщенным передним краем, в задней части тела нередко редуцированы. В. триас — в. мел.

Gyronchus Agassiz, 1844 (*Mesodon* Wagner, 1851). Тип рода — *G. oblongus* Agassiz, 1844; в. юра (кимеридж) Баварии. Высота тела равна длине или немного меньше. Голова и жаберная крышка с зернистым орнаментом. Рот сильно скошен книзу. Сошник с пятью продольными рядами зубов. Спленциальные зубы образуют одну главную серию, с одним или двумя внутренними рядами и тремя или более внешними, обычно неправильной формы. Лучи плавников членистые, дистально разветвленные. Брюшные плавники есть, спинной и анальный высокие на всем протяжении

нии, хвостовой веерообразно округлый. Крупные чешуи с зернистым орнаментом лишь в передней части туловища, сзади редуцированы, в хвостовой части их нет вовсе, за исключением двух мелких ромбических чешуек в верхней хвостовой лопасти (рис. 91; табл. XIV, фиг. 5). Много видов. В. юра Германии, Франции и Англии; н. мел Бельгии.

Athrodon Sauvage, 1880. Тип рода — *A. douvillei* Sauv., 1880; в. юра (портланд) Франции. Спленциальные кости массивные, с высокой симфизной фасеткой. Зубы неправильной формы, в недифференцированных продольных рядах. Около 10 видов. В. юра — мел З. Европы.

Gyrodus Agassiz, 1844. Тип рода — *G. macrophthalmus* Ag., 1844; в. юра (кимеридж) Баварии. Высота тела около 1,3—1,5 раза в длину его. Лобный профиль крутой. Сошник с пятью рядами округлых бобовидных зубов с выпуклой морщинистой коронкой; зубы среднего ряда крупнее боковых. Spleniale с четырьмя рядами зубов. Dentale с четырьмя сильными хватательными зубами. Хвостовой плавник глубоко выемчатый. Чешуйчатый покров на всем туловище (рис. 92). Много видов. В. юра верховьев Волги, З. Европы, Сицилии; н. мел Франции и Швейцарии.

Кроме того: *Eomesodon* Woodward, 1918, в. триас — юра З. Европы; *Microdon* Agassiz, 1844, юра З. Европы, в. мел С. Америки; *Mesturus* Wagner, 1862, юра Германии; *Stemmatodus* Heckel, 1856, н. мел Италии; *Coelodus* Heckel, 1856 (*Glossodus* Costa, 1853, пом. praecoc.), в. юра и мел З. Европы, мел Сирии, Туниса, Ирана, Мадагаскара и С. Америки; *Anomoeodus* Forst, 1887, мел З. Европы и С. Америки; *Polygyrodus* White, 1927, в. мел Англии; *Acrotemnus* Agassiz, 1844, мел Нигерии; *Phacodus* Dixon, 1850, в. мел. С. Африки.

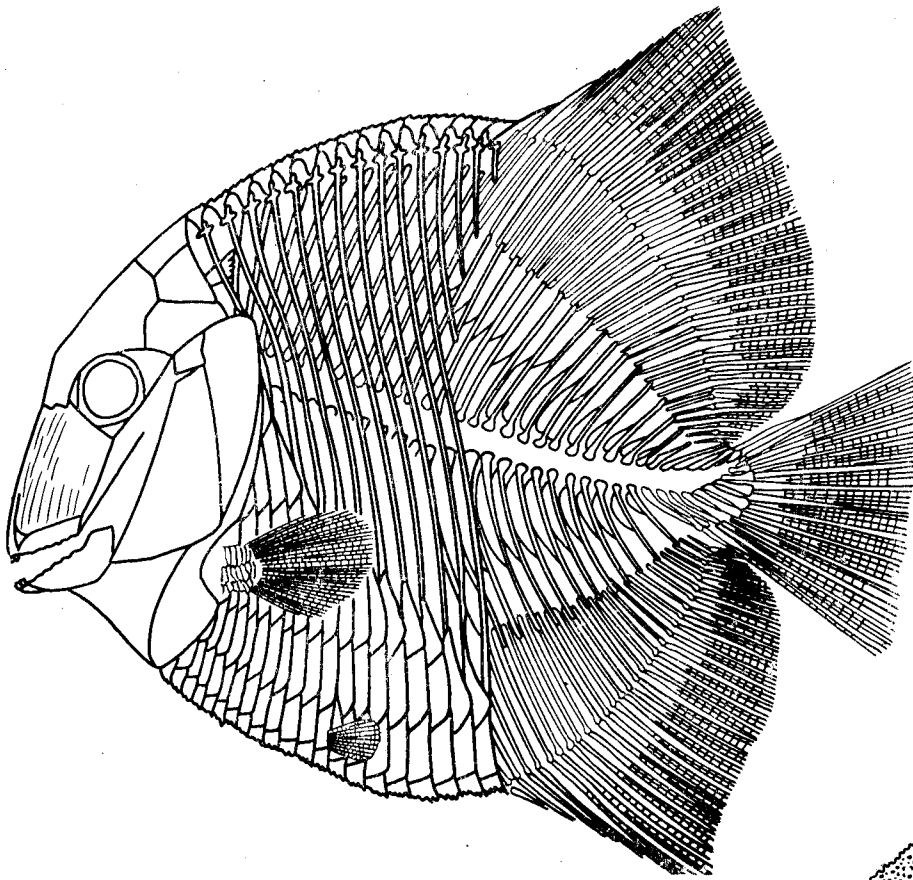


Рис. 91. *Gyronchus macropterus* (Agassiz), $\times 1,5$;
в. юра, Бавария (Woodward, 1917)

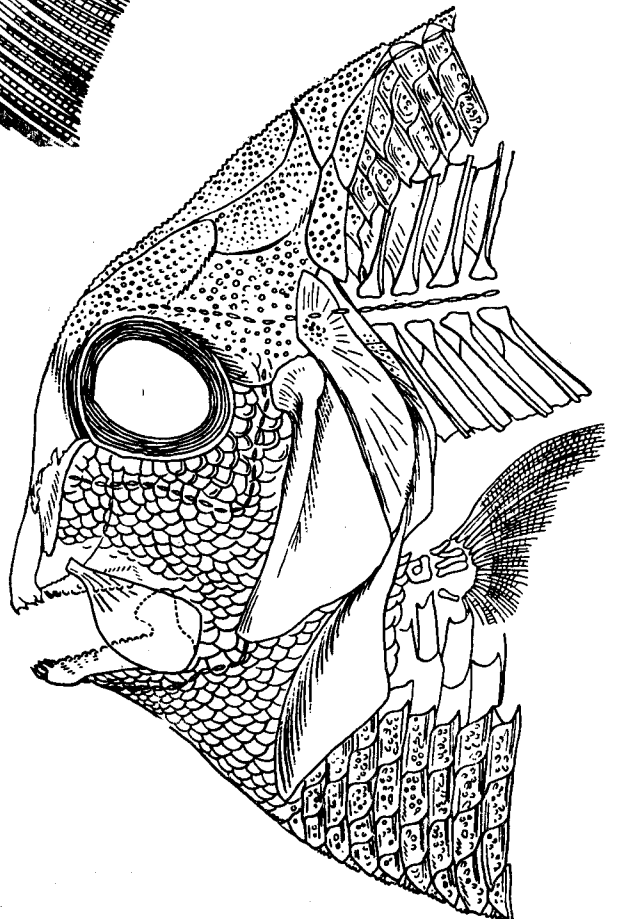


Рис. 92. *Gyrodus macrophthalmus* Agassiz, $\times 1$; в. юра,
Бавария (Woodward, 1932)

СЕМЕЙСТВО COCCODONTIDAE

Как Gyrodontidae, но тело менее высокое, есть непарный затылочный шип и шипы на плечевом поясе. В. мел.

Coccodus Pictet, 1850. Тип рода — *C. armatus* Pict., 1850; в. мел (сенон) Сирии. Голова очень большая, около $\frac{1}{3}$ длины тела. Затылочный шип большой, с боков утолщенный. Зубы на сошнике и spleniale в три ряда. Шипы плечевого пояса крупные, с мелкими продольными бороздками. Спинной и анальный плавники умеренно длинные, хвостовой веерообразно округлый. Чешуи нет. Два вида. В. мел (сенон) Сирии.

Trewavasiasia White et Moy-Thomas, 1941. Тип рода — *Xenopholis carinatus* Davis, 1887, пом. gep. праеосс.; сенон Сирии. Сходен с *Coccodus*, но туловище и средняя часть хвоста с ромбовидной чешуей. Один вид.

СЕМЕЙСТВО PUCNODONTIDAE AGASSIZ, 1832

В основном сходно с Gyrodontidae, но невральные и гемальные дуги охватывают хорду. В. мел — н. эоцен.

Palaeobalistum Blainville, 1818. Тип рода — *Diodon orbiculatus* Volta, 1796; в. эоцен Италии. Высота тела 1,2—1,3 раза в длину. Сошник с пятью рядами зубов, сплениальные зубы в три ряда. Спинной и анальный плавники высокие в передней части, заметно понижаются в задней. Хвостовой стебель короткий, плавник веерообразно округлый. Чешуя тонкая, покрывает обычно лишь переднюю часть туловища. Около пяти видов. В. мел З. Европы, Сирии, Бразилии; в. эоцен Италии.

Pucnodus Agassiz, 1833. Тип рода — *Zeus platessus* Blainville, 1818; эоцен Италии. Высота тела около 1,5—2 раз в длину. Сошник с пятью рядами зубов, три средних ряда крупных зубов округлой формы. Спинной и анальный плавники невысокие. Хвостовой стебель тонкий, плавник выемчатый. В остальном сходен с *Palaeobalistum* (рис. 93). Около 20 видов. В. мел окр. Канева; эоцен Кавказа, окр. Киева и Одессы; мел Бельгии, З. Европы, Индии и Египта.

Кроме того: *Pucnomicrodon* Hibbard et Graffham, 1941, мел С. Америки; *Tibetodus* Young et Liu, 1954, в. юра Тибета.

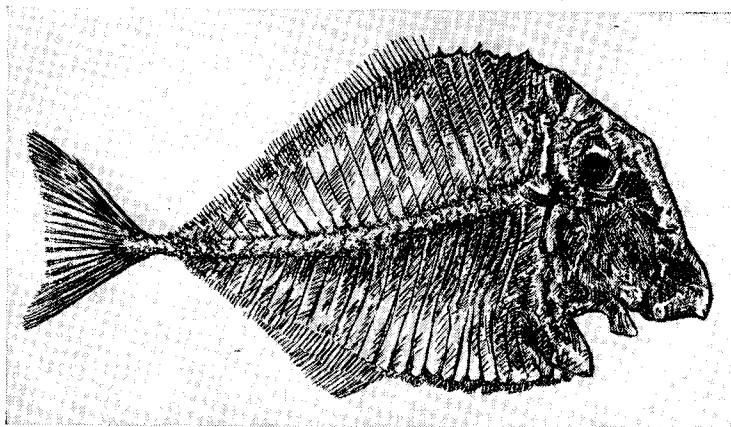


Рис. 93. *Pucnodus gibbus* Agassiz, $\times 0,7$; эоцен, Италия (Eastman, 1911)

ОТРЯД PACHYCORMIDA

Supraoccipitale есть. Parietale непарное. Orbitosphenoidium имеется. Opisthoticum крупное. Есть пара крупных праеethmoidalia. Праеaxillaria не соприкасаются, будучи разделены выдающимся рылом, образованным мезетмоидом. Жаберная крышка полная, лучи многочислен-

ные. Тел позвонков нет, или они в виде полуколец. Нижняя лопасть хвостового плавника поддерживается одной сильно увеличенной гемальной дугой. Фулькры у некоторых имеются. Юра — мел. Два семейства: Pachycormidae и Protosphyraenidae.

СЕМЕЙСТВО PACHYCORMIDAE
WOODWARD, 1895

Тело удлинённое, веретенообразное. Рот большой, краевые зубы конические. Рыло умеренно удлинённое. Дуги позвонков многочисленны, тесно сближенные. Лучи плавников тонкие, густосидящие, на концах обычно членистые и разветвлённые. Спинной плавник короткий, приостренный. Чешуи тонкие, ромбические, иногда с округлыми углами.

Pachycormus Agassiz, 1833 (*Cephenoplosus* Sauvage, 1874). Тип рода — *Elops macropterus* Blainville, 1818; н. юра (в. лейас) Франции. Тело заметно сжато с боков. Крыша черепа сзади немного приподнята в виде медиального гребня.

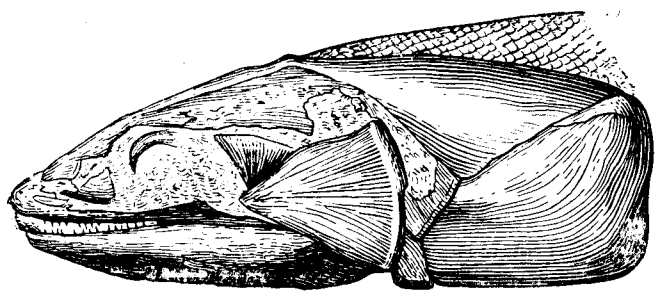


Рис. 94. *Pachycormus macropterus* Blainville, $\times 0,5$; н. юра (в. лейас), Англия (Woodward, 1932)

Suboperculum и operculum очень большие, лучей около 40—50. Лучи всех плавников членистые и разветвленные на концах. Фулькры отсутствуют или слабо развиты. Спинной плавник впереди или против анального, грудные большие, брюшные отсутствуют, хвостовой глубоко-выемчатый (рис. 94). Около пяти видов. Н. юра (в. лейас) З. Европы.

Sauropsis Agassiz, 1832 (*Diplolepis* Vetter, 1881). Тип рода — *S. longimanus* Ag., 1833; в. юра (кимеридж) Баварии. Высота тела около 4—5 раз в длину его. Тел позвонков нет. Фулькр нет. Спинной плавник против

сильно удлинённого анального, грудные хорошо развиты, брюшные маленькие, хвостовой глубоко выемчатый. Чешуя мелкая. Около пяти видов. Юра Германии.

Prosauropsis Sauvage, 1894. Тип рода — *P. elongatus* Sauv., 1894; н. юра (лейас) Франции. Сходен с *Sauropsis*, но анальный плавник короткий. Один вид.

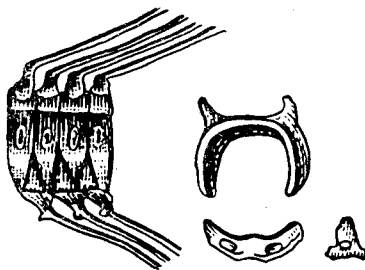


Рис. 95. *Euthynotus micropodius* Agassiz, позвонки, $\times 1$; в. мел, Вюртемберг (Woodward, 1932)

Euthynotus Wagner, 1860 (*Heterothrissops*, *Pseudothrissops* Sauvage, 1875). Тип рода — *Esox incognitus* Blainville, 1818; н. юра (лейас) Вюртемберга. Сходен с *Sauropsis*, но полукольцевые окостенения позвонков есть, непарные плавники с небольшими фулькрами (рис. 95). Около 10 видов. Н. юра (лейас) З. Европы.

Кроме того: *Saurostomus* Agassiz, 1833, лейас Германии и Англии; *Eugnathides* Gregory, юра Кубы; *Hypsocormus* Wagner, 1860; *Orthocormus* Weitzel, 1930 и *Asthenocormus* Woodward, 1895, в. юра Германии; *Leedsia* Woodward, 1889, в. юра Англии и Франции.

СЕМЕЙСТВО PROTOSPHYRAENIDAE
NICHOLSON ET LYDEKKER, 1889

Как Pachycormidae, но рыло сильно удлинённое, зубы в глубоких ячейках, грудные плавники длинные, серповидные, из неразветвленных и нечленистых лучей. В. мел.

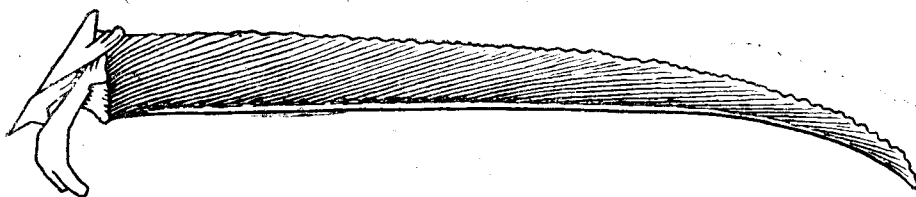


Рис. 96. *Protosphyraena pernicola* (Cope), грудной плавник, $\times 0,1$; в. мел, Канзас, США (Woodward, 1908)

Protosphyraena Leidy, 1857 (*Erisichte* Cope, 1872; *Pelecoperus* Cope, 1875). Тип рода — *P. ferrox* Leidy, 1857; в мел Англии. Удлиненный и заостренный роstr с мелкими продольными бороздками. Праемахилларе большое, треугольное. На праемахилларе, spleniale, vomer и передней

части dentale зубы крупные, заметно сжатые с боков, с острыми краями; на maxillare и задней части dentale один ряд более мелких густосидящих зубов. В грудном поясе восемь радиалий (рис. 96). Около 15 видов. В мел (сеноман) окр. Курска (?); мел Англии и США.

ОТРЯД LEPISOSTEIDA (INGLYMODI). ПАНЦИРНЫЕ ЩУКИ

Supraoccipitale и opisthoticum нет. Orbitosphenoidum с отверстием для п. olfactorius. Жаберная крышка неполная, interoperculum отсутствует; жаберных лучей три. Есть quadratojugale. Праеorbitale расчленено на ряд косточек, большая часть их с зубами. Metapterygoideum сочленяется с черепом при помощи сочленовной головки, в образовании которой участвуют как paraspheenoideum, так и prooticum. Сошник парный. Щеки покрыты многочисленными неправильной формы пластинками. Гулярной пластинки нет. Позвонки вполне окостеневшие, опистоцельные. Все плавники с двурядными фулькрами. Кости покрыты ганоином. В. мел — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО LEPISOSTEIDAE CUVIER, 1825

Тело удлиненное, голова большая. Носовые отверстия на конце сильно удлиненного рыла. Нижняя челюсть сочленяется с черепом впереди глаза. Спинной и анальный плавники далеко отодвинуты назад. Хвостовой широкий, усе-

ченно-округлый. Тело покрыто ромбической ганоидной чешуей, несущей кожные зубы.

Lepisosteus Lacépède, 1803 (*Lepidosteus* Agassiz, 1843; *Pneumatosteus* Cope, 1869; *Clastes* Cope, 1873, nom. praecoc.; *Clestes* Tanner, 1936; *Clastichthys* Whitley, 1940). Тип рода — *Esox osseus* Linnaeus, 1758; соврем., С. Америка, Куба. Высота тела около 6—9 раз в длину. Длина головы обычно более чем вдвое превышает высоту тела. Глаза небольшие. Предглазничное расстояние заметно больше заглазничного. Верхняя челюсть выступает вперед. На челюстях один ряд крупных редкосидящих зубов, между которыми более мелкие. Спинной и анальный плавники короткие, грудные низко, близ вентрального профиля тела, брюшные на середине расстояния между основанием грудных и началом анального. Несколько видов. В. мел — н. миоцен Европы; ср. эоцен — ныне С. Америки; эоцен Индии.

Кроме того: *Paralepidosteus* Agambourg et Joleaud, 1943, в. мел Нигерии.

ОТРЯД PHOLIDOPHORIDA

П. Г. Данильченко и В. Н. Яковлев

Праемахилларе небольшое, выдвигаемое. Maxillare с двумя supra-maxillaria. Нижняя челюсть не более чем из двух или трех элементов, как и у всех вышестоящих. Жаберная крышка полная, лучи многочисленные. Тела позвонков отсутствуют (обычно есть плевроцентры и гипоцентры), или в виде колец, или амфицельные и опистоцельные. Есть окостеневшие ребра. Межмышечных косточек нет. Нет слитых или увеличенных хуригалия. Фулькры есть. Чешуя покрыта ганоином. Ср. триас — в. мел. Пять семейств: Pholidophoridae, Archaeomaenidae, Oligopleuridae, Pleuropholidae, Galkiniidae.

СЕМЕЙСТВО PHOLIDOPHORIDAE WOODWARD, 1890

Тело умеренно удлиненное. Рыло короткое. Рот большой, зубы на челюстях мелкие, конические. Тела позвонков самое большее в виде колец. Спинной и анальный плавники небольшие, первый над или позади брюшных. Чешуя ромбическая, тонкая, налегающая. Ср. триас — в. мел.

Pholidophorus Agassiz, 1832. Тип рода — *P. bechei* Ag., 1844; н. юра (н. лейас) Англии. Высота тела 3—5 раз в длину. Голова большая,

зубы на нижней челюсти крупнее, чем на верхней. Праеорегулюм широкое, с тонкими радиальными бороздками, лучей до 16. Спинной

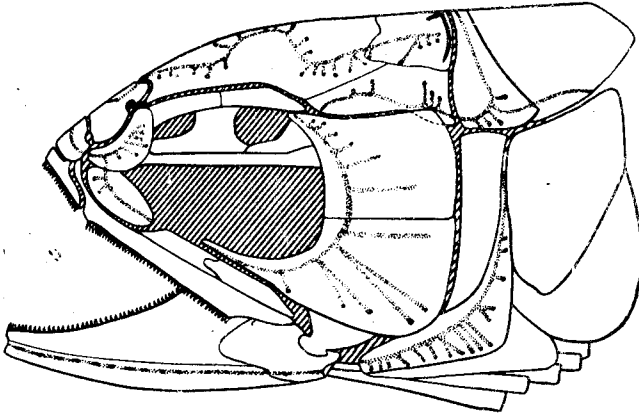


Рис. 97. *Pholidophorus similis* Woodward, $\times 2$; в. юра, Франция (Saint-Seine, 1949)

плавник против брюшных, парные умеренно удлиненные, хвостовой глубоко выемчатый. Чешуи сзади гладкие или зазубренные, увеличенных на спине нет (рис. 97; табл. XIV, фиг. 3). Много видов. Триас? З. Европы; юра Ср. Азии (Каратау), Прибайкалья, З. Европы, Китая, США; н. мел Бельгии.

Pholidophoroides Woodward, 1941. Тип рода — *Pholidophorus crenulatus* Egerton, 1843; н. юра (н. лейас) Англии. Более мелкая и тонкая и менее высокая чешуя в 50—60 поперечных рядов. Плавники небольшие. Махиллаге толстое. В туловищном отделе кольцевидные позвонки. Два вида. Н. юра (н. лейас) Англии.

Pholidophoriston Woodward, 1941. Тип рода — *Pholidophorus ornatus* Agassiz, 1844; в. юра (ср. пурбек) Англии. Спинной плавник большой,

с развитым килем. Два вида. В. юра Англии и Баварии.

Ichthyokentema Woodward, 1941. Тип рода — *Pholidophorus purbeckensis* Davies, 1887; в. юра (пурбек) Англии. Очень крупные фулькры. Дорзальный и анальный плавники большие. Чешуи крупные, около 40 поперечных рядов, очень высокие в передней части боковой линии. Два вида. В. юра Англии.

Baleiichthys Rohon, 1890. Тип рода — *B. graciosus* Rohon, 1890; ср. юра Прибайкалья. Маленькие рыбы с веретеновидно-удлиненным телом. Operculum значительно больше suboperculum. Parietalia большие. Спинной плавник далеко позади вертикали основания брюшных, анальный короче спинного. Фулькры только на хвостовом. Тела позвонков не окостеневают. Ребра короткие (табл. XIV, фиг. 4). Один вид.

Hungkiichthys Liu et Wang, 1961. Тип рода — *H. anni* Liu et Wang, 1961; ср. юра Синьцзяна, Китай. Тело веретеновидное, голова относительно большая. Чешуя и покровные кости черепа гладкие. Грудной плавник длинный, достигает основания брюшных, спинной короче анального, его начало на вертикали основания брюшных. Чешуя тонкая, налегающая. Фулькры тонкие, немногочисленные. Один вид.

Кроме того: *Prohalecites* Deecke, 1889, в. триас Альп.

СЕМЕЙСТВО PLEUROPHOLIDAE

Тело удлиненное. Рыло короткое. Тела позвонков в виде колец. Спинной и анальный плавники противопоставлены и отодвинуты далеко назад. Чешуи на боках тела очень высокие. Ср. юра — н. мел.

Pleuropholis Egerton, 1858. Тип рода — *P. attenuata* Eg., 1858; в. юра (пурбек) Англии.

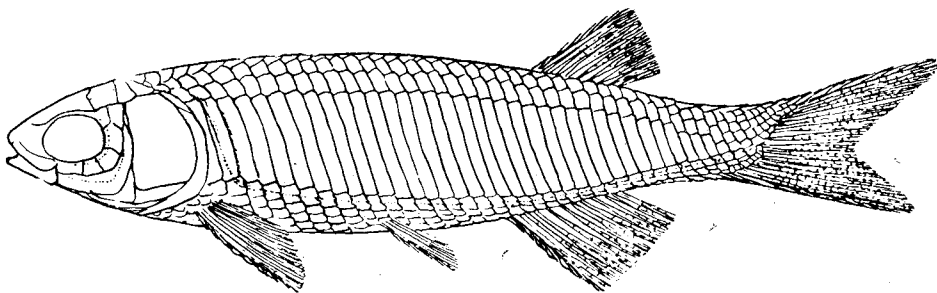


Рис. 98. *Pleuropholis formosa* Woodward, $\times 1$; в. юра (пурбек), Англия (Woodward, 1932)

треугольный, высота его равна высоте тела, расположен впереди. Брюхо уплощено, окаймлено рядом изогнутых чешуй. 40—50 поперечных рядов чешуй, чешуи боковой линии в хво-

Высота тела 4—5 раз в длину. Длина головы равна или немного больше высоты тела. Нижняя ветвь праеорегулюм сильно вытянута вперед. Чешуи плотные, сзади зазубренные или гладкие, на

брюхе и спине мелкие, ромбовидные. У некоторых видов боковая линия над грудными плавниками резко изгибается вниз (рис. 98). Несколько видов. Юра Англии, Германии, Франции, Конго; н. мел Бельгии и Ливана.

Parapleuropholis Saint-Seine, 1955. Тип рода — *P. albrechtsi* S.-S., 1955; ср. юра Конго. Как *Pleuropholis*, но рот большой; сочленение нижней челюсти на вертикали середины глаза. Два вида. Ср. юра Конго.

на головы немного больше высоты тела. Рот большой. Мелкие зубы только на dentale и praemaxillare. Operculum много больше suboperculum, лучей 10 пар. Спинной плавник против анального. На боках тела четыре ряда покрытых ганоином шипов. На спине, брюхе и хвостовом стебле мелкие, беспорядочные окостенения (рис. 99). Один вид.

Кроме того: *Ceramurus* Egerton, 1845; в юра (пурбек) Англии.

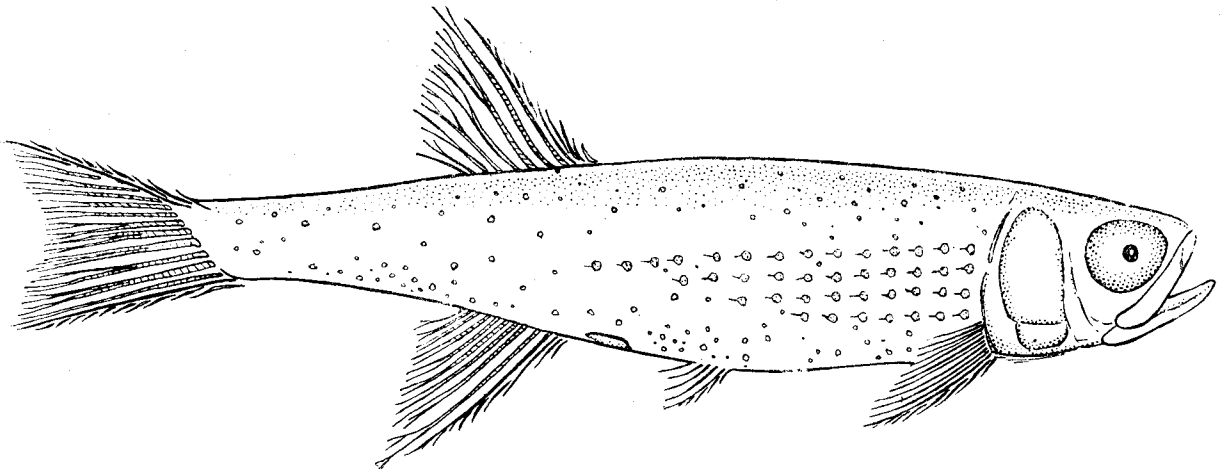


Рис. 99. *Galkinia nuda* Berg, × 2; в. юра, Каратау (Яковлев, 1962)

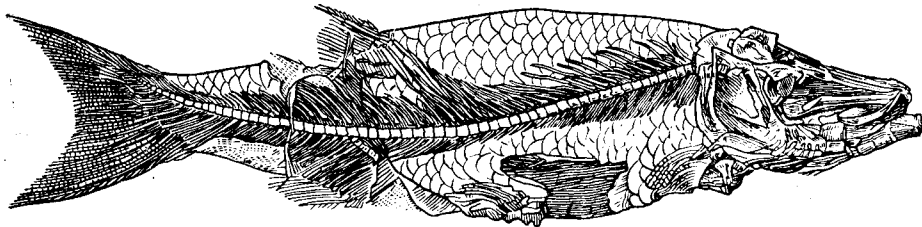


Рис. 100. *Oligopleurus esocinus* Thiollière, × 0,2; в. юра, Франция (Woodward, 1932)

Australopleuropholis Saint-Seine, 1955. Тип рода — *A. lombardi* S.-S., 1955; ср. юра Конго. Как *Pleuropholis*, но parietalia очень большие, равны по длине frontalia. На dermosphenoticum и dermopteroticum сильные шипы. Один вид.

СЕМЕЙСТВО GALKINIIDAE ЯКОВЛЕВ, 1962

Nasalia длинные, прямоугольные. С каждой стороны только одно suprmaxillare. Тела позвонков в виде колец. Ребра короткие. Фулькры на всех плавниках. Чешуйный покров редуцирован и представлен отдельными мелкими окостенениями. В. юра.

Galkinia Berg, 1949. Тип рода — *G. nuda* Berg, 1949; в. юра Каратау, Ср. Азия. Маленькие рыбы со стройным, сжатым с боков телом. Дли-

СЕМЕЙСТВО ARCHAEOMAENIDAE

Как Pholidophoridae, но чешуя тонкая, сходная с циклоидной, высоких чешуй нет. С каждой стороны одно большое suborbitale. Хорда сохраняется, плевроцентры и гипоцентры рудиментарные или отсутствуют. Ребра длинные, тонкие. Юра.

Archaeomaene Woodward, 1895. Тип рода — *A. tenuis* Woodw., 1895; юра Австралии. Высота тела около 3—4 раз в длину. Голова небольшая, рыло тупое. Зубы на челюстях мелкие. Фулькры на всех плавниках небольшие. Спинной короткий, обычно с 10 лучами, анальный несколько длиннее спинного, против него, хвостовой выемчатый. На спине и брюхе по одному ряду увеличенных чешуй. Один вид.

СЕМЕЙСТВО OLIGOPLEURIDAE

Надглазничный канал соединен с боковой линией, как у Teleostei. Тела позвонков окостеневают сплошь или с небольшим отверстием в центре. Чешуи очень тонкие, циклоидные, налегающие. В остальном сходно с Pholidophoridae. Юра — в. мел.

Oligopleurus Thiollière, 1850. Тип рода — *Ol. esocinus* Thiol., 1850; в. юра (кимеридж) Фран-

ции. Высота тела около 3—4 раз в длину. Длина головы равна высоте тела. Рыло приостренное, нижняя челюсть выступает. Зубы на челюстях очень мелкие. Позвонки опистоцельные, без ямок на боках, их высота обычно больше длины. Ребра слабые. Спинной и анальный плавники короткие, друг против друга, хвостовой умеренно выемчатый. Чешуя крупная (рис. 100). Несколько видов. В. юра Франции.

НАДОТРИД TELEOSTEI. КОСТИСТЫЕ РЫБЫ

П. Г. Данильченко

Во многом сходны с Holostei, но отличаются строением нижней челюсти, состоящей, как правило, из трех костей: dentale, articulare и angulare. Гулярной пластинки, за исключением древних Clupeida, нет. Тела позвонков обычно вполне окостеневают. Чешуя, за редким исключением, без ганоина. Фулькр, как правило, нет. В костях и чешуе, за исключением некоторых Syngnathida, tubuli отсутствуют.

Teleostei впервые появляются в среднем триасе, в мелу представлены значительным числом форм, но особенно широко распространяются в кайнозое, и уже в палеогене преобладают

в составе морских и пресноводных ихтиофаун. В современной фауне 40 отрядов; около 20 из них известно в ископаемом состоянии.

Teleostei связаны рядом переходных форм (Lycoperidae, Leptolepidae, Elopidae) с Holostei и не отделены от последних четкой морфологической границей. Можно предположить также, что некоторые отряды (Clupeida, Anguillida, Syngnathida) не связаны непосредственным родством, а происходят от различных форм поздних ганоидов. В этом отношении Teleostei, так же как Holostei, следует рассматривать как искусственную сборную группу. Ср. триас — ныне.

ОТРИД CLUPEIDA (ISOSPONDYLI). СЕЛЬДЕОБРАЗНЫЕ

Ротовую щель, как правило, окаймляют праемахилларе и махилларе. Сошник и мезэптоид обычно непарные. Эндохондральное supraoccipitale есть. Тела позвонков обычно с отверстием в центре, у некоторых довольно крупным. Есть нижние и верхние ребра и межмышечные косточки. Как правило, есть мезокоракоид. Веберова аппарата нет, хвостовой плавник гомоцеркный. Костные клетки обычно есть. Чешуя, за редким исключением, циклоидная. Ср. триас — ныне. 11 подотрядов: Leptolepidoidei, Lycoperoidei, Clupeoidei, Stenothrissoidei, Chirocentroidei, Chanoidei, Salmonoidei, Esocoidei, Stomiatoidi, Enchodontoidei, Gonorhynchoidei.

ПОДОТРИД LEPTOLEPIDOIDEI

Чувствительные каналы на голове как у Palaeoniscidae. Самый крупный отолит в sacculus. Гулярная пластинка обычно есть. Тела позвон-

ков с заметным отверстием. Последние позвонки загибаются вверх. Есть верхние и нижние межмышечные косточки. Чешуя тонкая, обычно с тонким слоем ганоина. В. триас — ср. мел. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО LEPTOLEPIDIDAE NICHOLSON ET LYDEKKER, 1889

Тело умеренно удлиненное, сжатое с боков. Есть intercalare, orbitosphenoideum и basisphenoideum. Есть пара tabularia. Праемахилларе маленькое. Supramaxillaria — два. С каждой стороны по два supraorbitalia. Dentale обычно с заметным возвышением в передней части. Ребра прикреплены к парапофизам. Спинной плавник близ или несколько позади середины тела. Жирового плавника нет. Ср. триас — ср. мел.

Leptolepis Agassiz, 1832 (*Ascalabos* Münster, 1839; *Tharsis* Giebel, 1848; *Sarginites*, *Megastoma*

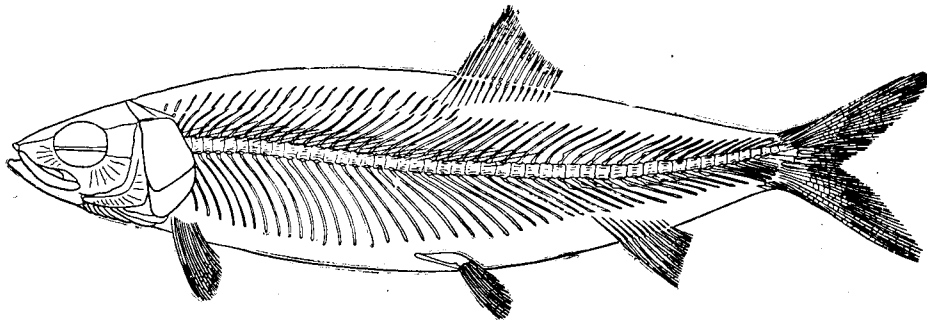


Рис. 101. *Leptolepis dubius* (Blainville), $\times 1$; в. юра (н. кимеридж), Бавария (Woodward, 1895)

Costa, 1850). Тип рода — *Cyprinus coryphaenoides* Bronn, 1830 = *Leptolepis bronni* Ag., 1832; н. мел (лейас) Германии. Высота тела около 4—5 раз в длину. Глаза большие или умеренно большие. Предглазничное расстояние вдвое меньше заглазничного. Maxillare изогнутое, заходит за передний край глаза. Нижняя челюсть несколько выдается, dentale с резким расширением и утолщением впереди. Зубы на челюстях

впереди, позвонков около 50 (рис. 102). Несколько видов. В. юра Баварии и Франции; н. мел Англии и Италии.

Кроме того: *Tharrias* Jordan et Branner, 1908, мел Бразилии и Аргентины; *Vidalamia* White et Moy-Thomas, 1941 (*Vidalia* Sauvage, nom. praecoc.), в. юра Испании; *Haplospondylus* Cabrera, 1927, н. мел Аргентины; *Luisichthys* White, 1942, юра Кубы.

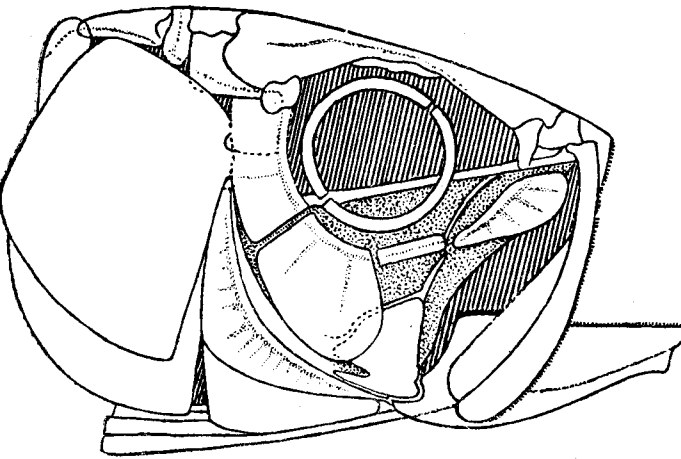


Рис. 102. *Anaethalion knorri* (Blainville), $\times 3$; в. юра, Франция (Saint-Seine, 1949)

мелкие. Praeoperculum с радиальными бороздками, operculum и suboperculum широкие, гладкие. Позвонков 40—50. Спинной плавник над брюшными или немного позади последних, анальный заметно короче спинного, хвостовой глубоко выемчатый. Увеличенных или утолщенных килевых чешуй нет (рис. 101). Много видов. Верхи ср. триаса — н. мел З. и С. Европы; н. мел З. Африки; мезозой Австралии.

Anaethalion White, 1938 (*Aethalion* Münster, 1842, nom. praecoc.). Тип рода — *Clupea knorri* Blainville, 1818; н. кимеридж Баварии. Сходен с *Leptolepis*, но dentale без резкого расширения

ПОДОТРЯД LYCOPTEROIDEI

Самый крупный отолит в lagena. Есть непарная гулярная пластинка. Тела позвонков в виде полых цилиндров, последние хвостовые загнуты вверх. Задние гемальные дуги слегка расширены. Чешуя мелкая, округлая, с центральным ядром и многочисленными радиальными лучами. Н. мел. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО LYCOPERIDAE COCKERELL, 1924

Dentale нормальной формы, без утолщения и возвышения передней части. Supramaxillaria обычно по одному с каждой стороны. Спинной плавник в задней части тела, против, иногда немного впереди или позади анального. По ряду других признаков сходны с *Leptolepidae*.

Lycoptera Müller, 1848 (*Asiatolepis* Takai, 1943). Тип рода — *L. middendorffii* Müll., 1848; н. мел Забайкалья. Высота тела около 4—5 раз в длину. Длина головы приблизительно равна высоте тела. Глаза большие, около $\frac{1}{3}$ длины головы. Рыло очень короткое, предглазничное расстояние в 4—5 раз короче заглазничного. Верхняя челюсть достигает середины глаза. Мелкие зубы на maxillare и dentale; несколько более крупные на praemaxillare; сравнительно крупные редкостоящие по всей длине parasphenoideum. Позвонков около 40—45. Спинной и анальный

плавники короткие, с 11—16 лучами; брюшные близ середины тела; грудные низко у вентрального профиля, заметно длиннее брюшных. Хвостовой широкий, выемчатый (рис. 103). Около пяти видов. Н. мел Забайкалья, Монголии и Китая.

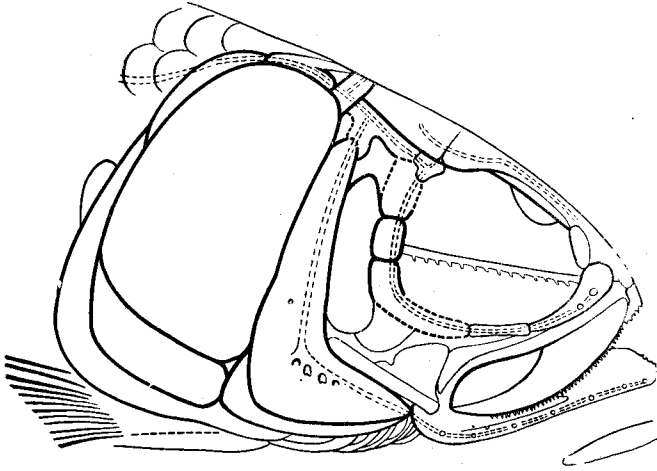


Рис. 103. *Lycoptera middendorffii* Müller, × 2; н. мел, Забайкалье (Берг, 1948)

Кроме того: *Manchurichthys* Saito, 1936, н. мел Манчжурии; *Sungarichthys* Takai, 1943, н. мел Манчжурии, *Mesoclupea* Ping et Yen, 1933, н. мел Ю.-В. Китая.

ПОДОТРЯД CLUPEOIDEI. СЕЛЬДЕВИДНЫЕ

Надглазничный канал проходит по pteroticum. Гулярная пластинка, за редким исключением, отсутствует. Самый крупный отолит в sacculus. Последние хвостовые позвонки обычно не загибаются вверх. Парапофизы не приращены к телам позвонков. В грудных плавниках радиалии, как правило, в один ряд. Жирового плавника нет. Н. мел — ныне. В ископаемом состоянии семейства: Clupeidae, Elopidae, Protelopidae, Megalopidae, Albulidae, Pterothrissidae, Pseudoberycidae, Syllaemidae, Clupeidae, Engraulidae, Stenothrissidae, Halecopidae, Aleropcephalidae.

СЕМЕЙСТВО ELOPIDAE BONAPARTE, 1846

Тело умеренно удлиненное, веретенообразное, слабо сжатое с боков. Теменные кости разделены верхнезатылочной, реже соединяются по средней линии. Mesethmoideum с поперечным каналом. Гулярная пластинка есть. Angulare

нет. Зубы на челюстях, парасфеноиде, сошнике и птеригоидах. Supramaxillare одно или два. Жаберные лучи многочисленные, обычно более 20. Есть псевдобранхии. Хвостовой отдел позвоночника значительно короче туловищного. Плавательный пузырь не связан с ушной капсулой. Дистального ряда радиалий в грудных плавниках нет. Н. мел — ныне.

Elopopsis Heckel, 1856. Тип рода — *E. fenzlii* Heck., 1856; в. мел Истрии. Длина головы заметно больше высоты тела. Parietalia соединены по средней линии. Нижняя челюсть немного выступает, верхняя заходит за вертикаль заднего края глаза. Supramaxillare одно. Зубы на челюстях сильные, конические. Operculum гладкое, лучей около 25—30. Позвонков 50—60. Брюшные плавники против задней части спинного, хвостовой выемчатый. Чешуя очень тонкая. Несколько видов. В. мел 3. Европы.

Osmeroides Agassiz, 1844 (*Rhabdolepis* Marck, 1863, пом. праеос.; *Holcolepis* Marck, 1868). Тип рода — *Salmo lewesiensis* Mantell, 1822; в. мел Чехии. Сходен с *Elopopsis*, но зубы на челюстях мелкие, верхняя челюсть не доходит до вертикали заднего края глаза, supramaxillaria два. Жаберных лучей около 20, позвонков 50—70 (рис. 104). Много видов. В. мел Англии, Бельгии, Вестфалии, Чехии.

Notelops Woodward, 1901. Тип рода — *Rhacolepis brama* Agassiz, 1841; в. мел Бразилии. Как *Elopopsis*, но зубы на челюстях мелкие, operculum разделено поперечной перегородкой, у основания грудных плавников увеличенные чешуи. Один вид.

Rhacolepis Agassiz, 1841. Тип рода — *R. buccalis* Ag., 1844; в. мел Бразилии. Parietalia разделены supraoccipitale. Верхняя челюсть достигает вертикали заднего края глаза. Supramaxillare одно. Operculum гладкое, лучей около 20. В основании грудных плавников увеличенные чешуи. Чешуя с тонкими радиальными бороздками. Два вида. В. мел Бразилии.

Dinelops Woodward, 1907. Тип рода — *D. ornatus* Woodw., 1907; в. мел Англии. Рот большой, maxillare длинное, узкое, supramaxillare одно, на челюстях один ряд тонких конических зубов. Operculum не разделено перегородкой. Чешуя без радиальных бороздок. По ряду признаков сходен с *Osmeroides*. Один вид.

Pachyrhizodus Dixon, 1850 (*Anogmius* Cope, 1871; *Acrodontosaurus* Mason, 1869). Тип рода — *P. basalis* Dixon, 1850; в. мел Англии. Зубы массивные, конические, прирастающие широкими основаниями к костям. Праемaxillaria сильно удлинены, с рядом мелких краевых и двумя крупными клиновидными зубами. Высота по-

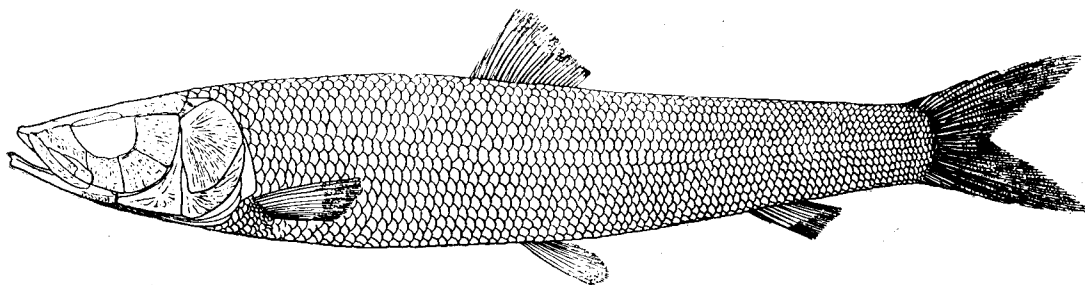


Рис. 104. *Osmeroides lewesiensis* (Mantell), $\times 0,2$; в. мел, Англия (Woodward, 1902)

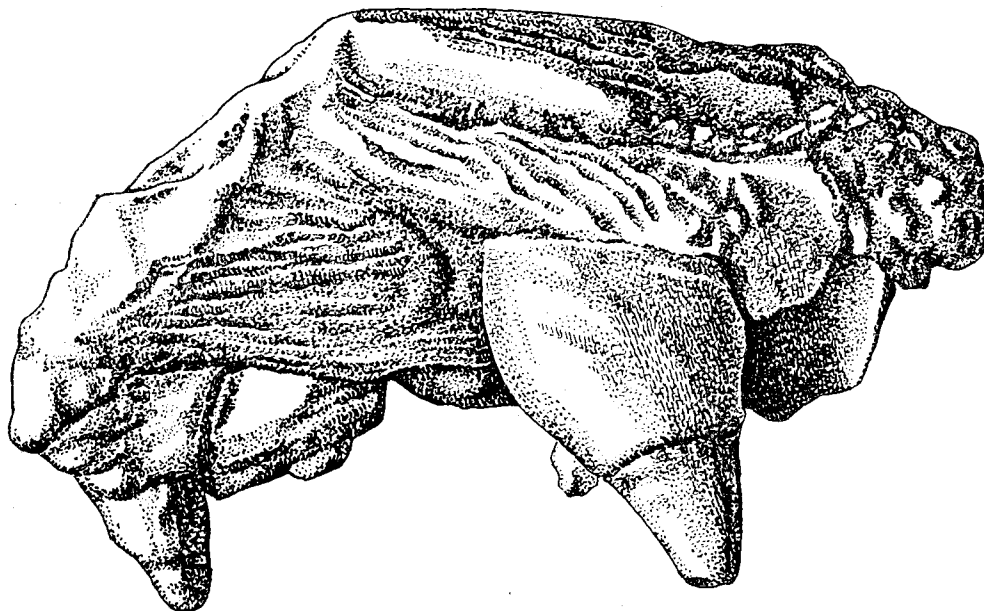


Рис. 105. *Pachyrhizodus dibleyi* Woodward, левое праемахилларе изнутри, $\times 0,7$; в. мел, Англия (Woodward, 1902)

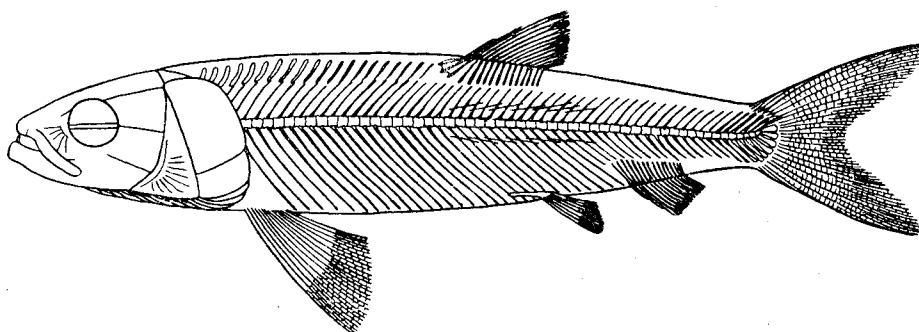


Рис. 106. *Spaniodon blondeli* Pictet, $\times 0,5$; в. мел, Ливан (Woodward, 1901)

звонков больше длины (рис. 105). Много видов. В. мел Украины?, Англии и С. Америки.

Spaniodon Pictet, 1850. Тип рода — *S. blondeli* Pict., 1850; в. мел Ливана. Длина головы заметно больше высоты тела. В передней части dentale одна или две пары крупных конических

клыков. Жаберных лучей около 15. Позвонок около 50—60. Тела позвонков с многочисленными продольными гребнями. Ребра длинные и очень тонкие. Грудные плавники большие. Брюшные против задней части или позади спинного. Анальный короткий, далеко отодвинут назад.

Увеличенных чешуй в основании парных плавников нет (рис. 106). Около пяти видов. В. мел Ливана и С. Америки.

Thrissopteroides Marck, 1873. Тип рода — *T. elongatus* Marck, 1873; в. мел Вестфалии, З. Германия. Сходен со *Spaniodon*, но с мелкими зубами на верхней челюсти и спинным плавником в задней части тела, позади вертикали брюшных. Позвонков около 60—70. Около пяти видов. В. мел Вестфалии и Ливана.

Thrissopater Günther, 1872. Тип рода — *T. salmoneus* Günt., 1872; в. мел Англии. Крыша черепа с заметным продольным углублением четырехугольной формы. Рот большой, верхняя челюсть достигает вертикали заднего края глаза. Maxillare тонкое, supraaxillare одно. Нижняя челюсть несколько выступает. Зубы мелкие, конические. Жаберных лучей около 30, позвонков около 50. Грудные плавники с увеличенными чешуями у основания, брюшные против спинного. Брюхо сжатое с боков, с острым килем. Чешуя мелкая или средних размеров, с тонкими радиальными бороздками. Около пяти видов. В. мел Англии и С. Африки.

Elops Linnaeus, 1766. Тип рода — *E. saurus* L., 1766; соврем., Атлантика. Высота тела около 4—7 раз в длину. Длина головы немного больше высоты тела, длина рыла около $\frac{1}{4}$ длины головы. Рот большой, верхняя челюсть заметно заходит за задний край глаза. Кости жаберной крышки тонкие. Позвонков 60—80, около 30 хвостовых. Спинной плавник немного позади вертикали брюшных, анальный маленький, отодвинут назад. Чешуя мелкая, тонкая. Боковая линия прямая. Несколько видов¹. Палеоцен З. Европы — ныне.

Lyrolepis Romanovsky, 1904. Тип рода — *L. caucasica* Rom., 1904; в. эоцен Кавказа. Высота тела около 4—5 раз в длину. Голова большая. Верхняя челюсть заходит за передний край орбиты. Позвонков около 75—80, хвостовых 25. Тела позвонков высокие, короткие. Спинной плавник против брюшных, анальный отодвинут назад. Чешуя крупная, плотная, с лировидными бороздками (рис. 107). Один вид.

Кроме того: *Flindersichthys* Longman, 1932, н. мел Квинсленда; *Enneles* Jordan et Branner, 1908, мел Бразилии; *Ennelichthys* Jordan, 1923, мел Бразилии; *Brannerion* Jordan, 1911, мел Бразилии; *Esocelops* Woodward, 1901, н. эоцен Англии; *Brouweria* Beaufort, 1926, миоцен Целебеса; *Calamopleurus* Agassiz, 1841, мел Бразилии; *Gonosaurus* Gibbes, 1850, мел Америки;

¹ Здесь и дальше в диагнозах нынеживущих родов указывается только число видов, известных в ископаемом состоянии.

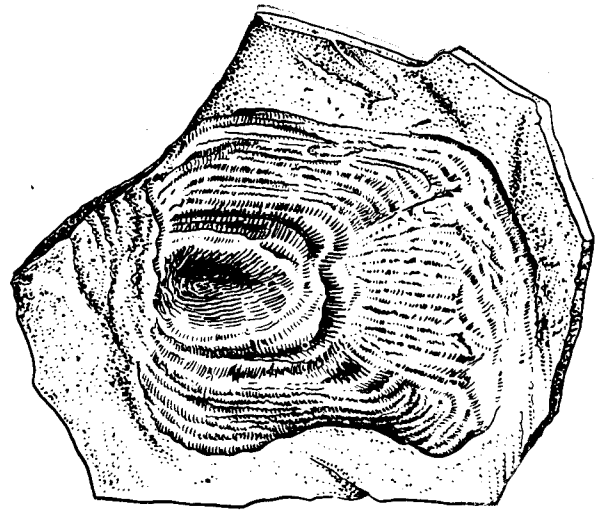


Рис. 107. *Lyrolepis caucasica* Romanovsky, отпечаток чешуи, $\times 1$; в. эоцен, Кавказ (Романовский, 1904)

Hypsospondylus Kramberger, 1885, мел Далмации; *Laminospondylus* Springer, 1957, в. мел Техаса; *Lastroichthys* Schaeffer, 1947, н. мел Бразилии; *Liamingia* David, 1946, в. мел Калифорнии.

СЕМЕЙСТВО MEGALOPIDAE. ТАРПУНЫ

Сходно с Elopidae, но псевдобранхий нет, плавательный пузырь соединен с ушной капсулой, в грудных плавниках ряд дополнительных дистальных радиалей. Палеоцен — ныне.

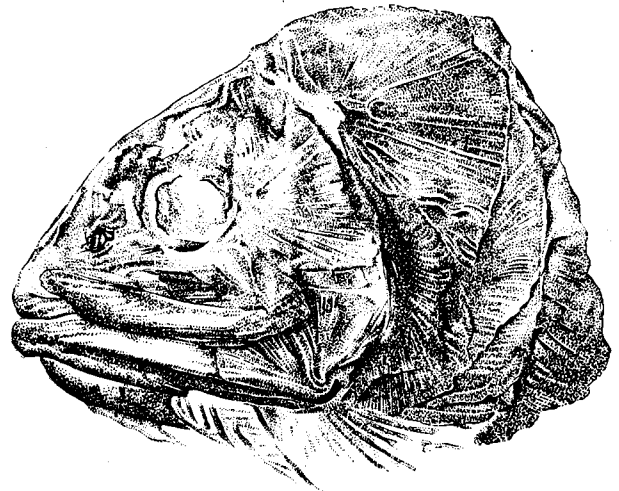


Рис. 108. *Megalops priscus* Woodward, $\times 0,2$; эоцен, Англия (Woodward, 1901)

Megalops Lacépède, 1803. Тип рода — *M. filamentosus* Lac., 1803; соврем., Атлантика. Вы-

сота тела около 3,5—4,5 раза в длину. Длина головы обычно лишь немного больше высоты тела. Рот большой, верхняя челюсть заходит за задний край глаза, нижняя выдаётся. Мелкие зубы на челюстях, сошнике и нёбных костях. Жаберных лучей около 25. Позвонков 55—60, около 30 хвостовых. Спинной плавник короткий, высокий, задний луч вытянут в длинную нить, анальный заметно длиннее спинного. Чешуя крупная, плотная (рис. 108). Около трех видов. Палеоцен — эоцен 3. Европы; олигоцен—миоцен Австралии.

СЕМЕЙСТВО ALBULIDAE
BLEEKER, 1859

Тело умеренно удлинённое. Теменные кости сходятся посредине. Орбитосфеноид вместе с базисфеноидом образуют сплошную межглазничную перегородку. Гулярной пластинки нет. Рот окаймлен одними праемахиллярия. Angularare нет.

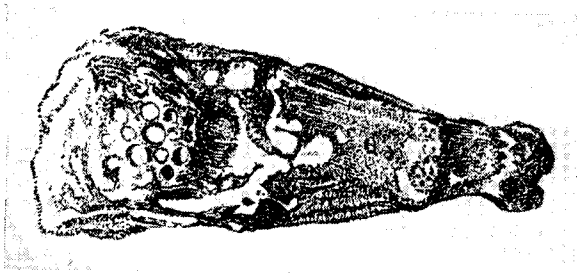


Рис. 109. *Albula owenii* (Owen), передний конец парасфеноида с сошником и этмоидом, $\times 1$; н. эоцен, Англия (Woodward, 1901)

Парасфеноид с зубами. Supramaxillare одно. Есть артериальный конус с двумя рядами клапанов. Плавательный пузырь не соединен с ушной капсулой. Жаберные лучи многочисленны, обычно около 15. В. мел — ныне.

Albula Gronow, 1763 (*Pisodus* Owen, 1845). Тип рода — *Esox vulpes* Linnaeus, 1758; соврем., тропические моря. Высота тела около 4—5 раз в длину. Голова коническая. Рот небольшой, нижний. Верхняя челюсть не достигает вертикали переднего края глаза. Праемахиллярие короткое, не выдвигающее. Челюсти, сошник и нёбные кости с мелкими щетинковидными зубами; на парасфеноиде крупные, густосидящие зубы. Жаберных лучей около 14—16. Позвонков около 70, около 25—30 хвостовых. Спинной плавник короткий (рис. 109). Около трех видов. Палеоцен—эоцен Англии, Бельгии и Нигерии.

Hajulia Woodward, 1942. Тип рода — *H. multidentis* Woodw., 1942; в. мел. Ливана. Сходен с *Albula*, отличаясь более сильными зубами на

челюстях и несколько более длинным спинным плавником. Позвонков около 50, половина хвостовых. Один вид.

Кроме того: *Ananogmius* White et Moy-Thomas, 1940 (*Anogmius* Cope, 1877, nom. pгаеосс.), в. мел С. Америки; *Eucoelogaster* White et Moy-Thomas, 1940 (*Coelogaster* Eastman, 1905, nom. pгаеосс.), эоцен Италии; *Keinpellia* David, 1946, в. мел Калифорнии; *Monopteros* Volta, 1786, эоцен Италии; *Paralbula* Blake, 1940, эоцен—миоцен С. Америки; *Chanoides* Woodward, 1901, эоцен Италии.

СЕМЕЙСТВО PTEROTHRISSIDAE
GILL, 1892

Сходно с Albulidae, но большая часть межглазничной перегородки перепончатая, спинной плавник длинный, жаберных лучей около 10. В. мел — ныне.

Istieus Agassiz, 1844. Тип рода — *I. grandis* Ag., 1844; в. мел Вестфалии. Высота тела около 4—5 раз в длину его. Рот конечный. На челюстях один ряд мелких конических зубов. Позвонков около 90—100. Спинной плавник занимает большую часть спины, хвостовой глубоко выемчатый (рис. 110). Около трех видов. В. мел Вестфалии и Ливана.

Кроме того: *Pterothrissus* Hilgendorf, 1877, палеоген Европы и Австралии.

СЕМЕЙСТВО CLUPEIDAE BONAPARTE, 1831.
СЕЛЬДЕВЫЕ

Тело умеренно удлинённое, сжатое с боков. Теменные кости разделены верхнезатылочной. Базисфеноид и орбитосфеноид есть. Гулярной пластинки нет. Парасфеноид без зубов. Angularare есть. Плавательный пузырь посредством выростов соединен с ушными капсулами. Supramaxillaria одно или два. Жаберные лучи немногочисленные. Позвонков 30—60. Боковая линия лишь на передних 2—5 чешуях. У многих имеются брюшные килевые чешуи. Н. мел — ныне.

Diplomystus Cope, 1877 (*Copeichthys* Dollo, 1904). Тип рода — *D. dentatus* Cope, 1877; эоцен С. Америки. Высота тела около 2—3 раз в длину. Тело и голова сильно сжаты с боков. Maxillare широкое и изогнутое, supramaxillaria два. Отростки плавательного пузыря в prooticum и pteroticum. Жаберных лучей около 10. Позвонков 36—45. Брюшные плавники немного впереди вертикали спинного. Брюхо с острым килем, вооруженным сильными килевыми чешуями. Широкие килевые чешуи на спине между затылком и спинным плавником. Хвостовой глубоко выемчатый. Чешуя умеренно крупная, больше 60 поперечных рядов

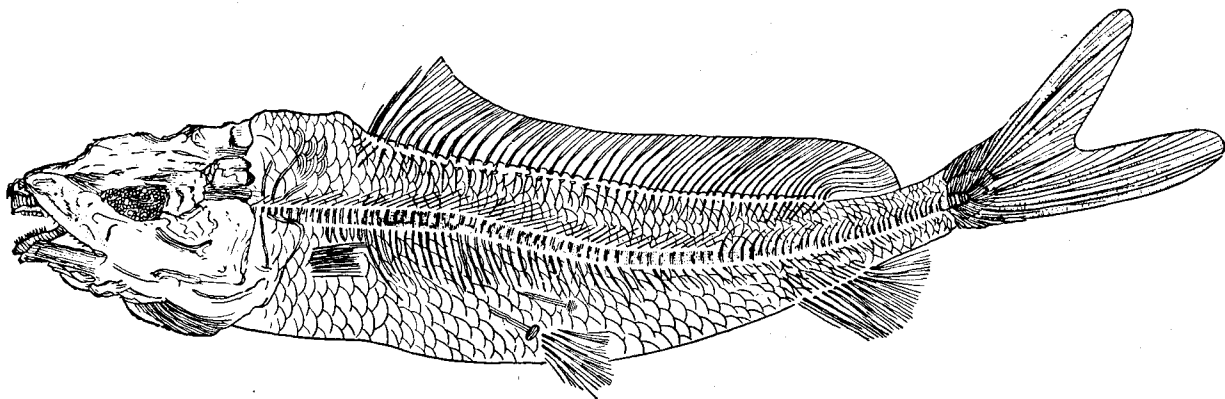


Рис. 110. *Istieus mesospondylus* Marck, $\times 0,2$; в. мел, Вестфалия (Woodward, 1932)

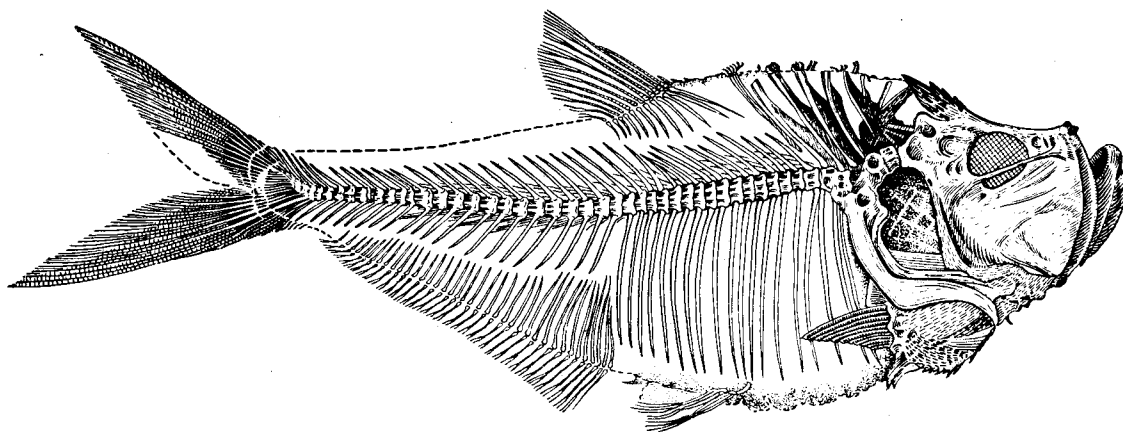


Рис. 111. *Diplomystus dentatus* Core, $\times 0,3$; эоцен, С. Америка (Jordan, 1910)

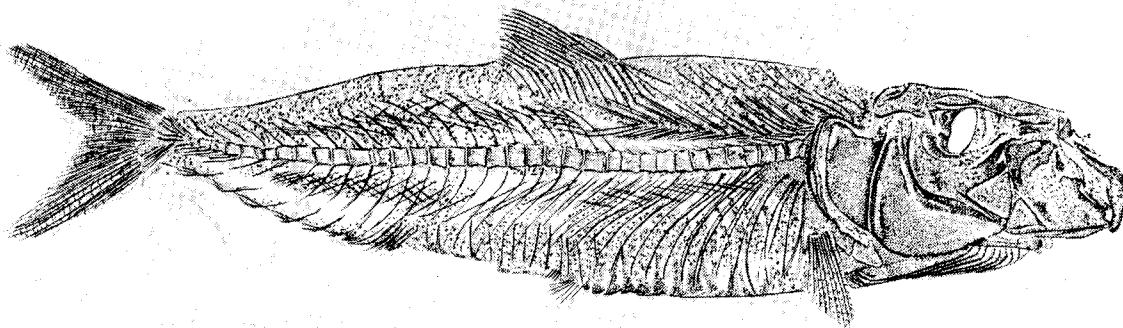


Рис. 112. *Sombroclupea macrophthalma* (Heckel), $\times 1$; в. мел, Ливан (Woodward, 1901)

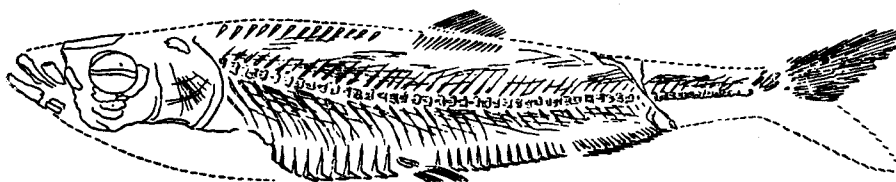


Рис. 113. *Alosa praecursor* Bogatshov, $\times 0,5$; плиоцен, Апшеронский п-ов (Богачев, 1933)

(рис. 111). Около 10 видов. В. мел Югославии, Ливана, Камеруна и Бразилии; палеоген С. Америки и З. Африки. *D. brevicaudus* Lednev и *D. brevicaudus* var. *alter* Smirnov из майкопа Кавказа см. *Pseudochilsa*.

Knightia Jordan, 1907 (*Ellipes* Jordan, 1910; *Ellima* Jordan, 1913). Тип рода — *K. eocaena* Jord., 1907; эоцен С. Америки. Сходен с *Diplomystus*, но тело менее высокое, maxillare менее изогнутое, брюшные плавники позади вертикали начала спинного, позвонков 31—36, поперечных рядов чешуй около 35, спинные килевые менее широкие. Около пяти видов. Палеоген С. Америки, Бразилии, Англии, Турции; миоцен Калифорнии (?).

Scombroclupea Kner, 1863. Тип рода — *S. pinulata* Kner, 1863; в. мел Сирии. По ряду признаков сходна с *Diplomystus*, но тело более удлиненное, спинных килевых чешуй нет, позади анального несколько дополнительных плавников. Позвонков 40—50 (рис. 112). Два вида. В. мел Ливана и Далмации.

Alosa Cuvier, 1829 (*Alausa* Cuvier et Valenciennes, 1847; *Caspialosa* Berg, 1915). Тип рода — *Clupea alosa* Linnaeus, 1758; соврем., атлантическое побережье Европы. Рот большой, сочленение нижней челюсти с черепом позади вертикали заднего края глаза, maxillare обычно заходит за вертикаль середины глаза. Верхняя челюсть с заметной медиальной вырезкой, нижняя не выдается. Зубы на челюстях, небных костях и языке есть или отсутствуют. Operculum широкое, с ясными радиальными бороздками. Отростки плавательного пузыря в prooticum и pteroticum. Позвонков около 40—60. Брюшные плавники под началом или передней третью спинного, в анальном задние лучи не удлинены. Брюхо сжато от горла до начала анального плавника, с сильными килевыми чешуями, образующими острый киль. При основании хвоста на обеих лопастях его по удлиненной чешуе (ala) (рис. 113; табл. VI, фиг. 1). Около семи видов. Олигоцен — плиоцен Кавказа; олигоцен Предкарпатья; олигоцен — миоцен З. Европы; миоцен С. Африки.

Pomolobus Rafinesque, 1820. Тип рода — *P. chrysochloris* Raf., 1820; соврем., З. Атлантика. Как *Alosa*, но нижняя челюсть заметно выдается, а верхняя не достигает середины глаза (табл. V, фиг. 2; табл. VII, фиг. 3). Три вида. Олигоцен — миоцен Кавказа.

Sprattus Girgensohn, 1846 (*Meletta* Cuvier et Valenciennes, 1847). Тип рода — *S. haleciformis* Girg., 1846; соврем. моря. Сочленение нижней челюсти с черепом и задний край maxillare между вертикалями переднего края глаза и середины его. Верхняя челюсть без заметной медиальной вырезки, нижняя выдается. Зубы слабые

или отсутствуют. Operculum гладкое, без радиальных бороздок. Отростки плавательного пузыря только в prooticum. Позвонков 40—50. Брюшные плавники впереди или под вертикалью переднего края спинного, в анальном последние лучи не удлинены. Брюхо сжато с боков, килевые чешуи от горла до анального плавника образуют ясно заметный киль. Удлиненных чешуй при основании хвостового нет. Несколько видов. Олигоцен — миоцен Европы.

Clupea Linnaeus, 1758. Тип рода — *C. haren-gus* L., 1758; соврем., бореальная зона Атлантического и Тихого океанов. Сочленение нижней челюсти с черепом и задний конец maxillare под вертикалью середины глаза, иногда немного впереди или позади нее. Верхняя челюсть без медиальной вырезки, нижняя заметно выдается. Зубы слабые. Operculum гладкое, без радиальных бороздок. Отростки плавательного пузыря в prooticum и pteroticum. Позвонков 45—60. Брюшные плавники под передней третью или серединой спинного. В анальном последние лучи не удлинены. Брюхо округлое впереди брюшных плавников, позади них со слабым килем; килевые чешуи слабые, хорошо заметны лишь позади плавников. Удлиненных чешуй у основания хвоста нет. Несколько видов. Из описанных более 100 видов многие относятся к иным родам, иногда к иным семействам и отрядам. Эоцен — миоцен Европы; миоцен Калифорнии и С. Африки.

Sardinella Cuvier et Valenciennes, 1847. Тип рода — *S. aurita* C. et V., 1847; соврем., Атлантический океан и зап. часть Тихого. Сочленение нижней челюсти с черепом под передним краем глаза. Медиальной вырезки на межчелюстных костях нет. Нижняя челюсть заметно выдается. Челюсти без зубов, слабые зубы на небных костях и языке. Operculum без радиальных бороздок. Отростки плавательного пузыря в pteroticum и prooticum; bulla prootica заметно больше, чем bulla pterotica. Позвонков 41—49. Брюшные плавники против средней части спинного, в анальном последние два луча сильно удлинены, образуют выступающую лопасть. Брюхо округлое или сжатое. Килевые чешуи позади и впереди брюшных плавников. Удлиненные чешуи у основания хвоста есть. Чешуя с ясно заметными поперечными канальцами (табл. V, фиг. 1). Несколько видов. Олигоцен — миоцен Кавказа; плиоцен Нижнего Поволжья. К этому роду, возможно, относятся некоторые виды «*Meletta*» из третики З. Европы.

Clupeonella Kessler, 1877. Тип рода — *C. grimi* Kessl., 1877; соврем., Каспийское море. Рот небольшой, сочленение нижней челюсти с черепом впереди вертикали середины глаза, maxillare

едва заходит за вертикаль его переднего края. Верхняя челюсть без медиальной вырезки, нижняя выдается. Зубов нет. Operculum гладкое, без радиальных бороздок. Отростки плавательного пузыря только в preoticum. Позвонков около 40—50. Брюшные плавники под началом или серединой спинного, в анальном последние два луча удлинены, образуют лопасть. Брюхо

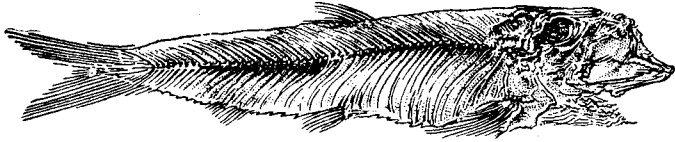


Рис. 114. *Clupeonella vexata* Bogatshow, $\times 0,7$; плиоцен, Туркмения (колл. Палеонтол. ин-та)

сжатое или слегка округлое, килевые чешуи от горла до начала анального плавника образуют явственный киль. Удлиненных чешуй у основания хвоста нет (рис. 114). Два вида. В. миоцен — плиоцен Кавказа.

Etrumeus Bleeker, 1853. Тип рода — *Clupea microps* Schlegel, 1846; соврем., тропики и субтропики Индийского и Тихого океанов. Рот небольшой, конечный. Верхняя челюсть без медиальной вырезки. Operculum гладкое. Зубы слабые. Отростки плавательного пузыря в preoticum и preoticum. Позвонков 50—54. Брюшные плавники позади вертикали последних лучей спинного. Брюхо округлое, килевых чешуй нет. Ала нет. Около пяти видов. Эоцен — олигоцен Германии; олигоцен Ирака; миоцен Сицилии и Алжира.

Pseudochilsa Menner, 1949. Тип рода — *Diplomystus brevicaudus* Lednev, 1914; ср. миоцен Апшеронского п-ва. Сочленение нижней челюсти на вертикали середины глаза или за нею. Operculum гладкое. Позвонков 36—43. Брюшные плавники под серединой спинного, задние лучи анального не удлинены, впереди спинного рудиментарные одиночные щитки. Брюхо сильно сжато, на всем протяжении с килем из шиповатых чешуй, лежащих в бороздке. Чешуйный покров хорошо развит, чешуя крупная, с несколько зазубренным задним краем. Один вид.

Sarmatella Menner, 1949. Тип рода — *Clupea vucotinovici* Gramberger, 1884; в. миоцен (сармат) Хорватии. Тело сильно удлинненное, высота не превосходит 20% длины. Нижняя челюсть несколько выдается, сочленяется с черепом против или впереди переднего края глаза. Зубов на челюстях нет. Operculum гладкое. Брюшные плавники против задней половины спинного, задние лучи анального не удлинены. Брюхо сжато, с умеренно развитыми, не шиповатыми ки-

левыми чешуями. Несколько видов. В. миоцен (сармат) С. Кавказа и З. Европы.

? *Suchumia* Menner, 1949. Тип рода — *S. caucasica* Men., 1949; олигоцен (надостракодовые слои) Кавказа. Нижняя челюсть сочленяется с черепом под передней половиной глаза. Supramaxillare нет. Кости жаберной крышки тонкие, гладкие. Жаберных лучей 7—8. Слабые зубы только на нижней челюсти. Спинной и анальный плавники короткие, задние лучи анального не удлинены; брюшные против начала спинного. Один вид.

Кроме того: *Clupeopsis* Casier, 1946, эоцен Бельгии; *Etringus* Jordan, 1907, *Ganoessus* Jordan, 1919, в. миоцен Калифорнии; *Ganolytes* Jordan, 1919, в. мел Калифорнии; *Quisque* Jordan, 1920, миоцен Калифорнии; *Opisthonema* Gill, 1861, в. миоцен Калифорнии; *Xyne* Jordan et Gilbert, 1919, миоцен Калифорнии; *Histiothrisa* Woodward, 1901, в. мел Вестфалии и Марокко; *Iquius* Jordan, 1919, третика Японии; *Neohalecopsis* Weiler, 1928, олигоцен Германии; *Sahelina* Arambourg, 1927, *Stolephorus* Lacépède, 1803 (*Spratelloides* Bleeker, 1852), *Brevortia* Gill, 1861, в. миоцен Алжира; *Bramlettia*, *Driverius* David, 1946, в. мел Калифорнии; *Epelichthys* Jordan, 1925, миоцен Калифорнии; *Hyperlophus* Ogilby, 1892, мел Австралии; *Lembicus* Jordan, 1925, *Lygisma* Jordan et Gilbert, 1919, миоцен Калифорнии; *Ostariostoma* Schaeffer, 1949, мел Монтаны; *Paleoclupea* Dante, 1942, в. мел Дакоты; *Paraclupea* Du, 1950, н. мел Китая; *Pseudoetringus*, *Wislerius* David, 1946, палеоген Калифорнии; *Steinbergia* Jordan, 1925, миоцен Калифорнии; *Crossognathus* Jordan, 1923, н. мел Европы.

СЕМЕЙСТВО ENGRAULIDAE GILL, 1872. АНЧОУСОВЫЕ

Сходно с Clupeidae, но maxillare очень длинное, мезэтомид выдается вперед сошника, angillare нет, жаберных лучей 7—19. Эоцен — ныне.

Engraulis Cuvier, 1817. Тип рода — *Clupea encrasicolus* Linnaeus, 1758; соврем., Атлантика. Высота тела 4—6 раз в длину. Рот очень большой, maxillare далеко заходит за задний край глаза. Praeoperculum сильно отклонено назад. Мелкие зубы на челюстях. Позвонков около 40. Спинной плавник позади вертикали основания брюшных, анальный длиннее спинного, с 25—50 лучами. Брюшные килевые чешуи есть. Несколько видов. Эоцен Италии; миоцен Германии.

СЕМЕЙСТВО ALEROCERPHALIDAE VALENCIENNES, 1846

Тело умеренно или слабо удлинненное, сжатое с боков. Гулярной пластинки нет. Зубы на челюстях мелкие. Жаберная крышка полная,

отверстия широкие, тычинки длинные. Жирового плавника нет. Брюшные позади грудных, иногда отсутствуют. Тело голое или покрыто тонкой циклоидной чешуей. Фотофор (светящихся органов) нет или они зачаточные. Оligocene — ныне.

Palaeotroctes Daniltshenko, 1960. Тип рода — *P. strictus* Dan., 1960; н. олигоцен (хадум) Кавказа. Высота тела около трех раз в длину. Высота головы равна длине. Длина рыла меньше диаметра глаза. Рот косой, конечный, нижняя челюсть заходит за вертикаль середины глаза. Мелкие зубы на верхней челюсти, нижняя без зубов. Позвонков 30—35. Межмышечных косточек нет. Спинной плавник короткий, высокий, немного позади середины тела, анальный значительно длиннее спинного, грудные хорошо развиты, брюшные маленькие, немного впереди спинного. Тело голое. Ясно обозначенных фотофор нет (табл. X, фиг. 6). Один вид. Н. олигоцен Кавказа и Карпат.

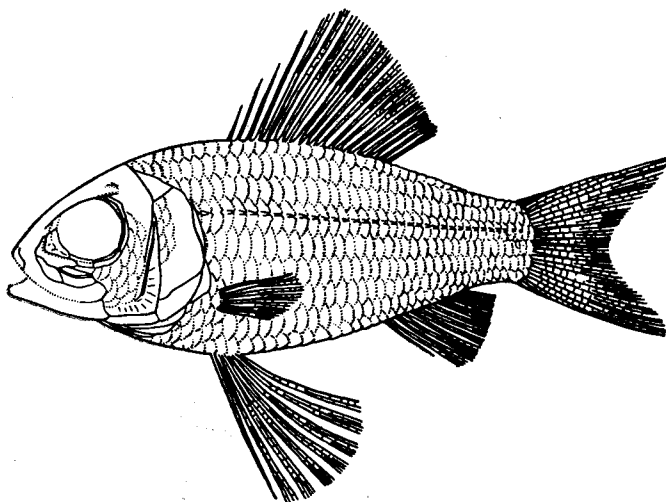


Рис. 115. *Ctenothrissa vexillifer* (Pictet), $\times 0,7$; в. мел. Ливан (Woodward, 1903)

вательный пузырь частью ячеистый, соединен с ушной капсулой, его выросты в pteroticum и prooticum. Postcleithrum прикреплено к scapula. Н. мел — ныне. Два семейства: Chirocentridae и Ichthyodectidae.

ПОДОТРЯД STENOTHRISSOIDEI

Supraoccipitale выступает вперед, но parietalia частично соприкасаются между собой. Брюшные плавники под грудными. Боковая линия есть. Жаберная крышка полная. Гулярной пластинки нет. В. мел. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО STENOTHRISSIDAE

Позвонки полностью окостеневшие. Нижние ребра длинные. Колочих лучей в плавниках и фулькр нет. Чешуя тонкая, сильно налегающая. Брюшных килевых чешуй нет. В. мел.

Ctenothrissa Woodward, 1899. Тип рода — *Beryx vexillifer* Pictet, 1850; в. мел Ливана. Высота тела около 2—3 раз в длину. Голова большая. Верхняя челюсть не заходит за середину глаза. Maxillare заметно изогнутое, supra-maxillaria два. Позвонков 30—40. Спинной плавник высокий и сравнительно длинный, занимает почти половину спины, анальный значительно короче и ниже, брюшные длинные, обычно достигают начала анального. Чешуя ктеноидная (рис. 115). Около трех видов. В. мел Ливана и Англии.

Aulolepis Agassiz, 1844. Тип рода — *A. typus* Ag., 1844; в. мел Англии. Сходен с *Ctenothrissa*, но чешуя циклоидная, позвонков 40—50. Один вид.

ПОДОТРЯД CHIROCENIROIDEI

Челюсти вооружены заметными зубами. Радиалии грудных плавников в два ряда, у основания плавника длинный костный придаток. Пла-

СЕМЕЙСТВО CHIROCENIROIDEI BLEEKER, 1859

Тело умеренно удлиненное. Брюхо с острым килем. Зубы на челюстях не в альвеолах. Жаберных лучей 6—8. Спинной плавник сильно отодвинут назад, брюшные очень маленькие, хвостовой глубоко выемчатый. В. мел — ныне.

Platinx Agassiz, 1835 (*Thrissopterus* Heckel, 1856). Тип рода — *P. elongatus* Ag., 1835; эоцен Италии. Высота тела 4—5 раз в длину. Позвонков около 70. Грудные плавники длинные, хорошо развиты. Спинной невысокий, против анального. Чешуя крупная, гладкая. Около пяти видов. Н. эоцен Туркмении; эоцен Италии.

Кроме того: *Chirocentrus* Cuvier, 1817; в. мел Африки и Ю. Америки; третика Суматры.

СЕМЕЙСТВО ICHTHYODECTIDAE

Челюстные кости массивные, зубы конические, в альвеолах. В основном сходно с Chirocentridae. Н. мел.

Ichthyodectes Cope, 1871 (*Gillicus* Hay, 1898). Тип рода — *I. ctenodon* Cope, 1871; в. мел Канзаса, США. Зубы на челюстях пустотелые, приблизительно равной величины, в глубоких альвеолах (рис. 116, 117). Много видов. Мел Англии и С. Америки.

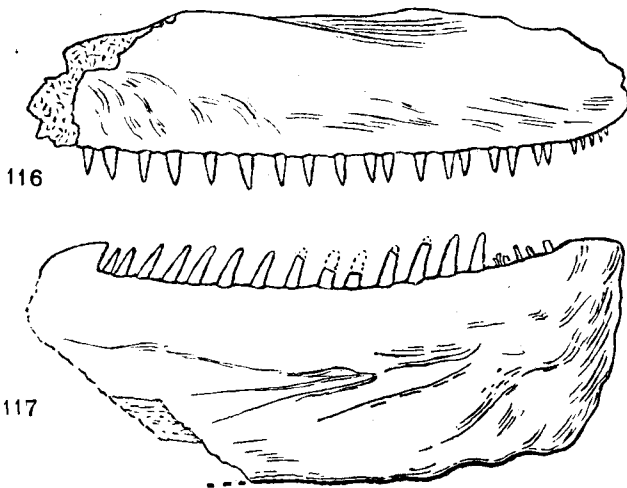


Рис. 116—117. *Ichthyodectes elegans* Newton, 116—maxillare; 117—dentale, $\times 0,7$; в. мел, Англия (Woodward, 1907)

Chirocentrites Heckel, 1849. Тип рода — *C. coroninii* Heck., 1849; н. мел (неоком) Истрии. Зубы на челюстях разной величины, на ргаемахилляре очень крупные. Жаберных лучей около 20. Позвонков 60, из них около 35 туловищных. Чешуя крупная, гладкая (рис. 118). Около трех видов. Н. мел Европы.

Portheus Cope, 1872. Тип рода — *P. molossus* Cope, 1872; в. мел Канзаса, США. Рыбы до 3—4 м длины. Зубы на челюстях различной величины, овальные на поперечных срезах. Небные кости молотообразно утолщены и подвижно сочленены с этмоидными. Подглазничных костей три. Орегскулум большое, хорошо развитое (рис. 119). Около 10 видов. Мел С. Америки, З. Европы, Австралии.

Thrissops Agassiz, 1833. Тип рода — *T. formosus* Ag., 1833; в. юра (кимеридж) Баварии. Как *Leptolepis*, но анальный плавник длинный, с 25—40 лучами. Позвонков около 60. Много видов. В. юра среднего Поволжья?, кимеридж Англии и Франции; н. мел Англии и Бельгии.

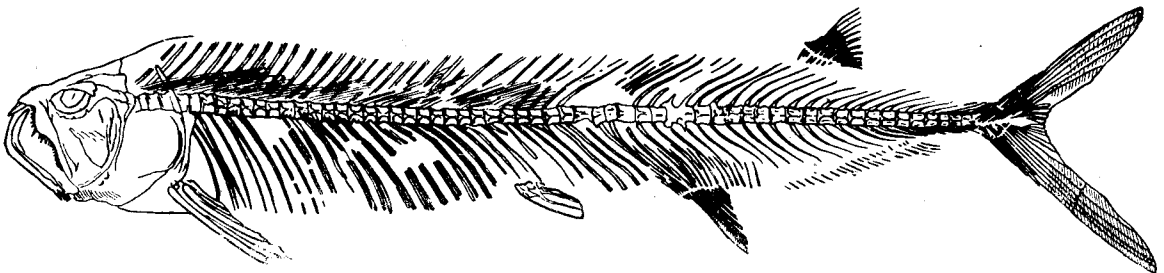


Рис. 118. *Chirocentrites coroninii* Heckel, $\times 0,2$; н. мел (неоком), Истрия (Woodward, 1907)

Кроме того: *Spathodactylus* Pictet, 1858, неоком Швейцарии; *Eubiodectes* Hay, 1903, в. мел Ливана; *Chiromystus* Cope, 1886, н. мел Бразилии; *Cladocyclus* Agassiz, 1841 (*Anaedopogon* Cope, 1871), в. мел Бразилии; *Proportheus* Jaekel, 1904, мел З. Африки; *Pachythrissops* Woodward, 1919, юра — н. мел Европы; *Carsothrissops* Erasto, 1946, в. мел Югославии.

ПОДОТРЯД CHANOIDEI

Челюсти и небные кости без зубов. Верхнюю челюсть окаймляют только ргаемахиллярия. Орбитосфеноида и базисфеноида нет. Плавательный пузырь не соединен с ушной капсулой. Quadragium отделено от symplecticum и metapterygoidium. Жирового плавника нет. Н. мел — ныне.



Рис. 119. *Portheus molossus* Cope, $\times 0,2$; в. мел, Канзас, США (Woodward, 1907)

СЕМЕЙСТВО CHANIDAE

Теменные кости разделены верхнезатылочной. Supramaxillare нет. Жаберные лучи очень широкие, немногочисленные. Позвонков около 40—50. Н. мел — ныне.

Prochanos Bassani, 1879. Тип рода — *P. rectifrons* Bas., 1879; неоком Югославии. Высота тела около трех раз в длину. Жаберных лучей четыре. Позвонков около 50, около 20 хвостовых. Спинной плавник с 14 лучами, над брюшными; анальный заметно короче спинного, из восьми лучей. Один вид.

Кроме того: *Chanos* Lacépède, 1803, эоцен — миоцен Европы; *Parachanos* Arambourg et Schneegans, 1936, мел З. Африки; *Dastible* Jordan, 1910, в. мел Бразилии; *Chanopsis* Casier, 1961, н. мел Конго.

ПОДОТРЯД SALMONOIDEI. ЛОСОСЕВИДНЫЕ

Зубы на челюстях и нёбных обычно есть. Верхнюю челюсть окаймляют праемахиллаге и махиллаге. Парапофизы не сращены с телами позвонков. Нижних межмышечных косточек нет. Спинной плавник близ середины тела, жировой, как правило, есть. Яйцеводы отсутствуют или недоразвиты. Н. эоцен — ныне. В ископаемом состоянии семейства: Salmonidae, Thaumaturidae, Osmeridae, Argentinidae, Bathylagidae.

СЕМЕЙСТВО SALMONIDAE RAFINESQUE, 1815. ЛОСОСЕВЫЕ

Верхнезатылочная кость соприкасается с лобными, но часто покрыта теменными. Orbitosphenoideum и opisthoticum есть. Жаберных лучей 8—20. Позвонки в основании хвостового плавника загибаются вверх. Спинной короткий, не более 16 лучей, в брюшных 7—13 лучей. Тело покрыто плотной чешуей, голова голая. Боковая линия хорошо развита. Миоцен — ныне.

Salmo Linnaeus, 1758. Тип рода — *S. salar* L., 1758; соврем., С. Атлантика. Высота тела около 4—5 раз в длину. Рот большой, конечный. Верхняя челюсть достигает заднего края глаза или заходит за него. Зубы на челюстях у взрослых сильные. Заглазничная кость не достигает предкрышки. Supragraeoregulum есть. Позвонков 50—62. В анальном плавнике 10—13 лучей (рис. 120). Несколько видов. Плиоцен Закавказья; миоцен Чехии и Хорватии.

Coregonus Linnaeus, 1758. Тип рода — *C. lacaretus* L., 1758; соврем., север Европы и Азии.

Рот небольшой, нижний или конечный. Верхняя челюсть не заходит за середину глаза. Зубы на челюстях очень мелкие или отсутствуют. Supragraeoregulum нет. Позвонков 52—68. В анальном плавнике 13—18 лучей. Сомнительные находки, неоген Сибири.

Кроме того: *Thymallus* Cuvier, 1829, эоцен — миоцен З. Европы; *Protothymallus* Laube, 1901,



Рис. 120. *Salmo derzhavini* Vladimirov, × 1; плиоцен, Закавказье (Владимиров, 1946)

миоцен Чехии; *Beckius*, *Cyclolepoides*, *Goudkoffia*, *Notlendia* и *Parastenodus* David, 1946, описаны по чешуе из мела и палеогена Калифорнии; ? *Salmodium* Rogovitsh, 1871, эоцен Киева.

СЕМЕЙСТВО ARGENTINIDAE BONAPARTE, 1846

Орбитосфеноид и базисфеноид есть. Сошник широкий. Рот небольшой, конечный. Зубов на челюстях нет. Жаберные перепонки свободны от межжаберного промежутка. Мезакоракоид окостеневший. Последние хвостовые позвонки не загнуты вверх. Плавающий пузырь большой, не соединен с кишечником. Чешуя обычно циклоидная. Боковая линия есть. Светящихся органов нет. Эоцен — ныне.

Proargentina Daniltshenko, 1960. Тип рода — *P. inclinata* Dan., 1960; н. олигоцен (хадум) С. Кавказа. Высота тела около четырех раз в длину. Рот маленький, нижняя челюсть не достигает вертикали середины глаза. Праемахиллаге короткое, махиллаге окаймляет больше половины верхней челюсти. Глаза большие. Позвонков около 50. Спинной плавник короткий, высокий, брюшные против переднего края спинного. Чешуя крупная (табл. XIII, фиг. 4). Два вида. Палеоген Кавказа.

Кроме того: *Argentina* Linnaeus, 1758, третичка З. Европы.

ПОДОТРЯД ESOCOIDEI (НАРЛОМИ). ЩУКОВИДНЫЕ

Зубы на челюстях и нёбных костях развиты, maxillare без зубов. Орбитосфеноида нет, мезотмод парный. Мезокоракоида нет. Парапофизы не сращены с телами позвонков. Нижние межмышечные косточки есть. Спинной плавник отодвинут назад, жирового нет. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии семейства: Palaeoesocidae и Esocidae.

СЕМЕЙСТВО PALAEOESOCIDAE BERG, 1936

Рыло умеренно вытянутое. Сочленение нижней челюсти с черепом под задним краем глаза. На челюстях нет клыковидных зубов. Жаберных лучей 14. Хвостовой плавник усеченно-округлый. Есть костные клетки. Эоцен.

Palaeoesox Voigt, 1934. Тип рода — *P. fritzschei* Voigt, 1934; эоцен Гейзельталя, В. Германия. Высота тела около 5 раз в длине. Длина

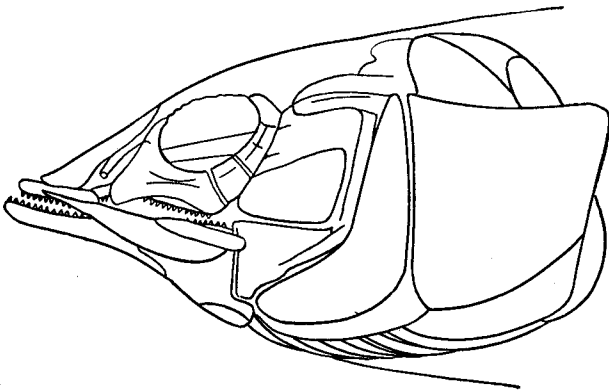


Рис. 121. *Palaeoesox fritzschei* Voigt, $\times 2$; эоцен, Гейзельталь, В. Германия (Voigt, 1934)

головы в полтора раза больше высоты тела и в 4 раза длины рыла. Нижняя челюсть заметно выступает. Зубы на dentale мелкие. Supramaxillare сравнительно короткое, меньше $\frac{1}{2}$ длины maxillare. Позвонков 33—34. В анальном плавнике 8—9 лучей (рис. 121). Один вид.

СЕМЕЙСТВО ESOCIDAE CUVIER, 1817. ЩУКОВЫЕ

Рыло сильно вытянуто вперед. Сочленение нижней челюсти с черепом позади заднего края глаза. Есть клыковидные зубы. Жаберных лучей 11—20. Хвостовой плавник выемчатый. Нет костных клеток. Олигоцен — ныне.

Esox Linnaeus, 1758 (*Trematina* Trautschold, 1884). Тип рода — *E. lucius* L., 1758; соврем., Европа, С.-З. Азия, С. Америка. Высота тела около 6—7 раз в длине. Длина головы почти вдвое больше высоты тела и длины рыла. Нижняя челюсть сильно выступает. Зубы на dentale мелкие впереди и сильные клыковидные на середине. Позвонков 48—65. В анальном плавнике около 14—18 лучей (рис. 122). Несколько видов. Плиоцен — плейстоцен Сибири; олигоцен Германии; миоцен и плейстоцен 3. Европы.

ПОДОТРЯД STOMIATOIDEI

Парапофизы не сращены с телами позвонков. Последние хвостовые позвонки не загнуты вверх. Нет костных клеток. Жировой плавник обычно есть. Есть фотофоры, преимущественно в нижней части тела. Н. мел — ныне. В ископаемом состоянии семейства: Gonostomatidae, Sternoptychidae, Protostomiatidae, Stomiatidae, Chauliodontidae, Tomognathidae.

СЕМЕЙСТВО GONOSTOMATIDAE GILL, 1892

Тело умеренно удлинненное. Рот большой, maxillare и praemaxillare плотно соединены. Praemaxillare без значительного расширения впереди. Supramaxillaria два. Parietalia хорошо развиты, соединяются над supraoccipitale. Epiotica разделены вклинившимся supraoccipitale и не соединяются под последним. Basisphenoideum и alisphenoideum есть. Орбитосфеноид отсутствует. Posttemporale вильчатое. Усика на подбородке нет. Ребра на коротких парапофизах. Спинной плавник близ или немного позади середины тела, брюшные под спинным или немного впереди, хвостовой глубоко вырезанный. Фотофоры в два, реже в один ряд вдоль нижнего края каждой стороны тела. Н. олигоцен — ныне.

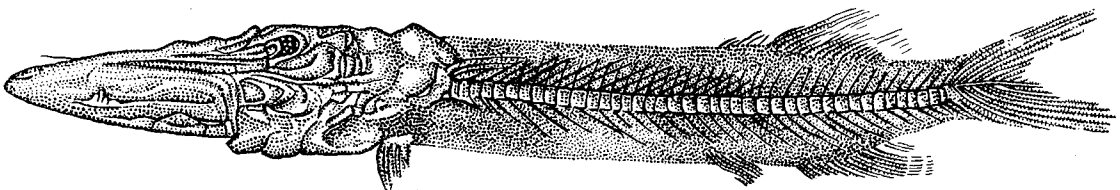


Рис. 122. *Esox lepidotus* Agassiz, $\times 0,7$; миоцен, Баден (Agassiz, 1839)

Vinciguerria Good et Bean, 1895 (*Zalarges* Jordan et Starks, 1895). Тип рода — *Maurolicus attenuatus* Cocco, 1838; соврем., Атлантика, Тихий океан. Наибольшая высота тела около $\frac{1}{4}$ длины, длина головы немного превышает высоту тела. Глаза большие, диаметр равен или больше $\frac{1}{4}$ длины головы. Рот широкий, верхняя челюсть заметно заходит за вертикаль заднего края глаза, нижняя несколько выступает. Мелкие зубы на обеих челюстях, сошнике и нёбных

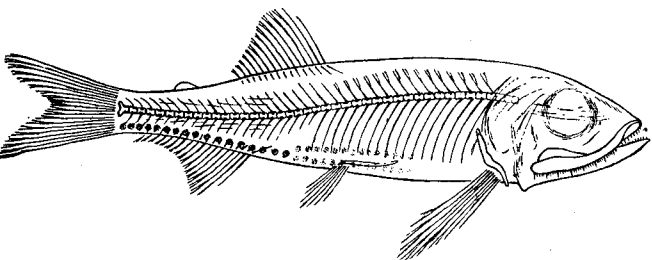


Рис. 123. *Vinciguerria obscura* Daniltschenko, $\times 1$; олигоцен, Кавказ (Данильченко, 1960)

костях. Праорекул почти вертикальное. Позвонков 35—42. Неврапофизы туловищных позвонков тонкие, раздвоенные. Спинной плавник несколько позади середины тела, анальный короткий, 12—18 лучей, начинается близ вертика-

40. Анальный плавник длинный, около 25 лучей, начинается против передней части спинного, брюшные заметно впереди вертикали начала спинного. В остальном, как *Vinciguerria* (табл. VI, фиг. 2). Один вид. Олигоцен Кавказа, Карпат и Швейцарии.

Gonostoma Rafinesque, 1810 (*Pseudoeleginus* Sauvage, 1873). Тип рода — *G. denudatum* Raf., 1810; соврем., Атлантика. Глаза около $\frac{1}{5}$ длины головы. Верхняя челюсть больше чем на половину длины заходит за вертикаль заднего края глаза. Operculum узкое, менее $\frac{1}{4}$ длины головы. Анальный плавник против спинного или несколько впереди вертикали его начала, брюшные заметно ближе к началу анального, чем к основанию грудных. Позвонков около 45. В остальном сходен с предыдущими родами. Около трех видов. Третика Европы.

Photichthys Hutton, 1872. Тип рода — *P. argenteus* Nutt., 1872; соврем., Атлантический и Тихий океаны. Верхняя челюсть с двумя клыковидными зубами, на нижней 7—8 крупных зубов, между ними мелкие. Анальный плавник далеко позади вертикали заднего края спинного, брюшные против передней части спинного или немного впереди вертикали его начала. Позвонков около 45 (рис. 124). Один вид. Миоцен Европы.

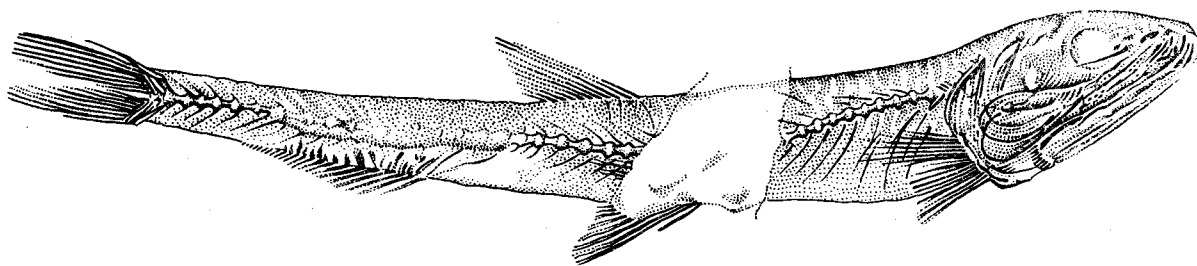


Рис. 124. *Photichthys bartleti* (Sauvage), $\times 1$; миоцен, Сицилия (Sauvage, 1873)

ли заднего края спинного. Грудные узкие, брюшные немного впереди вертикали начала спинного. Фотофоры двумя правильными непрерывными рядами с каждой стороны, нижний — от горла до основания хвостового плавника, верхний — от жаберной крышки до начала анального (рис. 123; табл. VI, фиг. 3). Четыре вида. Эоцен — миоцен Кавказа; миоцен Крыма; олигоцен Карпат и Предкарпатья.

Scopeloides Wettstein, 1886 (*Mrazecia* Paucus, 1929). Тип рода — *Osmerus glarisanus* Agassiz, 1844; олигоцен Швейцарии. Наибольшая высота тела около $\frac{1}{5}$ длины. Длина головы заметно превышает высоту тела. Праорекул сильно отклонено назад. Глаза небольшие, меньше $\frac{1}{4}$ длины головы. Рот широкий, длина верхней челюсти больше $\frac{1}{2}$ длины головы. Позвонков 39—

Кроме того: *Cyclothone* Goode et Bean, 1882, миоцен Калифорнии; *Idrissia*, *Paravinciguerria* Grambourg, 1954, мел Марокко; *Ohuus* Sato, 1962, миоцен Японии.

СЕМЕЙСТВО STERNOPTYCHIDAE DUMÉNIL, 1806

Тело высокое, сильно сжатое с боков. Глаза большие, направлены вверх. Рот косой, почти вертикальный, зубы на челюстях мелкие, supra-maxillaria два. Epiotica соединяются под supraoccipitale. Basisphenoideum и alisphenoideum отсутствуют. Усики на подбородке нет. Парапофизы короткие, в углублениях позвонков. Ребра тонкие, длинные. Мезокоракоида в отличие от большинства Clupeida нет. Брюшные плав-

ники слабо развиты. Фотофоры крупные, обычно овальные, в два ряда на туловище и в один на хвосте: группы или единичные фотофоры бывают на горле, жаберной крышке и близ глаз. Батипелагические рыбы. Н. олигоцен — ныне.

Argyropelecus Cocco, 1829. Тип рода — *A. hemigymnus* Cocco, 1829; соврем., Атлантика. Очень высокое тело, резко сужено в хвостовом отделе. Голова короткая, высокая. Глаза телескопические. Рот широкий, верхний. Праеоперкулум короткое, тахилларе впереди изогнуто вниз. Мелкие зубы на dentale, праеоперкулларе, тахилларе и небных костях; сошник без зубов. Позвонки (35—40) короткие, с сильными остистыми отростками,

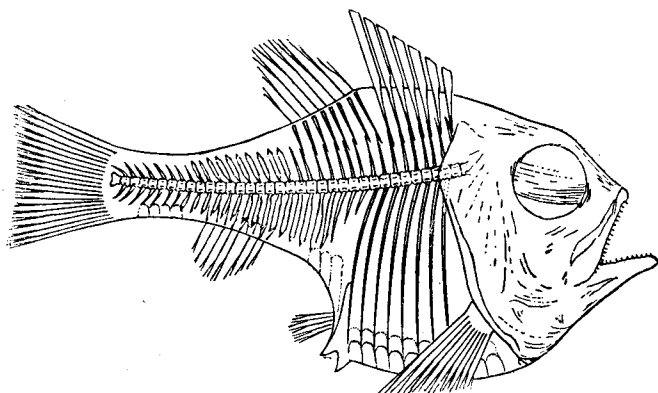


Рис. 125. *Argyropelecus cosmovicci* Cosmoviči et Paucá, × 2; олигоцен, Кавказ (Данильченко, 1960)

несколько расширенными в хвосте. Длинные ребра почти достигают брюшного края тела. Спинных плавников два, первый — жесткий, образован продолжением интерапофиз, второй — из мягких лучей. Анальный короткий, посередине прерванный, позади вертикали второго спинного. Чешуи нет. Фотофоры на хвостовом участке обычно тремя группами (рис. 125; табл. XI, фиг. 3). Около трех видов. Олигоцен Кавказа и Карпат; миоцен Калифорнии; в. миоцен Алжира.

Sternoptyx Hermann, 1781. Тип рода — *S. diaphana* Herm., 1781; соврем., Атлантический, Индийский и Тихий океаны. Высокое тело постепенно суживается в хвосте. Рыло короткое, глаза не телескопические. Мелкие зубы на челюстях, небных и сошник без зубов. Позвонков около 35—40. Первый спинной плавник в виде жесткой пластинки, анальный длинный, начинается впереди вертикали второго спинного. Хвостовой стебель очень короткий. Чешуи нет. Фотофоры вдоль брюха и анального плавника, группами на хвостовом стебле, над грудными и брюшными плавниками. Один вид. Олигоцен Румынии.

Polyipnus Günther, 1887. Тип рода — *P. spinosus* Günt., 1887; соврем., Атлантический и Тихий океаны. Тело высокое, постепенно суживающееся к хвосту. Глаза не телескопические. Рыло очень короткое, рот верхний, вертикальный. Сошник с зубами. Праеоперкулум зазубрено по заднему краю, с тонким шипом на углу. Над затылком два сильных, направленных назад шипа. Спинной плавник начинается близ середины тела. Чешуя крупная, очень тонкая. Фотофоры на голове, по брюху, вдоль основания анального плавника и по нижнему краю хвостового стебля. Два вида. Олигоцен Карпат и Предкарпатья.

Polyipnoides Daniltshenko, 1960. Тип рода — *P. levis* Dan., 1960; эоцен Закавказья. Сходен с *Polyipnus*, но отличается отсутствием сильных направленных назад шипов над затылком, сравнительно длинным рылом, гораздо менее скошенным ртом и меньшим диаметром глаза. Один вид.

СЕМЕЙСТВО PROTOSTOMIATIDAE ARAMBOURG, 1954

Тело сильно удлинненное. Рот большой, нижняя челюсть с длинными острыми зубами, верхняя без зубов. Большое число позвонков. Спинной и анальный плавники короткие, в задней части тела, близ хвостового. Тело голое или покрыто очень тонкой чешуей. Фотофор нет. В. мел.

Protostomias Arambourg, 1943. Тип рода — *P. maroccanus* Aramb., 1943; в. мел Марокко. Тело угревидное, его высота около 10 раз в длину. Длина головы почти вдвое больше высоты тела. Рыло короткое, длина его не превышает диаметра орбиты. Нижняя челюсть сочленяется с черепом против середины орбиты. Праеоперкулум почти вертикальный. В передней части dentale длинные клыковидные зубы. Позвонков около 80. Ребра тонкие, длинные. Анальный плавник заметно впереди спинного. Один вид.

СЕМЕЙСТВО CHAULIODONTIDAE BONAPARTE, 1846

Тело удлинненное. Голова высокая. Рот большой, обе челюсти вооружены очень сильными острыми клыками. Жаберная крышка неполная, interoperculum рудиментарное. Жаберные отверстия очень широкие. Спинной плавник короткий, в передней части тела, впереди вертикали брюшных; анальный далеко сзади, но отделен от хвостового. Тело голое или покрыто крупной тонкой чешуей. Фотофоры по нижнему краю тела. Миоцен — ныне.

Chauliodus Schneider, 1801. Тип рода — *Ch. sloani* Schn., 1801; соврем., тропические широты Атлантики. Тело несколько сжато с боков.



Рис. 126. *Tomognathus mordax* Dixon, $\times 1$; в. мел, Англия (Woodward, 1908)

Голова короткая, длина рыла меньше диаметра орбиты. Глаза умеренной величины. Рот очень большой, далеко заходит за вертикаль заднего края глаза. Нижняя челюсть выступает, с острыми широко расставленными зубами, передние очень длинные. Праемахиллаге с четырьмя длинными клыками с каждой стороны. Махиллаге и нёбные с мелкими зубами. На языке зубов нет. Оресциллит очень узкое. Позвонков около 55. Спинной плавник высокий, ближе к затылку, чем к основанию брюшных, брюшные длинные, хорошо развитые. Два вида. В. миоцен Калифорнии.

? СЕМЕЙСТВО ТОМОГНАТИДАЕ

Теменные кости разделены верхнезатылочной. Челюсти с сильными зубами. Жаберный аппарат полный, лучи немногочисленные. Спинной плавник длинный, начинается непосредственно за затылком. Мел. Англия.

Tomognathus Dixon, 1850. Тип рода — *T. mordax* Dixon, 1850; в. мел (турон) Англия. Рот большой, нижняя челюсть соединяется с черепом позади вертикали заднего края орбиты. Праемахиллаге короткое, с крупными, слегка загнутыми зубами. Крупные зубы в передней части dentale. Махиллаге длинное, сильно расширенное в задней части, окаймляет около $\frac{3}{4}$ длины челюсти. Рыло короткое, тупое. Глаз большой,

диаметр больше $\frac{1}{3}$ длины головы. Спинной плавник от затылка почти до основания хвостового, грудные широкие, близ вентрального профиля тела (рис. 126). Один вид.

ПОДОТРЯД ENCHODONTOIDEI

Сходен со Stomiatoidei, но позвонки без парапофиз, на спине ряд костных щитков, светящихся органов нет. Мел. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО ENCHODONTIDAE LYDEKKER, 1889

Теменные кости очень маленькие, разделяются верхнезатылочной. Жаберный аппарат полный. Длина праемахиллаге около $\frac{1}{2}$ длины верхней челюсти. Сильные зубы на нижней челюсти и нёбно-птеригоидных костях. Спинной плавник короткий, близ середины тела. Есть небольшой жировой плавник. Крупные костные щитки на спине, у некоторых и на боках тела. Чешуя очень мелкая или отсутствует. Мел.

Enchodus Agassiz, 1835 (*Isodus* Heckel, 1849; *Phasganodus* Leidy, 1857; *Ischyrocephalus* Marck, 1858; *Solenodon* Kramberger, 1881, nom. praecoc.; *Holcodon* Kramberger, 1885; *Eurygnathus* Davis, 1887, nom. praecoc.). Тип рода — *Esox lewesiensis* Mantell, 1822; в. мел. Англия. Длина головы около $\frac{1}{3}$ длины тела. Высота тела заметно меньше длины головы. На переднем конце нёбных костей по одному большому клыкообразному зубу. Крупные зубы на эктоптеригоиде и нижней челюсти. Покровные кости скульптурированы. Жаберных лучей 12—16. Позвонков 40—50,

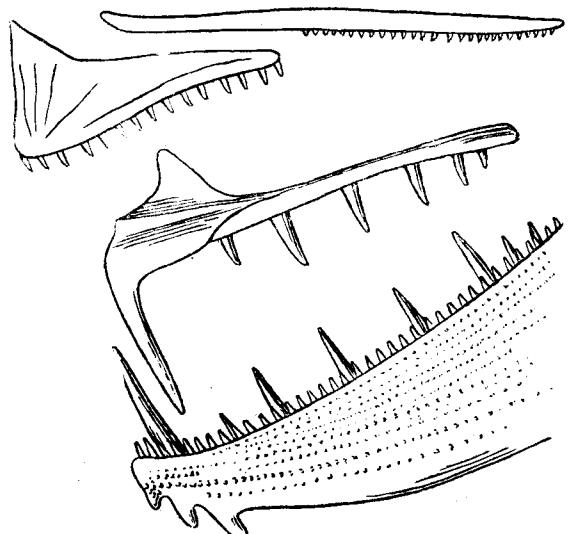


Рис. 127. *Enchodus lewesiensis* (Mantell), $\times 0,7$; в. мел, Англия (Woodward, 1903)

около половины хвостовых. Постклейтральной пластинки нет. Спинной плавник заметно впереди анального. Между затылком и спинным плавником 3—4 медиальных щитка (рис. 127). Много видов. Мел Украины, Англии, Вестфалии, Югославии, Ливана; в мел С. и Ю. Америки.

Palaeolycus Marck, 1863. Тип рода — *P. dre-ginnensis* Marck, 1863; в мел Вестфалии. Как *Enchodus*, но тело более удлиненное. Спинной плавник против начала анального, анальный длинный, около 50 лучей. Позвонков 70—75. Один вид.

конические. Около трех видов (рис. 129). Мел Англии и Германии.

Кроме того: *Cimolichthys* Leidy, 1857, мел С. Америки; *Prionolepis* Egerton, 1850, в мел Англии и Ливана; *Leptecodon* Williston, 1899, в мел С. Америки; *Halec* Agassiz, 1834, н. мел Англии, в мел Чехословакии и Ливана; *Halecodon* Cockerell, 1919, мел С. Америки; *Rharbichthys* Agambourg, 1954, в мел Марокко; *Volcichthys* Egasno, 1946, мел Югославии.

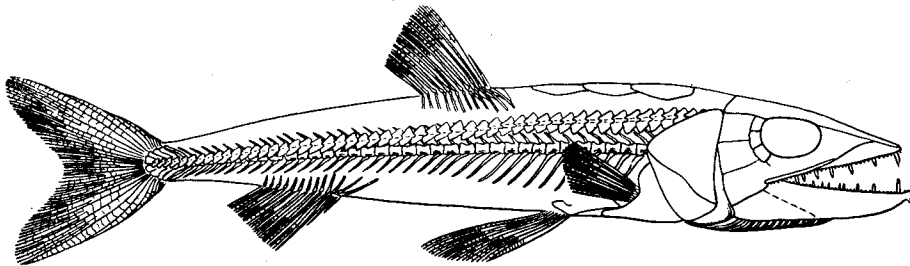


Рис. 128. *Eurypholis boissieri* Pictet, $\times 0,5$; в мел, Ливан (Woodward, 1902)

Eurypholis Pictet, 1850 (*Saurorhamphus* Hessel, 1850). Тип рода — *E. boissieri* Pict., 1850; в мел Ливана. Как *Enchodus*, но есть большая постклейтральная пластинка и костяные щитки вдоль боковой линии. Позвонков около 40 (рис. 128). Около трех видов. В мел Ливана; мел З. Европы.

ПОДОТРЯД GONORHYNCHOIDEI

Челюсти без зубов. Орбитосфеноид и базисфеноид отсутствуют. Парапофизы сильно развиты, прирощены к телам позвонков. Жирового плавника нет. Чешуя ктеноидная. В мел — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО GONORHYNCHIDAE BLEEKER, 1859

Теменные кости разделены верхнезатылочной. Рот нижний, маленький. Восходящий отросток парасфеноида соприкасается с sphenoticum и alisphenoideum. Жаберная крышка полная, жаберных лучей четыре. Заднеключичных костей нет. В брюшных плавниках около 10 лучей. В мел — ныне.

Notogoneus Cope, 1885 (*Sphenolepis* Agassiz, 1844, ном. praecox.; *Protocatostomus* Whitfield, 1890; *Colpopholis*, *Phalacrocholis* Chabanaud, 1931). Тип рода — *N. osculus* Cope, 1885; эоцен США. Высота тела около 4—6 раз в длину. Голова заостренная. Зубов на птеригоидах нет. Праемахилларе окаймляет верхнюю челюсть

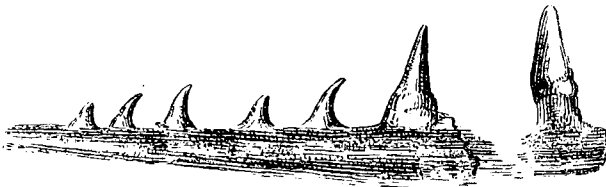


Рис. 129. *Apateodus glyphodus* (Blake), передняя часть левого dentale, $\times 1$; н. мел (альб), Ю.-В. Англия (Woodward, 1901)

Apateodus Woodward, 1901. Тип рода — *Pachyrhizodus glyphodus* Blake, 1863; н. мел (альб) Англии. На небных костях и эктоптеригоидах зубы большие, сжатые с боков; в передней части нижней челюсти мелкие, изогнутые назад, в один ряд, на середине и в задней части крупные,



Рис. 130. *Charitosomus major* Woodward, $\times 2$; в мел, Ливан (Woodward, 1901)

почти на всем ее протяжении. Позвонков около 50, около 35 туловищных. Спинной плавник близ середины тела, против или немного позади брюшных. Голова покрыта чешуей. Около шести видов. Эоцен — олигоцен Украины, Франции и С. Америки.

Charitosomus Marck, 1885 (*Solenognathus* Pic-

tet et Humbert, 1866, пом. праеосс.). Тип рода — *S. formosus* Marck, 1885; в мел Вестфалии. Сходен с *Notogoneus*, но тело более удлиненное. Зубы на птеригондах есть, спинной плавник несколько отодвинут назад, голова не покрыта чешуей (рис. 130). Около пяти видов. В мел Вестфалии и Ливана.

ОТРЯД SCOPELIDA. СВЕЯЩИЕСЯ АНЧОУСЫ

Рот окаймлен только праемахиллаге. Мезоко-ракоида нет. Тазовый пояс не соединен с ключицей. Нет костных клеток. Жировой плавник обычно есть. Хвостовой отделен от спинного и анального заметным промежутком. У некоторых есть фотофоры. Морские, большей частью глубоководные рыбы, около 10 семейств в современной фауне. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии

лии. Высота тела около 3—4 раз в длине, длина головы больше высоты тела. Верхняя челюсть заходит за середину орбиты. Зубы на челюстях очень мелкие. Подвесок почти вертикальный. Жаберных лучей около девяти. Позвонков 30—40. Спинной плавник начинается на 3—4 позвонка позади заднего конца жаберной крышки, из 10 — 18 лучей. В анальном около 10 лучей, его

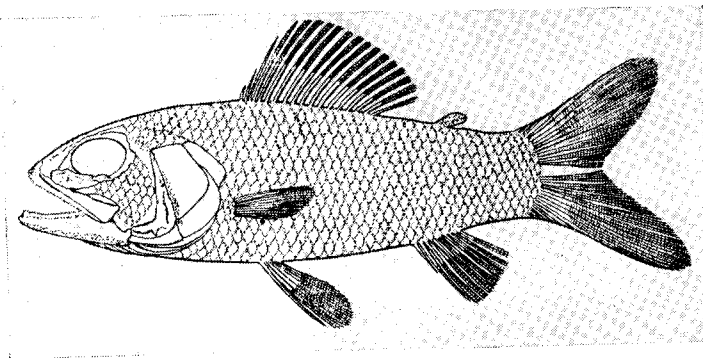


Рис. 131. *Sardinioides crassicaudus* Marck, $\times 0,3$; в. мел (сеноман), Вестфалия (Woodward, 1902)

семейства: Aulopidae, Chirothrichidae, Mystophidae, Synodidae, Chlorophthalmidae, Bathypteroidae, Paralepididae, Ichthyotringidae, Dercetidae.

СЕМЕЙСТВО AULOPIDAE COPE, 1871

Тело умеренно удлиненное, слабо сжатое с боков. Рот конечный, верхняя челюсть обычно не заходит за вертикаль заднего края глаза. Мелкие зубы на челюстях и небных костях. Supramaxillaria два. Жаберных лучей 9—16. Позвонков от 30 (у ископаемых) до 52. Плавательного пузыря нет. Спинной плавник в передней части тела, заметно ближе к вершине рыла, чем к основанию хвостового; анальный короткий, позади спинного; брюшные большие, обычно с девятью лучами, под или немного позади грудных. Чешуя умеренно крупная, циклоидная или ктеноидная. В. мел — ныне.

Sardinioides Marck, 1858. Тип рода — *Osmerooides monasteri* Agassiz, 1844; в. мел Вестфа-

начало на середине между основанием брюшных и хвостового. Грудные небольшие, брюшные развиты гораздо лучше грудных, против передней части спинного, обычно из семи лучей. Чешуя крупная, ктеноидная (рис. 131). Около 10 видов. В. мел Вестфалии и Ливана.

СЕМЕЙСТВО CHIOTHRICHIDAE

Тело удлиненное, сжатое с боков. Рот небольшой, верхняя челюсть не достигает вертикали переднего края глаза. Зубы на челюстях мелкие или отсутствуют. Позвонков 35—60, туловищные с сильными парапофизами. Ребра тонкие, короткие. Спинной плавник высокий впереди, анальный отодвинут назад. Парные большие, сильно развиты, брюшные под грудными, немного позади их основания. В. мел.

Chirothrix Pictet et Humbert, 1866 (*Megapus* Schlüter, 1868; *Megistopus* Landois, 1894). Тип рода — *C. libanicus* Pict. et Humb., 1866; в. мел Ливана. Высота тела 5—7 раз в длине.

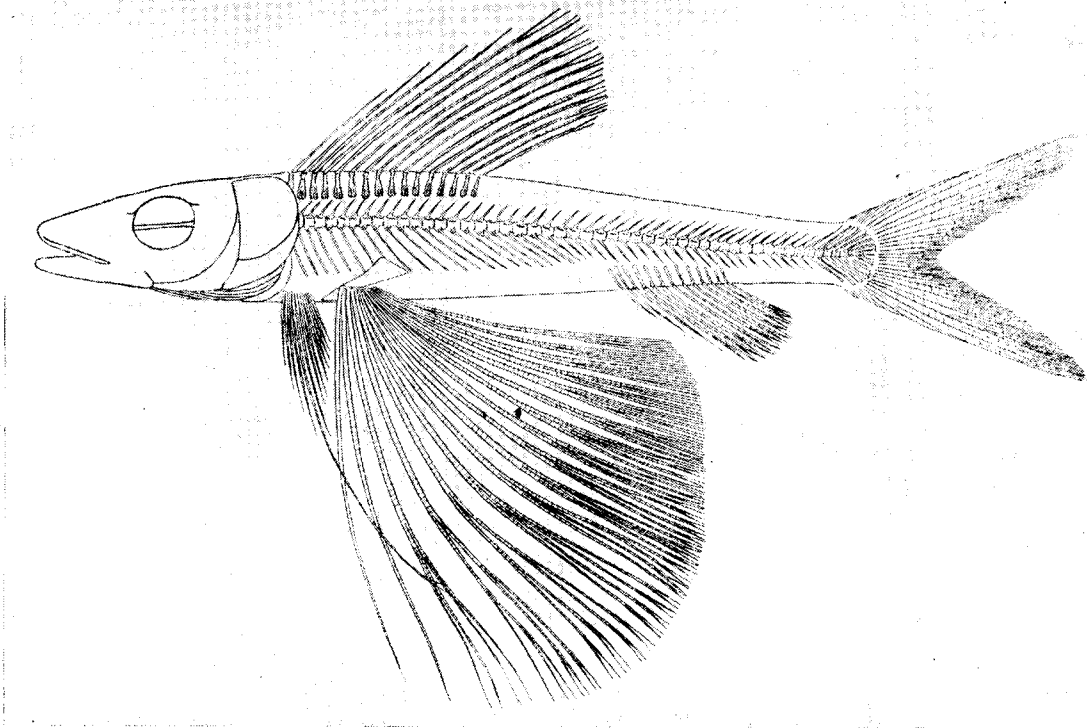


Рис. 132. *Chirothrix libanicus* Pictet et Humbert, $\times 0,7$; в. мел, Ливан (Woodward, 1901)

Длина головы вдвое больше высоты тела. Глаза большие, на середине длины головы. Жаберных лучей 8—9. Позвонков 50—60, около 25 хвостовых. Спинной плавник начинается близ затылка, его высота обычно больше длины, из 15—18 лучей, опирается на широкие интерапофизы. Грудные плавники узкие, длинные, высоко на боках тела. Брюшные под грудными, очень большие, обычно из 17 лучей, 6—7 передних заметно короче остальных. Хвостовой глубоко выемчатый. Тело не покрыто костными пластинками (рис. 132). Около трех видов. В. мел Ливана и Вестфалии.

Telepholis Marck, 1862. Тип рода — *T. acrocephalus* Marck, 1862; в. мел Вестфалии. Сходен с *Chirothrix*, но позвонков около 40—50; грудные плавники близ вентрального края тела; брюшные заметно меньше грудных, обычно из восьми лучей. Спина покрыта небольшими тонкими костными пластинками. Около трех видов. В. мел Вестфалии и Ливана.

Exocoetoides Davis, 1887. Тип рода — *Ex. minor* Davis, 1887; в. мел Ливана. Как *Chirothrix*, но позвонков 35—40; грудные плавники очень длинные; брюшные заметно меньше грудных, обычно из семи лучей. В спинном около семи лучей; хвостовой округлый. Костных пластинок на спине нет. Один вид.

СЕМЕЙСТВО МУСТОРИДАЕ GILL, 1892

Тело умеренно удлинненное, сжатое с боков. Рот большой, верхняя челюсть обычно заходит за задний край глаза. Supramaxillare нет или одно. Мелкие зубы на челюстях, сошнике и небных. Парасфеноид соприкасается с лобными между ethmoidalia lateralia. Жаберных лучей около 8—12. Позвонков 30—70, чаще 32—45. Спинной плавник короткий, близ середины тела, брюшные на брюхе, заметно позади грудных. Жировой плавник есть. Хвостовой широкий, выемчатый. Чешуя преимущественно циклоидная. У многих есть фотофоры. В. мел — ныне.

Eomyctophum Daniltshenko, 1947. Тип рода — *E. koraense* Dan., 1947; олигоцен Кавказа. Высота тела 3—4 раза в длину. Диаметр глаза не превышает $\frac{1}{4}$ длины головы. Верхняя челюсть далеко заходит за задний край орбиты. Maxillare несколько расширено сзади. Supramaxillare нет. Praeoperculum наклонено вперед. Лобные кости на вертикали глаза заметно утолщены. Позвонков 30—35. Начало анального плавника позади вертикали последнего луча спинного, основание его длиннее основания спинного; брюшные обычно немного позади вертикали начала

спинного. Хвостовой стебель высокий. Слабо различимые фотофоры неправильными группами близ нижнего края тела (рис. 133; табл. VII, фиг. 1). Четыре вида. Палеоген Кавказа и Предкарпатья.

Myctophum Rafinesque, 1810 (*Scopelus* Cocco, 1838). Тип рода — *M. punctatum* Raf., 1810; соврем., Атлантический и Тихий океаны. Высота тела

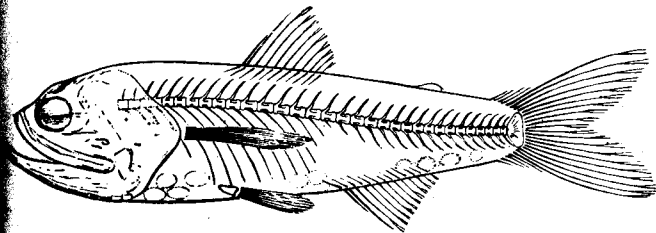


Рис. 133. *Eomyctophum koraense* Daniltschenko, $\times 1$; олигоцен, Кавказ (Данильченко, 1960)

4—5 раз в длине. Рыло тупое. Глаза большие, диаметр около $\frac{1}{3}$ длины головы. Рот широкий, верхняя челюсть заходит за вертикаль заднего края глаза. Maxillare узкое, слабо расширено сзади. Supramaxillare нет. Праеорегскулум вертикальное или немного наклонено вперед. Позвонков около 35 (у ископаемых). Начало анального плавника на вертикали (или немного позади) последнего луча спинного; основание его заметно длиннее основания спинного. Брюшные на вертикали (или немного впереди) начала спинного. Чешуя крупная, на боковой линии не увеличенная. Фотофоры вдоль основания анального плавника двумя группами, у основания хвостового два обособленных. Группа фотофор близ грудных и брюшных плавников и на жаберной крышке (рис. 134). Около 15 видов. Эоцен — миоцен З. Европы; в. миоцен Алжира.

Diaphus Eigenmann, 1891. Тип рода — *D. theta* Eig., 1891; соврем., Атлантический и

Тихий океаны. Сходен с *Myctophum*, но основание анального плавника короче спинного, есть хорошо развитые анторбитальные органы свечения, у основания хвоста четыре фотофоры. Около трех видов. Миоцен Сицилии; олигоцен Карпат.

Lampanyctus Bonaparte, 1840. Тип рода — *Serpe crocodilus* Risso, 1810; соврем., Атлантика. Сходен с *Myctophum*, но праеорегскулум заметно наклонено вперед. Перед основанием хвостового плавника большие светящиеся пятна, у основания 3—5 обособленных фотофор. Около 10 видов. Миоцен Сицилии, Калифорнии, Новой Зеландии.

Sardinius Marck, 1858. Тип рода — *Osmerus cordieri* Agassiz, 1844; в. мел Вестфалии. Высота тела около 5—6 раз в длине. Длина головы немного больше высоты тела. Рот большой. верхняя челюсть заходит за задний край глаза. Hyomandibulare заметно наклонено вперед. Зубы на челюстях мелкие. Позвонков около 45, около половины хвостовых. Спинной плавник близ середины тела, с 18—20 лучами, анальный начинается против конца спинного, длина его больше высоты. Грудные большие, расположены низко; брюшные с 10 лучами, против спинного. Хвостовой выемчатый. Чешуя крупная, ктеноидная. Светящихся органов нет (рис. 135). Около пяти видов. Мел З. Европы и С. Америки.

Cassandra White et Moy-Thomas, 1940. Тип рода — *Leptosomus guestphalicus* Marck, 1863, nom. gen. праеосс.; в. мел Вестфалии. Сходен с *Sardinius*, но позвонков около 30—35, спинной плавник с 10—15 лучами, грудные маленькие. Чешуя крупная. Около восьми видов. В. мел Вестфалии, Ливана, Камеруна, С. Америки.

Acrognathus Agassiz, 1844. Тип рода — *A. boops* Ag., 1844; в. мел Англии. Как *Sardinius*, но hyomandibulare почти вертикальное, позвонков около 30—40; спинной плавник короткий, с 10—12 лучами; брюшные большие. Чешуя

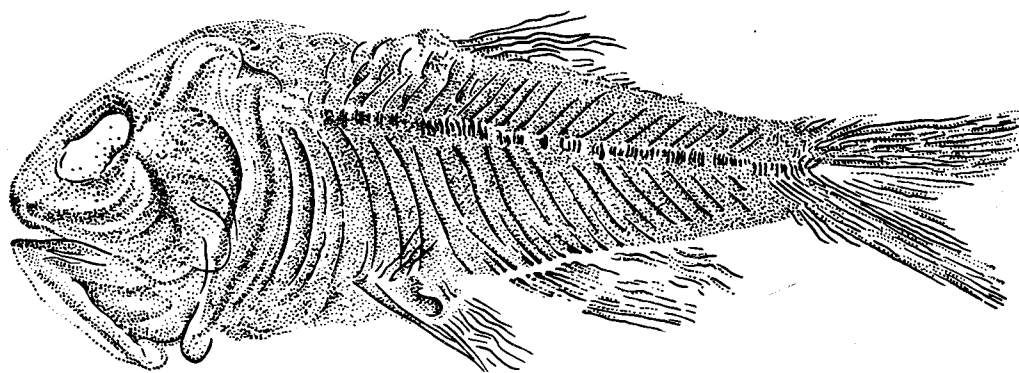


Рис. 134. *Myctophum columnae* (Sauvage), $\times 1$; миоцен, Сицилия (Sauvage, 1873)

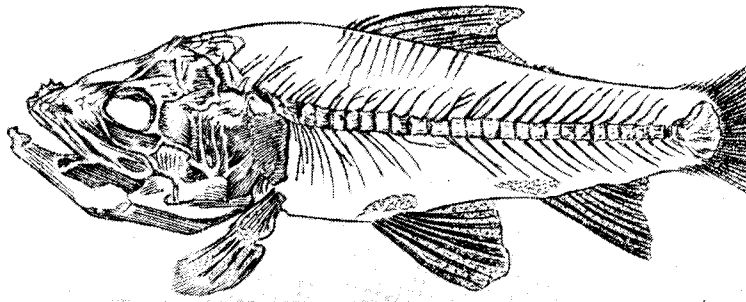


Рис. 135. *Sardinius monasterii* (Agassiz), $\times 0,5$; в. мел, Вестфалия (Agassiz, 1839)

крупная, тонкая, циклоидная. Около трех видов. В. мел Англии и Ливана.

? *Hakelia* Woodward, 1942. Тип рода — *Clupea laticauda* Pictet, 1850; в. мел Ливана. Сходен с *Sardinius*, но голова длиннее, высота тела и грудные плавники меньше, анальный короче, чешуя мелкая, гладкая. Позвонков 50—60. Один вид.

? *Opisthoptyryx* Pictet et Humbert, 1866. Тип рода — *Op. gracilis* P. et H., 1866; в. мел Ливана. Как *Sardinius*, но тело более удлиненное, спинной и анальный плавники короткие, высокие; чешуя тонкая, гладкая; позвонков около 50—60. Один вид.

Sedenhorstia White et Moy-Thomas, 1941. Тип рода — *Microcoelia granulata* Marck, 1863, пом. геп. праеосс.; в. мел Вестфалии. Как *Sardinius*, но тело более высокое, huomandibulare почти вертикальное, позвонков около 40—45, чешуя крупная, циклоидная. Два вида. В. мел Вестфалии и Ливана.

? *Dactylopogon* Marck, 1868. Тип рода — *D. grandis* Marck, 1868; в. мел Вестфалии. Тело удлиненное, сильно сжатое с боков. Жаберных лучей около 12. Позвонков около 70, половина хвостовых, чешуя циклоидная, мелкая, удлиненная. В остальном сходен с *Sardinius*. Один вид.

Кроме того: ? *Nematonotus* Woodward, 1899, в. мел Ливана; ? *Tachynectes* Marck, 1863, в. мел Вестфалии; *Palimpthemus* Кнер, 1862, миоцен Австрии.

СЕМЕЙСТВО SYNODIDAE

Тело удлиненное, слабо сжатое с боков. Рот большой, верхняя челюсть заходит далеко за вертикаль заднего края орбиты. Праемахилларе длинное, тонкое; махилларе обычно рудиментарное; супрамахилларе нет. Острые изогнутые зубы на челюстях, нёбных и языке; у некоторых есть клыки. Жаберных лучей 11—17. Позвонков

53—62. Спинной плавник в передней части тела, анальный отодвинут назад. Брюшные хорошо развиты, немного позади грудных. Жировой плавник есть или редуцирован. Тело покрыто циклоидной чешуей, реже голое. У некоторых есть фотофоры. Миоцен — ныне.

Synodus Gronow, 1763. Тип рода *Esox synodus* Linnaeus, 1758; соврем., Атлантика. Высота тела около 5—8 раз в длину. Длина головы в 1,5—2 раза больше высоты тела. Глаза в передней части головы — предглазничное расстояние почти втрое короче заглазничного. Верхняя челюсть заходит за вертикаль заднего края орбиты больше чем на длину двух диаметров глаза. Праемахилларе и dentale с одним или двумя рядами крупных зубов. Зубы на нёбных костях несколько мельче, чем на челюстях. Жаберных лучей 12—16. Позвонков 53—58. Спинной плавник короткий, с 12—15 лучами. В анальном 9—12 лучей. Чешуя мелкая. Фотофор нет. Два вида. Миоцен Италии и Алжира.

СЕМЕЙСТВО PARALEPIDIDAE BONAPARTE, 1872

Тело удлиненное. Рыло длинное. Рот умеренно большой. Верхняя челюсть не заходит за вертикаль переднего края глаза, с мелкими зубами или беззубая. Нижняя челюсть с 1—3 рядами крупных зубов, у некоторых сильные клыки. На нёбных зубы в 1—2 ряда, сошник обычно без зубов. Спинной плавник позади середины тела, его начало ближе к основанию хвостового, чем к вершине рыла. Грудные широкие, расположены низко; брюшные маленькие, слабо развитые; хвостовой небольшой, узкий. Тело голое или покрыто циклоидной чешуей. Светящихся органов нет. Глубоководные. Эоцен — ныне.

Holosteus Agassiz, 1844 (*Pavlovichthys* Menper, 1948). Тип рода — *H. esocinus* Ag., 1844; эоцен Италии. Высота тела в длину около 8—12 раз, длина головы вдвое больше высоты тела.

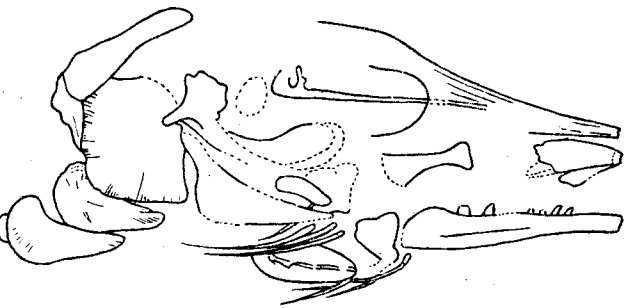


Рис. 136. *Holosteus mariae* (Menner), $\times 0,3$; олигоцен (майкопская свита), С. Кавказ (Меннер, 1948)

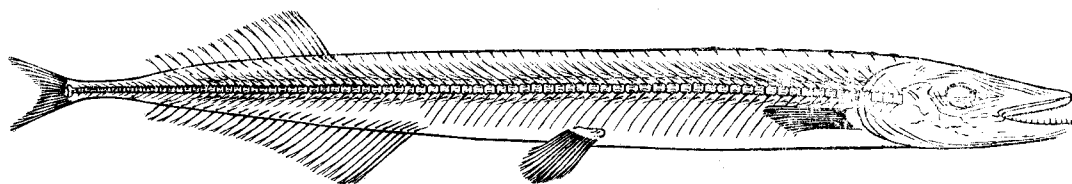


Рис. 137. *Holosteus mariae* (Menner), $\times 0,2$; олигоцен (майкопская свита), С. Кавказ (Данильченко,

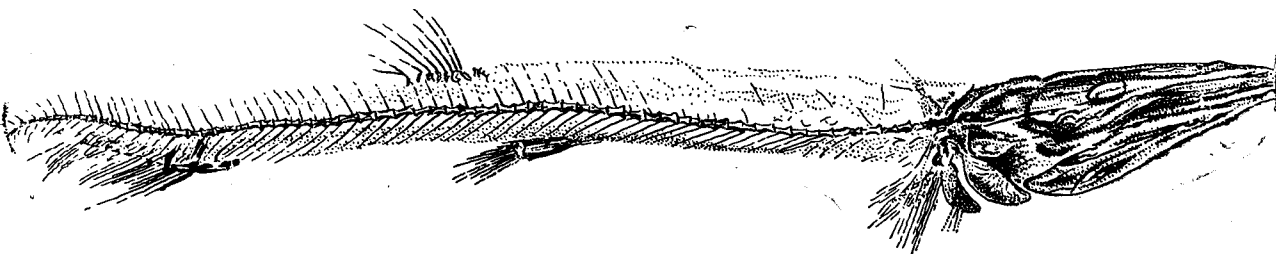


Рис. 138. *Sudis sphekodes* (Sauvage), $\times 0,5$; в. миоцен, Сицилия (Sauvage, 1873)

Длина рыла заметно больше заглазничного расстояния. Праетахиллаг узкое, вооружено очень мелкими зубчиками, окаймляет верхнюю челюсть на всем протяжении. На нижней челюсти один ряд крупных зубов. Позвонков 70—90. Неврапофизы туловищных позвонков раздвоенные. Есть межмышечные косточки. Спинной и анальный плавники в задней части тела, начало анального впереди начала спинного. Впереди спинного ряд свободных интерапофиз, передние снабжены жучками или костными пластинками. Брюшные плавники широкие, с 11—12 лучами; хвостовой небольшой, отделен от спинного и анального маленьким промежутком. Чешуя мелкая, циклоидная (рис. 136, 137; табл. VIII, фиг. 3). Около трех видов. Олигоцен Кавказа и Карпат; эоцен Италии.

Paralepis Oken, 1817 (*Tydeus* Sauvage, 1870; *Anapterus* Sauvage, 1873). Тип рода — *P. coregonoides* Oken, 1817; соврем., Атлантика. Высота тела около 6—10 раз в длину. Длина головы в полтора раза больше высоты тела. Длина рыла приблизительно равна заглазничному расстоя-

нию. Зубы на верхней челюсти очень мелкие, на нижней более крупные. Передний край верхней челюсти с округлой выемкой. Позвонков 65—90. Спинной плавник короткий, впереди вертикали начала анального; брюшные под спинным или немного впереди вертикали первых лучей его. Чешуя мелкая. Около пяти видов. Миоцен Сицилии и Алжира.

Sudis Rafinesque, 1810. Тип рода — *S. hyalina* Raf., 1810; соврем., Атлантика. Высота тела около 10—12 раз в длину. Длина головы в 3 раза больше высоты тела. Длина рыла в 3 раза больше заглазничного расстояния. Верхняя челюсть без зубов, нижняя с большими ножевидными зубами, немного изогнутыми вперед. Передний конец верхней челюсти без заметной выемки. Позвонков около 60—90. Спинной плавник впереди вертикали начала анального; грудные большие, с широким основанием; брюшные немного впереди вертикали спинного. Тело голое (рис. 138). Один вид. Миоцен Сицилии.

Parascopelus Sauvage, 1873. Тип рода — *P. lacertosus* Sauv., 1873; миоцен Сицилии. Сходен с *Paralepis*, отличается очень большими грудными плавниками, сильно выдвинутыми вперед брюшными и крупной чешуей. Позвонков 55—60 (рис. 139). Один вид.

Кроме того: *Iniomus* David, 1946, палеоген Калифорнии; *Lesticthys*, *Trossulus* Jordan, 1921, миоцен Калифорнии.

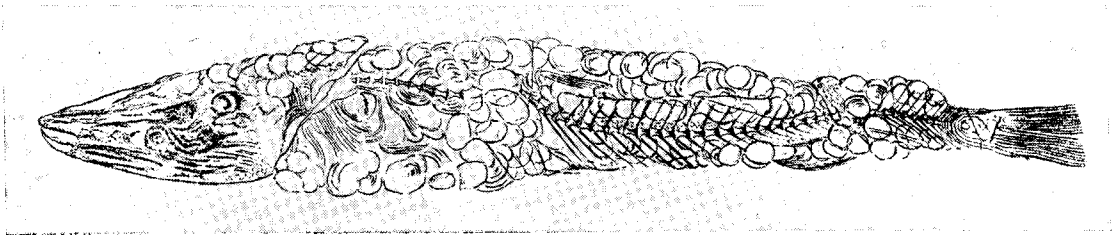


Рис. 139. *Parascopeelus lacertosus* Sauvage, $\times 0,5$; в. миоцен, Сицилия (Sauvage, 1873)

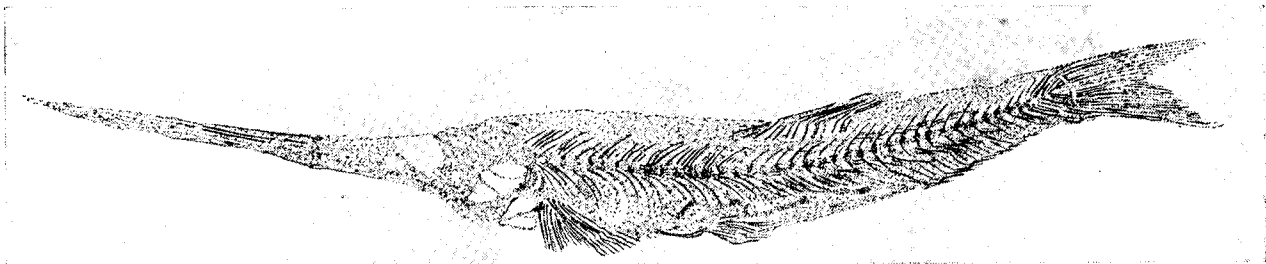


Рис. 140. *Ichthyotringa furcata* (Agassiz), $\times 1$; в. мел, Ливан (Woodward, 1901)

СЕМЕЙСТВО ICTHYOTRINGIDAE JORDAN, 1905

Тело удлинненное, верхняя и нижняя челюсти сильно вытянуты вперед, обе с тонкими острыми зубами. Жаберных лучей около девяти. Спинной плавник несколько отодвинут назад, анальный позади спинного; грудные большие, брюшные отделены от основания грудных значительными промежутками. Чешуя мелкая, циклоидная. В. мел.

Ichthyotringa Cope, 1878 (*Rhinellus* Agassiz, 1844, пом. праеосс.). Тип рода — *I. tenuirostris* Cope, 1878; в. мел Дакоты, США. Высота тела около 8—12 раз в длину. Длина головы в 4—5 раз больше высоты и около или больше половины длины тела, предглазничное расстояние в 4—5 раз больше заглазничного. Зубы на челюстях мелкие, у некоторых заметно увеличиваются в задней части. Позвонков около 45, около 25 туловищных. В спинном плавнике около 12, в анальном около 14 лучей. Брюшные вдвое короче грудных, хвостовой выемчатый. Чешуя вдоль боковой линии обычно несколько увеличена (рис. 140). Около шести видов. В. мел Вестфалии, Ливана и С. Америки.

? СЕМЕЙСТВО DERCETIDAE PICTET, 1854

(*nom. corr.* Cope, 1878,
ex Dercetes Pictet, 1854)

Тело очень удлинненное. Теменные большие, соединяющиеся по средней линии. Opisthoticum соединено швом с теменными и закрывает всю слу-

ховую область. Рот большой. Нюомандибulare вертикальное или наклонено вперед. Тонкие конические зубы на челюстях и птеригоидах. Жаберная крышка полная, лучи тонкие, немногочисленные. Позвонков около 50—80. Туловищные позвонки с пластинчатыми параспофизмами. Ребра тонкие, длинные. Межмышкульные косточки есть. Спинной плавник обычно длинный, анальный короткий, отодвинут назад; хвостовой обособленный. Чешуя мелкая или отсутствует, на боках тела несколько рядов костных пластинок. В. мел.

Dercetis Agassiz, 1834. Тип рода — *D. scutatus* Ag., 1834; в. мел Вестфалии. Высота тела около 15—20 раз в длину. Длина головы приблизительно втрое больше высоты тела. Зубы на челюстях группами. Позвонков около 50—60. Спинной плавник занимает большую часть спины, анальный против задней части спинного; брюшные ближе к основанию грудных, чем к началу анального; хвостовой выемчатый. На боках три ряда парных пластинок или щитков, между которыми чешуй нет. Около пяти видов. В. мел Вестфалии, Англии и Скандинавии.

Benthosikyme White et Moy-Thomas, 1940. Тип рода — *Leptotrachelus armatus* Marck, 1863, пом. gen. праеосс.; в. мел Вестфалии. Сходен с *Dercetis*, но позвонков около 60—80. Спинной плавник простирается меньше чем на половину спины, анальный позади спинного (рис. 141). Около 10 видов. В. мел Вестфалии, Ливана и США.

Pelargorhynchus Marck, 1858. Тип рода — *P. dercetiformis* Marck, 1858; в. мел Вестфалии.

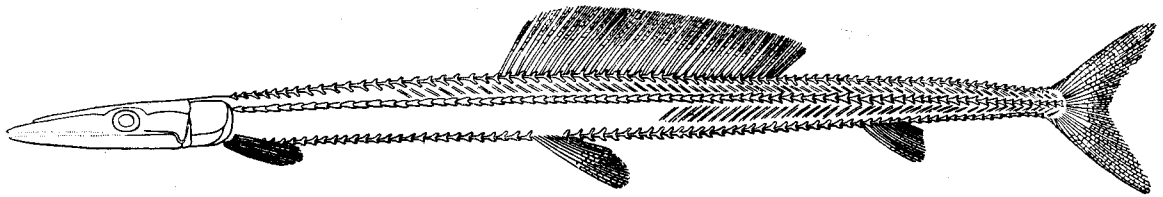


Рис. 141. *Benthesisikyme triquetra* (Pictet), $\times 0,3$; в. мел, Ливан (Woodward, 1903)

Как *Dercetis*, но брюшные плавники на середине расстояния между грудными и анальным, на боках два ряда парных пластинок, между которыми мелкие ромбические чешуи. Один вид.

Rhynchodercetis Arambourg, 1943. Тип рода — *R. yovanovitchi* Ar., 1943; мел Марокко. Высота тела около 18, длина головы около 3 раз в длине. Нижняя челюсть заметно короче верхней. Поз-

вонков около 65, из них 20 хвостовых. Спинной плавник короткий, с 9—10 лучами. Один вид.

? *Stratodus* Cope, 1872. Тип рода — *S. apicalis* Cope, 1872; в. мел Канзаса. Челюсти с крупными коническими или копьевидными зубами. На позвонках тонкая продольная исчерченность. Два вида. В. мел С. Америки.

ОТРЯД CYPRINIDA (OSTARIOPHYSI). КАРПООБРАЗНЫЕ

Рот окаймляют праемахиллярия или (реже) праемахиллярия и тахиллярия. Базисфеноида нет. Орбитосфеноид всегда есть. Есть веберов аппарат (ряд косточек, соединяющих плавательный пузырь с органом слуха). Плавники без колючих лучей, или в спинном, анальном и грудном может быть по колючке. Мезокоракоид обычно есть. Брюшные плавники, если есть, за грудными, на брюхе. Обычно есть костные клетки. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии известны подотряды: Cyprinoidei, Characinoidei, Siluroidei.

ПОДОТРЯД CYPRINOIDEI (EVENTOGNATHI). КАРПОВИДНЫЕ

Parietalia, symplecticum и suboperculum есть. Обонятельные лопасти близ носовых капсул. Нижнеглоточные зубы увеличены, серпообразные, с 1—3 рядами зубов. Третий позвонок не слит с четвертым. Парапофизы обычно не срастаются с телами позвонков. Верхних ребер нет, межмышечные косточки есть. Тело покрыто чешуей или голое, но никогда не несет костных пластинок. Палеоцен — ныне. В ископаемом состоянии семейства: Catostomidae, Cyprinidae и Cobitidae.

СЕМЕЙСТВО CATOSTOMIDAE GILL, 1861. ЧУКУЧАНОВЫЕ

Тело умеренно удлинненное. Рот выдвижной, беззубый. Верхнюю челюсть окаймляют праемахиллярия и тахиллярия. Нижнеглоточные кости

большие, серповидные. Глоточные зубы многочисленные, тесно сидящие, однорядные, с узкой листовидной коронкой. Жерновка нет. Усики нет. Плавательный пузырь большой, не включен в костяную капсулу, разделен на две или три части. Эоцен — ныне.

Catostomus Lesueur, 1817. Тип рода — *C. longirostrum* Les., 1817; соврем., С.-В. Азия, С. Америка. Высота тела около 5 раз в длине. Длина головы несколько меньше высоты тела. Глаза небольшие, предглазничное расстояние заметно больше заглазничного. Рот нижний, губы толстые, покрыты ворсинками; нижняя губа двулопастная. Челюсти покрыты хрящевой обкладкой. Глоточные зубы короткие, сжатые. Позвонков около 40—50. Плавательный пузырь из двух частей. Спинной плавник короткий, с 8—14 ветвистыми лучами, брюшные под спинным. Чешуя мелкая или средней величины, 48—127 чешуй в боковой линии. Боковая линия полная, прямая. Около трех видов. Эоцен Монголии; третика С. Америки.

Кроме того: *Catostomites* Schlaikjer, 1937, миоцен Аляски; *Chasmistes* Jordan et Gilbert, 1882, плейстоцен Орегона; *Amyzon* Cope, 1872, эоцен — миоцен С. Америки.

СЕМЕЙСТВО CYPRINIDAE BONAPARTE, 1837. КАРПОВЫЕ

Тело слабо или умеренно удлинненное. Верхнюю челюсть окаймляют только праемахиллярия. Глоточные зубы в 1—3 ряда, в небольшом числе. Жерновок есть. Усики, если они есть, не более четырех пар. Плавательный пузырь обычно не заключен в постоянную капсулу. Тело

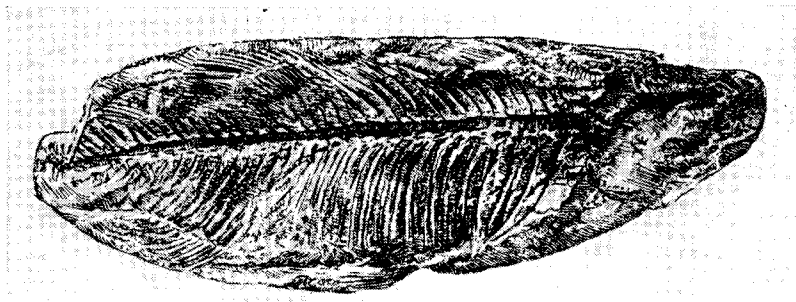


Рис. 142. *Aspiurnus vysotzkii* Schtylko, $\times 0,7$; неоген, З. Сибирь (Штылько, 1934)

с циклоидной чешуей, реже голое. Самый крупный отолит в lagena. В современной фауне около 200 родов, преимущественно пресноводных. Палеоцен — ныне.

Rutilus Rafinesque, 1820. Тип рода — *Cyprinus rutilus* Linnaeus, 1758; соврем., Европа, С. Азия. Высота тела около 3 раз в длину, длина головы заметно меньше высоты тела. Глаза умеренно большие, предглазничное расстояние несколько меньше заглазничного. Рот конечный или полунижний. Верхняя челюсть не достигает вертикали переднего края глаза. Глоточные зубы однорядные. Жаберные тычинки короткие, редкие, малочисленные. Позвонков 38—43. Спинной плавник с 10—15 лучами, начинается над основанием брюшных; анальный с 10—16 лучами, его начало позади вертикали заднего конца спинного. Брюхо позади брюшных плавников со слабым килем или закругленное. Чешуя крупная или умеренной величины, 33—67 в боковой линии. Около пяти видов. Неоген Сибири и В. Европы; плейстоцен Англии.

Scardinius Bonaparte, 1832. Тип рода — *Cyprinus erythrophthalmus* Linnaeus; соврем., Европа и Ср. Азия. Сходен с *Rutilus*, но глоточные зубы двурядные, рот конечный, обращен вверх. Спинной плавник позади вертикали основания брюшных. Один вид. Неоген Сибири.

Leuciscus Cuvier, 1817. Тип рода — *Cyprinus leuciscus* Linnaeus, 1758; соврем., Европа, С. Азия. Высота тела около 3—4 раз в длину, длина головы обычно меньше высоты тела. Глаза умеренно большие, в передней части головы. Рот конечный или полунижний, верхняя челюсть не заходит или немного заходит за вертикаль переднего края глаза. Глоточные зубы двурядные, с крючкообразными вершинами. Жаберные тычинки короткие, немногочисленные. Позвонков 36—46. Спинной плавник с 10—12 лучами, начинается над брюшными или немного позади вертикали основания последних; анальный с 10—15 лучами, позади вертикали заднего края спинного. На брюхе позади брюшных плавни-

ков нет кила, покрытого чешуей. Чешуя крупная или сравнительно мелкая, 37—93 в боковой линии. Несколько видов. Неоген Сибири; миоцен и плиоцен Европы; плиоцен Китая. Многие виды, описанные из морского олигоцена и миоцена, принадлежат к другим группам.

Aspius Agassiz, 1835. Тип рода — *Cyprinus aspius* Linnaeus, 1758; соврем., Европа. Высота тела около 4—5 раз в длину, длина головы обычно несколько больше высоты тела. Заглазничное расстояние вдвое больше предглазничного. Рот большой, конечный, нижняя челюсть выступает, верхняя достигает вертикали переднего края глаза. Глоточные зубы двурядные, сильные, крючковидные. Жаберные щели очень широкие. Жаберные тычинки короткие, немногочисленные. Позвонков около 40—50. Спинной плавник с 9—13 лучами, его начало позади вертикали основания брюшных; анальный с 13—17 лучами, позади вертикали заднего края спинного. Брюхо за брюшными плавниками с килем, покрытым чешуей. Чешуя средней величины или мелкая, 65—105 в боковой линии. Около пяти видов. Неоген Сибири и Европы.

Aspiurnus Schtylko, 1934. Тип рода — *A. czeriskii* Scht., 1934; неоген Сибири. По основным признакам сходен с *Aspius*, но высота тела в длину 3—3,5 раза; чешуя в боковой линии 32—45; спинной плавник заметно позади вертикали основания брюшных (рис. 142). Четыре вида.

Tinca Cuvier, 1817. Тип рода — *Cyprinus tinca* Linnaeus, 1758; соврем., Европа, С. Азия. Высота тела около 3 раз в длину. Длина головы заметно меньше высоты тела, предглазничное расстояние вдвое меньше заглазничного. Рот конечный, в углах по короткому усичу. Верхняя челюсть не достигает вертикали переднего края глаза. Глоточные зубы однорядные. Жаберные тычинки длинные. Позвонков 34—40 (у ископаемых). Плавники закругленные, без сильных костных лучей, спинной с 10—12 лучами, его начало против основания брюшных; анальный с 9—11 лучами, позади спинного; хвостовой ши-

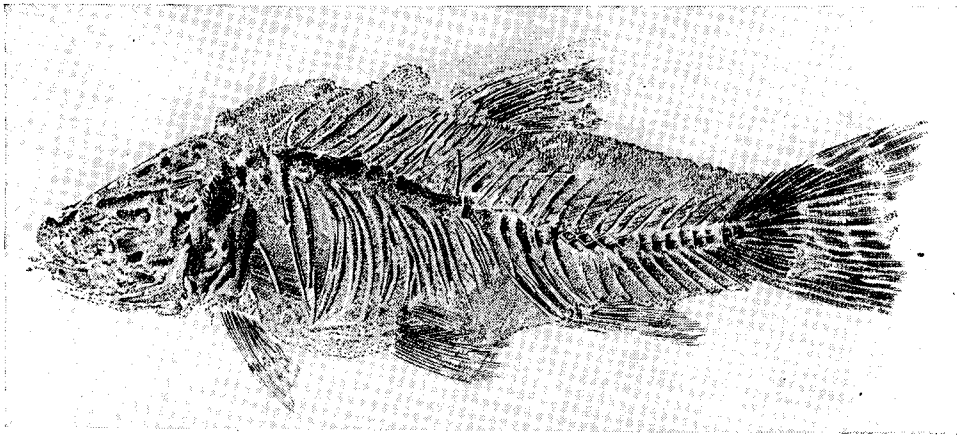


Рис. 143. *Tinca furcata* Agassiz, $\times 0,5$; миоцен, Баден (Agassiz, 1835)

рокий, слабо выемчатый. Чешуя мелкая, около 87—120 в боковой линии (рис. 143). Около 10 видов. Неоген Сибири и Европы.

Chondrostoma Agassiz, 1835. Тип рода — *Cyprinus nasus* Linnaeus, 1758; соврем., Европа. Высота тела в длину около 4—5 раз, длина головы обычно меньше высоты тела. Рот нижний, поперечный, нижняя челюсть приострена. Глоточные зубы однорядные, ножевидные. Жаберные тычинки короткие, густо сидящие. Позвонков около 40—50. Спинной плавник с 10—13 лучами, начинается над основанием брюшных; анальный заметно позади конца спинного, с 10—15 лучами. Брюхо без кия. Около восьми видов. ? Неоген Сибири; в. олигоцен — миоцен Европы.

Gobio Cuvier, 1817. Тип рода — *Cyprinus gobio* Linnaeus, 1758; соврем., Европа, Ср. Азия. Высота тела в длину 4—6 раз, длина головы обычно несколько больше высоты тела. Глаза умеренно большие, предглазничное расстояние обычно больше заглазничного. Рот маленький, нижний или полунижний. Верхняя челюсть не достигает вертикали переднего края глаза, нижняя без роговой обкладки. В углах рта по небольшому усика. Глоточные зубы двурядные. Жаберные тычинки короткие, редко сидящие. Позвонков около 40. Спинной плавник с 9—11 лучами, начинается несколько впереди вертикали основания брюшных; анальный позади спинного. Чешуя крупная, 34—46 в боковой линии. Около трех видов. Неоген Сибири и Европы.

Varicorhinus Rüppell, 1835. Тип рода — *V. beso* Rüp., 1835; соврем., Европа. Высота тела в длину около 4—5 раз. Длина головы обычно меньше высоты тела. Глаза небольшие, предглазничное расстояние меньше заглазничного. Рот нижний, верхняя челюсть не достигает вертикали переднего края глаза, нижняя при-

остренная, покрыта хрящом и часто роговой обкладкой. Усики есть или их нет. Глоточные зубы трехрядные. Жаберные тычинки умеренно длинные, густо сидящие. Позвонков 38—47. Спинной плавник над брюшными, с 11—16 лучами, из них четыре неветвистых; последний неветвистый луч в виде твердой костной колючки, сзади нередко покрытой зубчиками. Анальный с 8—9 лучами, далеко позади спинного. Чешуя крупная или средних размеров, 30—96 в боковой линии. Около трех видов. Плиоцен Кавказа; третика Африки.

Barbus Cuvier, 1817. Тип рода — *Cyprinus barbatus* Linnaeus, 1758; соврем., Европа. Высота тела в длину около 4—5 раз, длина головы равна высоте тела или немного больше. Глаза небольшие, расположены в передней половине или близ середины головы. Рот нижний, полулунный, верхняя челюсть не достигает вертикали переднего края глаза, нижняя обычно без рогового покрова. Глоточные зубы трехрядные. Усиков две пары, одна в углах рта, другая на конце рыла. Позвонков 38—47. Спинной плавник над брюшными, с 9—13 лучами, 3—5 неветвистых; последний неветвистый луч утолщен и сзади с зубчиками. Анальный с коротким основанием, далеко позади спинного. Чешуя мелкая или средних размеров. Много видов. Плиоцен Кавказа, Китая; палеоген Суматры, Явы; в. миоцен Англии.

Alburnus Heckel, 1843. Тип рода — *Cyprinus alburnus* Linnaeus, 1758; соврем., Европа. Высота тела в его длину около 3,5—4 раз. Длина головы обычно немного меньше высоты тела. Глаза умеренно большие, их диаметр равен длине рыла и заметно меньше заглазничного расстояния. Рот небольшой, косой, конечный, верхняя челюсть не достигает вертикали переднего края глаза. Глоточные зубы двурядные,

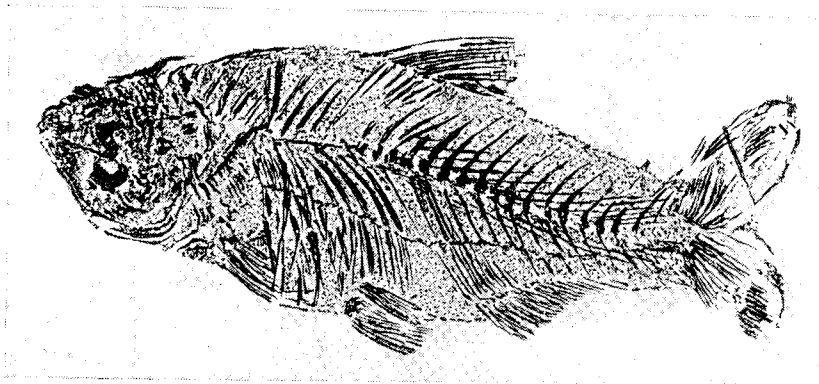


Рис. 144. *Rhodeus latior* Agassiz, $\times 1,5$; в. миоцен, Германия (Agassiz, 1835)

зазубренные. Жаберные тычинки длинные, густо сидящие. Позвонков 35—46. Спинной плавник с 9—11 лучами, начинается немного позади вертикали основания брюшных; анальный удлиненный, с 13—23 лучами, его начало обычно против заднего конца спинного. Впереди анального отверстия киль, не покрытый чешуей. В боковой линии около 40—60 чешуй. Около шести видов. Неоген Сибири, Кавказа, З. Европы, С. Америки.

Alburnoides Jeittele, 1861. Тип рода — *Cyprinus bipunctatus* Bloch, 1782; соврем., Европа, Закавказье, Ср. Азия. Сходен с *Alburnus*, отличаясь гладкими, незазубренными глоточными зубами и редко сидящими жаберными тычинками. Один вид. Неоген Сибири.

Abramis Cuvier, 1817 (*Ballerus* Heckel, 1843). Тип рода — *Cyprinus brama* Linnaeus, 1758; соврем., Европа. Тело сильно сжато с боков, высота в длине 2,5—3 раза, длина головы в 1,5—2 раза меньше высоты тела. Глаза умеренно большие, их диаметр приблизительно равен длине рыла. Рот конечный или полунижний, верхняя челюсть не достигает вертикали переднего края глаза. Глоточные зубы однорядные. Жаберные тычинки густо сидящие. Позвонков около 40—50. Спинной плавник короткий, с 10—13 лучами, начинается позади вертикали основания брюшных; анальный более чем в 2 раза длиннее спинного, начинается впереди вертикали конца спинного, из 18—47 лучей. Брюхо позади брюшных плавников, с килем, не покрытым чешуей. Около 50—75 чешуй в боковой линии. Около четырех видов. Неоген Сибири; неоген — плейстоцен Европы.

Blicca Heckel, 1843. Тип рода — *Cyprinus bjoerkna* Linnaeus, 1758; соврем., Европа, Закавказье. По основным признакам сходен с *Abramis*, но глоточные зубы двурядные, чешуя средней величины, около 40—51 в боковой линии, анальный плавник с 20—28 лучами, на-

чинается против заднего конца спинного. Около трех видов. Неоген Сибири; третика Европы.

Rhodeus Agassiz, 1835. Тип рода — *Cyprinus amarus* Bloch, 1782; соврем., Европа, бассейн Амура, Сахалин, С. Китай. Высота тела около 3 раз в длине; длина головы заметно меньше высоты тела. Рот небольшой, полунижний. Глоточные зубы однорядные. Позвонков 34—36. Спинной плавник с 10—13 лучами, начинается немного позади вертикали основания брюшных; анальный с 11—14 лучами, его начало впереди вертикали заднего конца спинного. Боковая линия неполная, не более чем на 10 первых чешуях. Чешуя крупная, около 32—40 поперечных рядов (рис. 144). Около трех видов. Миоцен Европы.

Cyprinus Linnaeus, 1758. Тип рода — *C. carpio* L., 1758; соврем., Европа, Ср. Азия, бассейн Амура, Корея, Япония, Китай. Высота тела около 3—4 раз в длине. Рот конечный, с двумя парами усиков. Глоточные зубы трехрядные, жевательные. Позвонков 34—38. Спинной плавник длинный, с 13—25 лучами, с зазубренным костным лучом. Анальный короткий, с 8—9 лучами, против задней части спинного. Чешуя крупная, около 26—39 в боковой линии. Кости скульптурированы. Несколько видов. Палеоген — голоцен Европы, Сибири и Китая.

Carassius Jarocki, 1822. Тип рода — *Cyprinus carassius* Linnaeus, 1758; соврем., Ср. и В. Европа, Сибирь. Сходен с *Cyprinus*, но высота тела в длине 2—3 раза, глоточные зубы однорядные, усиков нет, кости менее скульптурированы. Позвонков 31—34. Один вид. Неоген Сибири; плиоцен Китая.

Кроме того: *Alisodon* Hay, 1920, плейстоцен С. Америки; *Amblypharyngodon* Bleeker, 1860; третика Суматры; *Capitodus* Münster, 1842, миоцен Европы; *Diastichus* Cope, 1870, неоген С. Америки; *Eocyprinus* Sanders, 1934, палеоген Суматры; *Hemitrichas* Peters, 1877, олигоцен Ев-

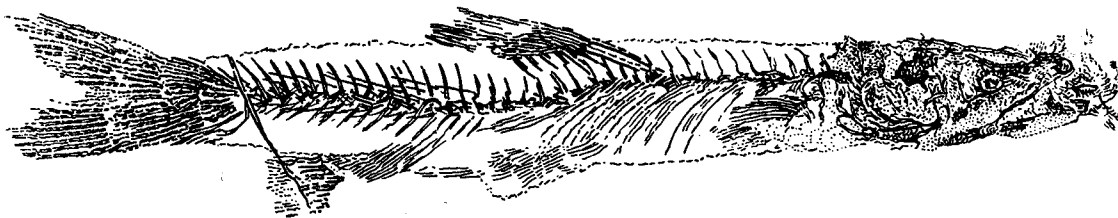


Рис. 145. *Cobitis cephalotes* Agassiz, $\times 0,7$; миоцен, Баден (Agassiz, 1835)

ропы; *Leucus* Core, 1883, плейстоцен С. Америки; *Mylocyprinus* Core, 1883, плейстоцен С. Америки; *Sigmopharingodon* Uyeno, 1961, плейстоцен С. Америки; *Soricidens* Münster, 1842, миоцен Европы; *Thynnichthys* Bleeker, 1860, третика Суматры; *Pseudorasbora* Bleeker, 1860, неоген Китая; *Xenocypris* Günther, 1868, *Culter* Basilewsky, 1855, *Hemiculter* Bleeker, 1860, *Hypophthalmichthys* Bleeker, 1855, *Mylopharingodon* Peters, 1873, *Ctenopharingodon* Steindachner, 1866, плиоцен Китая.

СЕМЕЙСТВО СОБИТИДАЕ SWAINSON, 1838. БЬЮНОВЫЕ

Тело удлиненное, сжатое с боков или цилиндрическое. Верхнюю челюсть окаймляют только праемахиллярия. Рот нижний, маленький. Глоточные зубы однорядные. Жерновка нет. Усики 6—12. Межаберный промежуток очень широкий, жаберные отверстия узкие. Глоточный отросток basioccipitale слабо развит. Плавательный пузырь полностью или частично заключен в костную капсулу. Тело голое или покрыто очень мелкой чешуей, иногда скрытой в коже. Самый крупный отолит в utriculus. Миоцен — ныне.

Nemachilus Hasselt, 1823. Тип рода — *N. fasciatus* Hass.; 1823; соврем., Индонезия. Высота тела около 6—8 раз в длину, длина головы заметно больше высоты тела. Голова не сжатая с боков. Рот небольшой, нижний, усиков три пары. Шипа под глазом нет. Позвонков 39—43. Спинной плавник с 9—20 лучами, его начало над основанием брюшных; анальный ближе к основанию брюшных, чем хвостового. Тело голое или покрыто очень мелкой чешуей, иногда шипиками. За спинным плавником у некоторых кожистый гребень. Около трех видов. Миоцен Киргизии и Германии.

Cobitis Linnaeus, 1758 (*Acanthopsis* Agassiz, 1839). Тип рода — *C. taenia* L., 1758; соврем., Европа, С. Азия. Высота тела 6—9 раз в длину. Голова сильно сжата с боков, длина немного больше высоты тела. Рот небольшой, нижний. Усики три пары. Под глазом на праефронтале выдвигной шип. Позвонков 38—46. Спинной плавник короткий, с 8—10 лучами, его начало

над основанием брюшных или немного впереди; анальный обычно ближе к основанию хвостового, чем брюшных. Чешуя очень мелкая. Боковая линия слабо заметная (рис. 145). Около четырех видов. Миоцен Европы и Африки.

ПОДОТРЯД SILUROIDEI (NEMATOGNATHI). СОМОВИДНЫЕ

Parietale, symplecticum и suboperculum нет. Maxillare обычно зачаточное. Второй, третий и четвертый позвонки сращены. Парапофизы сращены с телами позвонков. Нет ни верхних ребер, ни epineuralia. Тело голое или покрыто костными пластинками. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии семейства: Siluridae, Bagridae, Amiuridae, Ariidae, Sisoridae, Schilbeidae, Clariidae, Callichthyidae, Loricariidae, Synodontidae.

СЕМЕЙСТВО SILURIDAE CUVIER, 1817. СОМОВЫЕ

Тело удлиненное. Эктоптеригойдов нет, мезоптеригойды малы, соединяют большие метаптеригойды с сошником. Зубы на челюстях и часто на нёбных костях. Posttemporalia нет. На верхней челюсти усики, у некоторых 1—2 пары на нижней челюсти, носовых нет. Спинной плавник, если есть, маленький, без колючки, жирового нет. Анальный очень длинный, кончается у хвостового или переходит в него; брюшные с одним жестким и 6—13 мягкими лучами. Плавательный пузырь свободный, обычно большой. Тело голое. Миоцен — ныне.

Silurus Linnaeus, 1758. Тип рода — *S. glanis* L., 1758; соврем., Европа, Закавказье, Ср. Азия. Высота тела около 5 раз в длину. Верхний профиль головы прямой. Рот большой, широкий, зубов на нёбных нет, на сошнике в 1—2 поперечных ряда. Глаза небольшие, выше углов рта. Усики одна пара на верхней челюсти, две на нижней. Спинной плавник очень маленький,

впереди вертикали основания брюшных; в брюшных не менее восьми лучей. Колючка грудного на внешней стороне не зазубрена. Анальный с 58—92 лучами, сливается с округлым хвостовым. Около пяти видов. Плиоцен окр. Одессы; неоген Болгарии, Венгрии, Индии, С. Африки и Ю. Америки.

Pliosilurus Weiler, 1956. Тип рода — *P. primitus* Weil., 1956; плиоцен Германии. Сходен с *Silurus*, но спинной плавник отсутствует, анальный очень высокий. Один вид.

Кроме того: *Parasilurus* Bleeker, 1856, плиоцен Китая.

СЕМЕЙСТВО BAGRIDAE.

КОСАТКИ

Тело умеренно удлинённое. Эктоптеригоиды есть, мезоптеригоиды небольшие, метаптеригоиды хорошо развиты. Posttemporalia есть. Зубы на челюстях и нередко на нёбных. Усики на верхней челюсти, у некоторых также на нижней. Задние ноздри обычно с усиками. Спинной плавник в передней части тела, с сильным колючим лучом; анальный умеренно длинный, отделен от хвостового значительным промежутком. Есть жировой плавник. Брюшные с одним колючим и 5—11 мягкими лучами. Плавательный пузырь большой, свободный. Тело голое. Палеоцен — ныне.

Bucklandium König, 1825. Тип рода — *B. diluvii* König, 1825; эоцен Англии. Голова сжатая с боков, кости черепной крышки сращены между собой. Орбиты большие. Кости грудного пояса хорошо развиты. Один вид.

Кроме того: *Macronichthys* White et Moy-Thomas, 1940 (*Macrones* Duméril, 1856, *Aoria* Jordan, 1919, ном. праеосс.), *Rita* Bleeker, 1858, плиоцен Индии; *Chrysiichthys* Bleeker, 1858, третика Индии и Нигерии; *Eaglesomia* White, 1934, мел — палеоцен Нигерии; *Macronoides* White, 1934, *Nigerium* White, 1934, эоцен Нигерии.

СЕМЕЙСТВО AMIURIDAE

REGAN, 1911

В основном сходно с Bagridae, но эктоптеригоидов и зубов на нёбе нет, брюшные плавники с одним колючим и 7—8 мягкими лучами. Позвонков 44—50. Олигоцен — ныне.

Amiurus Rafinesque, 1820. Тип рода — *A. supreus* Raf., 1820; соврем., С. Америка. Голова покрыта толстой кожей. Затылочный отросток отделен промежутком от щитка, лежащего у основания спинного плавника. Последний впереди брюшных, с сильной колючкой и не-

многочисленными мягкими лучами. Жировой плавник короткий В анальном 15—35 лучей, колючий луч в грудных сзади зазубрен. Брюшные с одним колючим и семью мягкими лучами, хвостовой усеченный или выемчатый. Тело голое. Около четырех видов. Олигоцен — миоцен С. Америки; эоцен Европы.

Кроме того: *Icaturus* Rafinesque, 1820, неоген С. Америки.

СЕМЕЙСТВО ARIIDAE

Сходно с Bagridae, но кости сильно скульптурированы и не скрыты под кожей, костные пластинки между затылком и спинным плавником сильно развиты, анальный плавник короткий. Позвонков 48—58, из них 27—33 хвостовых. Палеоцен — ныне.

Arius Valenciennes, 1840. Тип рода — *Pimelodus arius* Buchanan-Hamilton, 1822; соврем., тропики. Высота тела около 4—5 раз в длину. Рот умеренно большой, верхняя челюсть заходит за задний край глаза, нижняя короче верхней. Мелкие зубы на челюстях, сошнике и нёбных. Спинной плавник впереди вертикали основания брюшных, с одной сильной колючкой и семью мягкими лучами; брюшные с одним колючим и шестью мягкими лучами. Хвостовой глубоко выемчатый. Тело голое (рис. 146). Около 20 видов. Палеоцен Бельгии, Англии, Германии, Нигерии, Индии, Египта; третика Бразилии.

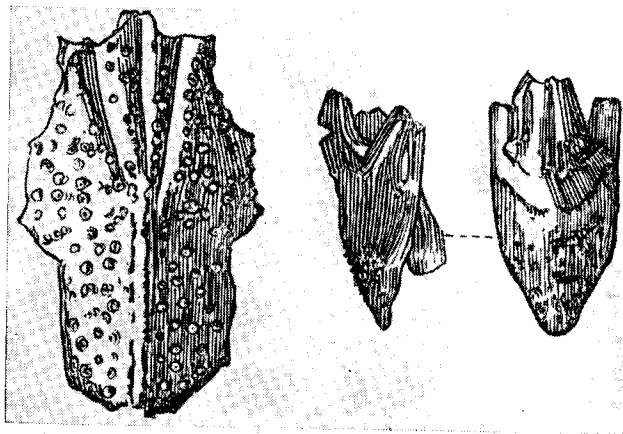


Рис. 146. *Arius egertoni* (Dixon), спинные фулькры и supraoccipitale, $\times 1$; эоцен, Бельгия (Woodward, 1901)

Rhineastes Cope, 1872. Тип рода — *R. peltatus* Cope, 1872; эоцен С. Америки. Сходен с *Arius*, но голова более сжата дорзо-вентрально, кости с заметными бороздками, грудные плав-

ники с сильным шипом, зазубренным с одной или обеих сторон. Около семи видов. Эоцен — миоцен С. Америки; плиоцен Монголии.

Кроме того: *Ariopsis* Peyer, 1928; *Fajumia*, *Socnopaea* Stromer, 1904, эоцен Египта; *Bagarus* Bleeker, 1853, третика Суматры.

ОТРЯД ANGUILLIDA (APODES). УГРЕОБРАЗНЫЕ

Тело удлиненное, цилиндрическое или сжатое с боков. Praemaxillare и мезотмоид (а у некоторых и сошник) слиты вместе и вместе с maxillare окаймляют верхнюю челюсть. Последнее обычно с зубами. Базисфеноида нет. Орбитосфеноид, если есть, обычно парный. Symplectisium обычно отсутствует. Supracleithrum, если есть, прикрепляется к позвоночнику. Мезокоракоида нет. Posttemporalia нет. Жаберные щели узкие. Позвонков до 260. Парапофизы и обычно дуги срастаются с телами позвонков. Нижние и верхние ребра и межмышечные косточки обычно имеются. Спинной и анальный плавники очень длинные, сзади обычно сливаются, брюшные только у некоторых ископаемых. Есть костные клетки. В. мел — ныне. Подотряды: Anguillavoidei, Anguilloidei и Nemichthyoidei.

ПОДОТРЯД ANGUILLAVOIDEI (ARCHENCHELI)

Supraoccipitale есть. Есть небольшие брюшные плавники; хвостовой хорошо развит, не сливается со спинным и анальным. В. мел. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО ANGUILLAVIDAE HAY, 1903

Тело сильно удлиненное, голова большая. Позвонки плотные, почти квадратные. Ребра короткие, тонкие. Спинной плавник начинается на середине тела, брюшные против начала спинного; в хвостовом около 16 лучей. Чешуй нет. В. мел.

Anguilla Hay, 1903. Тип рода — *A. quadripinnis* Hay, 1903; в. мел Ливана. Высота тела около 15—20 раз в длину. Длина головы втрое больше высоты тела, рыло удлиненное, предглазничное расстояние приблизительно равно заглазничному. Позвонков около 110, около половины туловищных. Спинной и анальный плавники с многочисленными короткими и очень тонкими лучами, брюшные гораздо ближе к началу анального, чем к заднему краю жаберной крышки. Хвостовой небольшой, усеченно-округлый, отделен от спинного и анального небольшим промежутком. Два вида. В. мел Ливана.

ПОДОТРЯД ANGUILLOIDEI. УГРЕВИДНЫЕ

Supraoccipitale есть. Брюшных плавников нет. Хвостовой слабо развит, маленький, почти или полностью сливается со спинным и анальным. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии семейства: Urenchelyidae, Mylomyridae, Anguillidae, Muraenidae, Muraenesocidae, Congridae, Nettastomidae, Echelidae, Ophichthyidae, Heterenchelyidae.

? СЕМЕЙСТВО URENCHELYIDAE REGAN, 1912

Тело сильно удлиненное. Череп низкий. Рот большой, зубы на челюстях мелкие, конические, многорядные. Спинной плавник начинается непосредственно за затылком; грудные есть. Хвостовой очень маленький, отделен от спинного и анального небольшим промежутком. Чешуя рудиментарная. В. мел.

Urenchelys Woodward, 1900. Тип рода — *U. anglicus* Woodw., 1900; турон Англии. Высота тела около 12—16 раз в длину. Длина головы вдвое больше высоты тела, длина верхней челюсти около половины длины головы. Жаберные лучи тонкие, слабо изогнутые. Позвонков около 100. Лучи спинного и анального плавников тонкие, многочисленные. Длина анального вдвое больше, чем расстояние от его начала до жаберной крышки (рис. 147). Около четырех видов. В. мел Англии и Сирии.

СЕМЕЙСТВО ANGUILLIDAE RAFINESQUE, 1810. РЕЧНЫЕ УГРИ

Тело змеевидное. Лобные кости толстые, не сращены между собой. Nuomandibulare наклонено назад. Рот конечный, несколько рядов гребневидных или щетинковидных зубов на челюстях и сошнике. Очень мелкие зубы на глоточных костях. Жаберные отверстия маленькие, высоко на боках тела. Хвостовые позвонки без поперечных отростков. Спинной и анальный плавники соприкасаются с зачаточным хвостовым; в грудных 7—9 радиальных косточек. Чешуя очень мелкая. Эоцен — ныне.

Anguilla Shaw, 1803. Тип рода — *Muraena anguilla* Linnaeus, 1758; соврем., Атлантика.

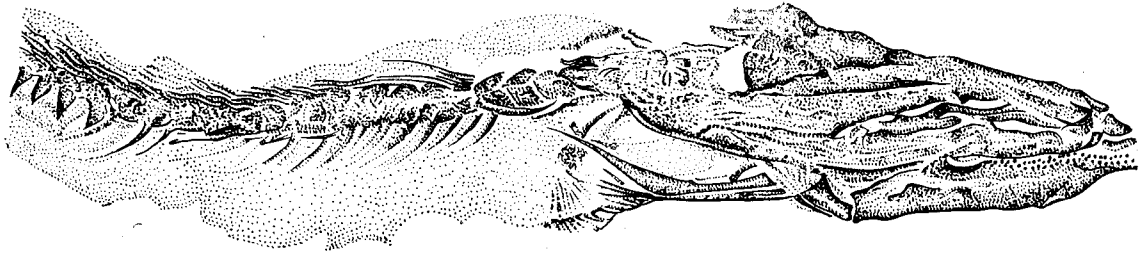


Рис. 147. *Urenchelys avus* Woodward, $\times 1$; в. мел, Ливан (Woodward, 1901)

Высота тела около 15—20 раз в длину. Длина головы вдвое больше высоты тела. Глаза небольшие. Рыло короткое, предглазничное расстояние в 3—4 раза меньше заглазничного. Верхняя челюсть достигает вертикали заднего края глаза. Позвонков около 110—120. Спинной плавник начинается за затылком на расстоянии, приблизительно вдвое больше, чем длина головы, из 170—250 тонких мягких лучей. Начало анального заметно позади вертикали передних лучей спинного. Грудные широкие, высоко на боках тела. Около 10 видов. Эоцен — плейстоцен Европы.

СЕМЕЙСТВО CONGRIDAE KAUP, 1856. МОРСКИЕ УГРИ

Тело удлинненное, обычно слабо сжатое с боков. Лобные кости сращены между собой. Нуотандибулаге почти вертикальное. Зубы на челюстях и сошнике конические или гребневидные, в один или несколько рядов. Язык свободный. Жаберные отверстия низко на боках. Хвостовые позвонки с поперечными отростками. Спинной и анальный плавники соединяются с зачаточным хвостовым. В грудных по четыре radialia. Тело голое. В. мел — ныне.

Enchelon Hay, 1903. Тип рода — *E. montium* Hay, 1903; в. мел Ливана. Кости жаберной крышки сильно редуцированы. Парных плавников нет, возможно, нет также спинного и анального. Позвонков около 275, около 170 хвостовых. Один вид.

Conger Schaeffer, 1760. Тип рода — *Muraena conger* Linnaeus, 1758; соврем., Атлантика. Высота тела около 14—24 раз в длину. Длина головы в 2—3 раза больше высоты тела. Глаза средней величины. Предглазничное расстояние в 2—3 раза меньше заглазничного. Верхняя челюсть достигает середины орбиты. Мелкие, густосидящие зубы на челюстях и сошнике. Клыков нет. Позвонков около 160, около 100 хвостовых. Спинной плавник начинается недалеко от основания грудных. Грудные широкие. Несколько видов. Палеоген Европы.

Congermuraena Kaup, 1856. Тип рода — *Congrus nabenatus* Richardson, 1844; соврем., Атлантика. Отличается от *Conger* большими глазами и более выдвинутым вперед спинным плавником, начало которого обычно на вертикали жаберных отверстий. Около шести видов. Оligocene — плиоцен Европы.

Uroconger Kaup, 1854. Тип рода — *Congrus lepturus* Richardson, 1844; соврем., Атлантика. От *Conger* отличается более удлинненным телом и сильными зубами. Около четырех видов. Эоцен — миоцен Европы.

Кроме того: *Astroconger* Jordan et Hubbs, 1925, олигоцен Австралии.

СЕМЕЙСТВО NETTASTOMATIDAE

Тело сильно удлинненное, сжатое с боков. Рыло длинное, заостренное. На челюстях и сошнике узкая полоска тонких изогнутых зубов. Язык не свободный. Жаберные отверстия маленькие или умеренной величины. Спинной и анальный плавники сливаются с хвостовым, грудных нет. Чешуи нет. Эоцен — ныне.

Nettastoma Rafinesque, 1810. Тип рода — *N. melanura* Raf., 1810; соврем., Атлантика. Высота тела около 40 раз в длину. Длина головы в 4—8 раз больше высоты тела, длина рыла около половины длины головы. Рот большой, верхняя челюсть обычно заходит за задний край глаза. На голове многочисленные слизевые поры. Позвонков около 100 (у ископаемого вида). Спинной плавник начинается против жаберного отверстия. Один вид. Эоцен Италии.

СЕМЕЙСТВО ESNELIDAE

Тело удлинненное, цилиндрическое или слабо сжатое с боков. Рыло сравнительно короткое, не заостренное. Зубы на челюстях в один или несколько рядов, на сошнике есть или отсутствуют. Язык не свободный. Жаберные отверстия узкие. Спинной, хвостовой и анальный плавники соединены между собой, грудные есть или отсутствуют. Тело голое. Эоцен — ныне.

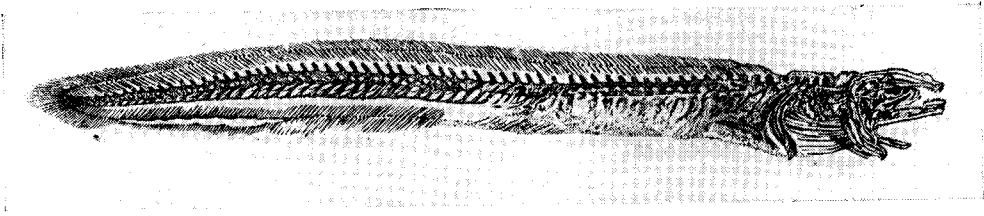


Рис. 148. *Eomyrus latispinus* (Agassiz), $\times 0,3$; эоцен, Италия (Agassiz, 1839)

Eomyrus Storms, 1898. Тип рода — *E. dolloi* Storms, 1898; эоцен Бельгии. Высота тела около 12—18 раз в длину. Длина головы в 2—3 раза больше высоты тела, длина тела около $\frac{1}{3}$ длины головы. Базисфеноид хорошо развит. Крупные зубы на межчелюстной кости и сошнике. Позвонков около 100 или больше. Спинной плавник начинается над жаберным отверстием. Грудные плавники маленькие (рис. 148). Около пяти видов. Эоцен Бельгии и Италии.

Rhynchorhinus Woodward, 1901. Тип рода — *R. branchialis* Woodw., 1901; н. эоцен Англии. Сходен с *Eomyrus*, но рыло более высокое и тупое. Один вид.

Paranguilla Bleeker, 1864. Тип рода — *Enchelyopus tigrinus* Agassiz, 1844, пом. gen. праеосс.; эоцен Италии. Отличается от *Eomyrus* маленькой головой и слабыми костями скелета. Один вид.

Кроме того: *Echelus* Rafinesque, 1810, палеоген Европы.

ПОДОТРЯД NEMICHTHYOIDEI

Supraoccipitale нет (в отличие от остальных Teleostei), лопатка и коракоид не окостеневают, supracleithrum отсутствует. Брюшных плавни-

ков нет, хвостовой обычно соединен с анальным и спинным. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии одно семейство.

СЕМЕЙСТВО NEMICHTHYIDAE GILL, 1872

Тело очень удлиненное, сжатое с боков. Рыло вытянутое, тонкое, заостренное. Верхняя челюсть длиннее нижней. Рот большой. Челюсти и сошник с мелкими густо сидящими зубами. Язык не свободный. Жаберные отверстия обычно большие. Праеорегкулум и суборегкулум нет. Спинной и анальный плавники соединены с редуцированным хвостовым, иногда вытянуты в длинную нить. Грудные маленькие, радиалии не окостеневают. Анальное отверстие недалеко от головы. Чешуи нет. Эоцен (?) — ныне.

Nemichthys Richardson, 1848. Тип рода — *N. scolopacea* Rich., 1848; соврем., тропическая зона Атлантического и Тихого океанов. Тело лентовидное, его высота около 50—70 раз в длину. Длина головы в 5—7 раз больше высоты тела, длина рыла больше половины длины головы. Глаза большие. Позвонки многочисленные. Спинной плавник начинается над жаберными отверстиями, начало анального лишь немного позади основания грудных. Один вид. ? Эоцен Ирана.

ОТРЯД HALOSAURIDA (LYOPOMI)

Рот окаймляют праемахиллария и махиллария. Орбитосфеноида и базисфеноида нет. Праеорегкулум зачаточное, расположено внизу и не имеет отношения к hyomandibulare. Suboperculum сильно увеличено. Мезокоракоида и заднеключичных костей нет. Лопаточное отверстие отсутствует. Тела позвонков в виде полых цилиндров вокруг хорды, сохраняющейся в течение всей жизни. Парапофизы не сращены с телами позвонков. Колючек в плавнике нет. У некоторых есть светящиеся органы. В. мел — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО HALOSAURIDAE GÜNTHER, 1868

Тело угревидное, сильно утонченное к концу. Теменные кости соприкасаются между собой. Рыло уплощенное, заметно выдается над верхней челюстью. Мелкие зубы на челюстях и небных, сошник без зубов. Жаберных лучей около 14. Позвонков 60 или более. Спинной плавник короткий, высокий, в передней половине тела, жирового нет. Анальный очень длинный (около 200 лучей), до конца позвоночника. Грудные

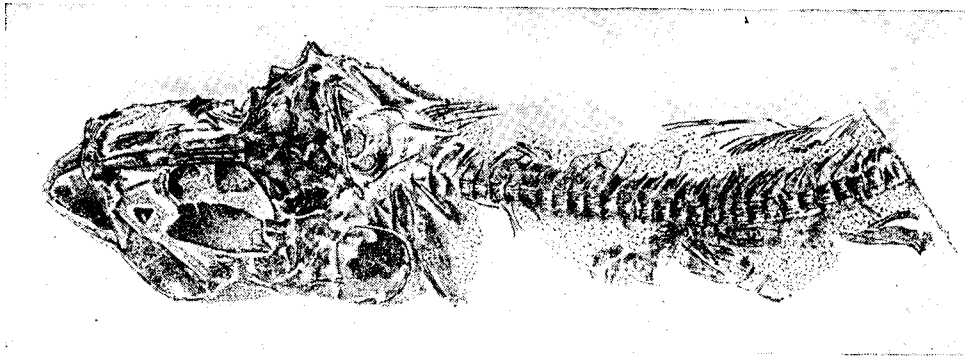


Рис. 149. *Enchelurus anglicus* Woodward, $\times 0,5$; в. мел (турон), Ю.-В. Англия (Woodward, 1901)

узкие, высоко на боках. Брюшные на брюхе, с 8—10 лучами. Чешуя циклоидная. Боковая линия низко. В. мел — ныне.

Echidnocephalus Marck, 1858. Тип рода — *E. troscheli* Marck, 1858; в. мел Вестфалии. Высота тела вдвое меньше длины головы. Жаберных лучей около 12. Позвонки очень короткие, многочисленные, с тонкой продольной штриховкой. В спинном плавнике около 8—9 лучей. Брюшные впереди вертикали спинного, на середине расстояния между основанием грудных и началом анального, из шести лучей. Анальный

до основания хвостового, не отделен от него. Чешуи боковой линии утолщены и несколько увеличены. Один вид.

Enchelurus Marck, 1863. Тип рода — *E. villosus* Marck, 1863; в. мел Вестфалии. Сходен с *Echidnocephalus*, отличаясь обособленным хвостовым плавником и несколько большим числом лучей в спинном и брюшных (рис. 149). Около трех видов. В. мел Вестфалии, Англии и Ливана.

Кроме того: *Laytonia* David, 1943, миоцен Калифорнии; *Halosaurus* Johnson, 1863, неоген Европы.

ОТРЯД NOTACANTHIDA (HETEROMI)

Сходен с *Halosaurida*, но граеоресциум обычного строения. В плавниках колючие лучи. Тела позвонков двояковогнутые, прободенные отверстием. Лопатка и коракоид слиты. Светящихся органов нет. В. мел — ныне.

СЕМЕЙСТВО NOTACANTHIDAE

Тело удлинненное, к концу лентовидное. Рыло выступает над верхней челюстью. Рот небольшой, нижний. *Posttemporale* заменено связкой. Спинной плавник образован рядом обособ-

ленных шипов или отсутствует. Анальный длинный, доходит до конца позвоночника, обособленного хвостового нет. Чешуя мелкая, циклоидная.

Pronotacanthus Woodward, 1901. Тип рода — *Anguilla sahelalmae* Davis, 1887; в. мел Ливана. Высота тела вдвое меньше длины головы и в 8 раз расстояния между парными плавниками. Около 70 туловищных позвонков. Спинного плавника нет, но по всей спине 50 интерапофиз, не несущих лучей (рис. 150). Один вид.

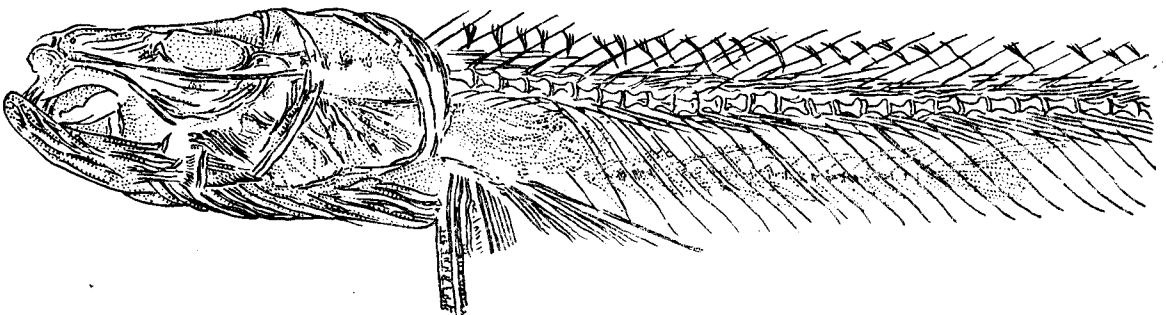


Рис. 150. *Pronotacanthus sahelalmae* (Davis), голова и передняя часть туловища, $\times 1$; в. мел, Ливан (Woodward, 1901)

ОТРЯД BELONIDA (SYNENTHOGNATHI). САРГАНООБРАЗНЫЕ

СЕМЕЙСТВО BELONIDAE GILL, 1872.
САРГАНОВЫЕ

Рот окаймляют только праемахиллярия. Орбитосфеноида нет. Нижнеглоточные кости слитные. Нижняя челюсть с окостенением вокруг меккелева хряща, иногда видимым снаружи. Мезокоракоида нет. В плавниках нет колючих лучей. Грудные высоко, брюшные на брюхе, с шестью лучами. В хвостовом 13 ветвистых лучей. Жаберных лучей 9—15. Нижние и верхние ребра прикреплены к поперечным отросткам. Боковая линия низко. Эоцен — ныне. Подотряды: Scomberesocoidi, Eхосоетоиди и Tselfatoиди.

ПОДОТРЯД SCOMBERESOCOIDEI

Челюсти сильно удлинены, рот большой. Ветви нижней челюсти соединены шиповидным отростком. Махилляге плотно прилегает к праемахилляге. Нижнеглоточные кости треугольные

Тело сильно удлинненное, стреловидное. Нижняя челюсть заметно длиннее верхней. На челюстях кроме мелких по ряду сильных заостренно-конических зубов. Nasalia крупные, непосредственно на хрящевом черепе, соединены друг с другом швом. Posttemporale вильчатое. Позвонков 55—84, более половины туловищных. Парапофизы хорошо развиты. Спинной плавник отодвинут далеко назад, над анальным. Дополнительных плавничков на хвостовом стебле нет. Чешуя мелкая, циклоидная. Олигоцен — ныне.

Belone Cuvier, 1817. Тип рода — *Esox belone* Linnaeus, 1758; соврем., В. Атлантика. Высота тела около 15—20 раз в длину, около $\frac{1}{5}$ длины головы. Длина нижней челюсти около $\frac{3}{4}$ длины

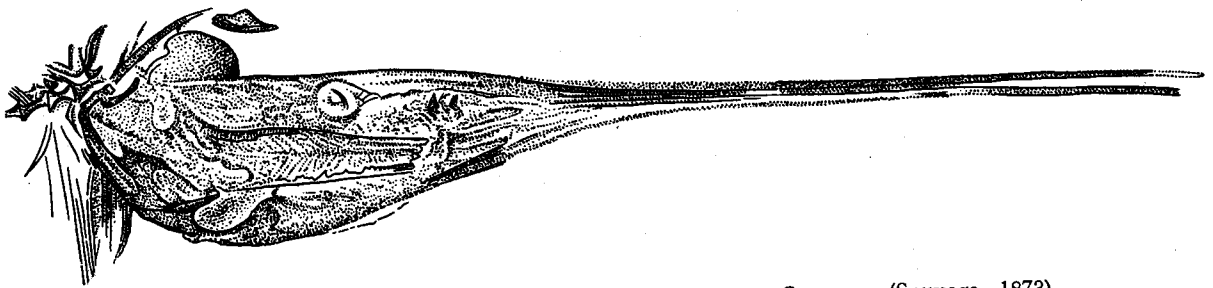


Рис. 151. *Belone acutirostris* Sauvage, $\times 0,5$; в. миоцен, Сицилия (Sauvage, 1873)

или удлиненные, несут щетинковидные или грануловидные зубы. Третья верхнеглоточная умеренно удлиненная, обособленная. Четвертая обычно есть. Тазовые кости в виде округло-треугольных пластинок с прямостоящими отростками, расширенными вверху. Олигоцен — ныне. Семейства: Belonidae и Scomberesocidae.

голова. Зубы на верхней челюсти несколько крупнее, чем на нижней, на сошнике — слабые или отсутствуют. В спинном плавнике около 12—17 лучей; брюшные ближе к началу анального, чем к основанию грудных (рис. 151). Около пяти видов. Миоцен Кавказа; олигоцен — плиоцен 3. Европы.

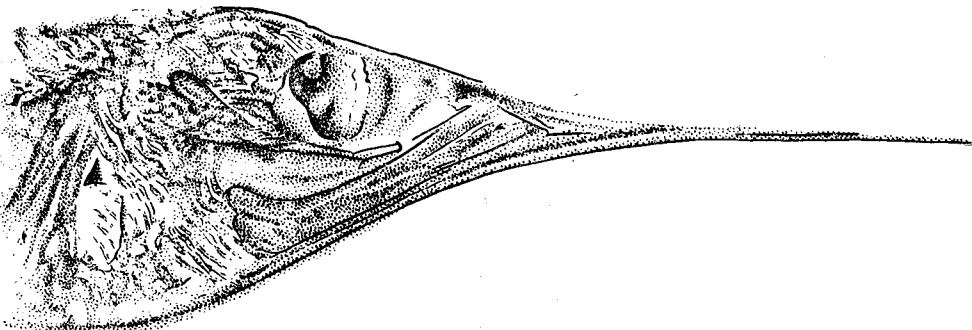


Рис. 152. *Scomberesox licatae* Sauvage, $\times 1$; в. миоцен, Сицилия (Sauvage, 1873)

СЕМЕЙСТВО SCOMBERESOIDAE RICHARDSON, 1846.
МАКРЕЛЕЩУКИ

Сходно с Belonidae, но на хвостовом стебле позади спинного и анального плавников по ряду дополнительных плавничков, зубы на челюстях сильно редуцированы, крупных зубов нет, posttemporale не вильчатое. Челюсти сильно удлинены или в виде коротких клювовидных отростков. Позвонков 65—70. Миоцен — ныне.

Scomberesox Lacépède, 1803. Тип рода — *S. camperi* Lac., 1803; соврем., Атлантика. Вы-

сота тела около 8—10 раз в длину. Челюсти тонкие, удлинённые, у взрослых превышают длину заглазничного расстояния; по краям очень мелкие и многочисленные зубы. Дополнительных плавничков обычно по 5—6. Плавательный пузырь большой (рис. 152). Около трех видов. Миоцен Сицилии, Алжира и Калифорнии.

Кроме того: *Praescomberesox* David, 1943, палеоцен Калифорнии; *Scomberessus* Jordan, 1920, миоцен Калифорнии.

ОТРЯД GADIDA (ANACANTHINI PARS). ТРЕСКООБРАЗНЫЕ

Обонятельные нервы в особом костном канале над межглазничной перегородкой; lobi olfactorii в непосредственном соседстве с носовыми капсулами. Opisthoticum очень велико, отделяет prooticum от occipitale laterale. Supraoccipitale с продольным гребнем, соприкасается с лобными, вклиниваясь между теменными. Базисфеноида и орбитосфеноида нет. Плечевой пояс прикреплен к черепу, мезокоракоида нет, лопаточное отверстие между лопаткой и коракоидом, грудных радиалий 4—13. Позвонки многочисленные, первый прикреплен к черепу. Межмышечных косточек нет. Нет костных клеток. Брюшные плавники впереди грудных, спинных 1—3, анальных 1—2. Хвостовой симметричный. Колючих лучей в плавниках нет. Чешуя циклоидная. Палеоцен — ныне. Два подотряда: Muraenolepoidei и Gadoidei. В ископаемом состоянии только последний.

ПОДОТРЯД GADOIDEI. ТРЕСКОВИДНЫЕ

Грудных радиалий 4—6. Жаберные отверстия широкие, простираются выше основания грудных плавников. Чешуя не удлинённая, нормального строения. Хвостовой плавник отделен от спинного и анального или (реже) частично слит с последними. Палеоцен — ныне. Семейства: Moridae, Vregmacerotidae и Gadidae.

СЕМЕЙСТВО MORIDAE

Орбито-ростральная часть черепа немного длиннее или равна задней части. Спереди череп открывается узким отверстием, почти закрытым расширением парасфеноида и лобных костей. Канал обонятельных нервов костный. В задней части черепа в occipitalia lateralia по большому натянутому перепонкой отверстию, к которым

примыкают рожкообразные выросты плавательного пузыря. Задняя часть последнего тесно охватывается ребрами. Сошник широкий, снизу плоский, без зубов или с мелкими зубами. Усика на подбородке обычно нет. Позвонки удлинённые, сильно пережатые. Хвостовой стебель обычно тонкий, плавник небольшой, слабо развитый. Обычно два спинных и один анальный. Морские глубоководные рыбы. Н. олигоцен — ныне.

Onobrosmius Bogatshov, 1938. Тип рода — *Brosmius elongatus* Kramberger, 1884; миоцен Карпат. Тело удлинённое. Длина головы около $\frac{1}{4}$ длины тела. Верхняя челюсть заходит за вертикаль середины глаза, нижняя несколько выступает. Зубы на челюстях мелкие, сошник и нёбные без зубов. Праеорегулиум наклонено назад. Позвонков 42—52. Парапофизы узкие, короткие. Спинной плавник один, нерасчленённый, длинный, без выемки посередине. Анальный начинается позади вертикали передних лучей спинного. Грудные широкие. Хвостовой отделен от спинного и анального промежутком, большим высоты хвостового стебля. Два вида. Миоцен — плиоцен Кавказа и Карпат.

Melanonus Günther, 1878. Тип рода — *M. gracilis* Günth., 1878; соврем., глубинная зона океанов. Тело удлинённое, несколько сжатое с боков. Голова короткая, около $\frac{1}{4}$ длины тела. Глаза умеренно большие, немного впереди середины головы. Рот большой, конечный. Верхняя челюсть достигает вертикали заднего края глаза. Челюсти, сошник и нёбные с мелкими зубами. Праеорегулиум слабо изогнутое, почти вертикальное. Позвонков около 40 (у ископаемых). Спинных плавников два, первый короткий, отделен от второго, длинного, небольшим промежутком, отличается большей длиной и толщиной лучей. Анальный сходен со вторым спинным. Грудные узкие, из 12—14 лучей. Брюшные лишь

немного впереди грудных. Хвостовой отделен от второго спинного и анального небольшим промежутком. Один вид. Оligocene Кавказа и Предкарпатья.

Lotella Kaup, 1858. Тип рода — *Lota phycis* Schlegel; соврем., Атлантика. Тело удлинненное, сжатое с боков. Длина головы заметно больше высоты тела. Верхняя челюсть заходит за вертикаль середины глаза. Мелкие зубы на челюстях; сошник и нёбные без зубов. Праеорегскулум наклонено назад. Жаберных лучей 6—7. Позвонков около 50 (у ископаемых). Парапофизы узкие, ребра тонкие, короткие. Спинных плавников два, разделенных небольшим промежутком. Второй спинной и анальный длинные, без выемки посередине. Грудные широкие, опираются на шесть радиалей. В брюшных около восьми лучей. Хвостовой небольшой, отделен от спинного и анального промежутком, равным высоте хвостового стебля (табл. XIII, фиг. 3). Два вида. Миоцен Кавказа.

Physiculus Kaup, 1858. Тип рода — *P. dalwigkii* Kaup, 1858; соврем., В. Атлантика. Сходен с *Lotella*, но рыло тупое, расширенное, хвостовой стебель тонкий и сравнительно длинный, в брюшных плавниках пять лучей, из них два внешних нитевидно удлинены. Один вид. Неоген Европы.

Strinsia Rafinesque, 1810. Тип рода — *S. tinca* Raf., 1810; соврем., Атлантика. Тело умеренно удлинненное. Длина головы около $\frac{1}{3}$ длины тела. Сошник широкий, вооружен мелкими зубами. Праеорегскулум несколько наклонено назад. Гребень supraoccipitale короткий, невысо-

кий. Отолиты большие, яйцевидно-овальные. Позвонков 40—45. Парапофизы короткие. Спинных плавников два, разделенных промежутком. Второй спинной и анальный длинные, без выемки посередине, соединяются с хвостовым. Грудные неширокие, заметно ниже линии позвоночника. Хвостовой очень маленький, не обособлен от спинного и анального. Два вида. Палеоген Кавказа; миоцен Австрии.

СЕМЕЙСТВО BREGMACEROTIDAE GILL, 1872

Орбито-ростральная часть черепа равна задней. Канал обонятельных нервов широкий, снизу перепончатый. Череп широк, открыт спереди, без отверстия сзади в occipitalia lateralia. Сошник с несколькими зубами. Усика на подбородке нет. Спинных плавников два, первый в виде одного тонкого длинного луча над затылком. Анальный один, брюшные сильно удлинены, из пяти лучей. Оligocene — ныне.

Bregmacerina Daniltshenko, 1956. Тип рода — *Motella tricirrata antiqua* Smirnov, 1936; миоцен Кавказа. Тело удлинненное, голова короткая, около $\frac{1}{5}$ длины тела. Верхняя челюсть заходит за вертикаль середины глаза. Мелкие зубы на челюстях, сошнике и нёбных. Праеорегскулум заметно наклонено назад. Жаберных лучей 6—7. Позвонков 53—55. Второй спинной плавник и анальный без выемки посередине. Удлиненные брюшные лучи не зазубрены. Грудные узкие, их средние лучи сильно удлинены и достигают середины анального. Хвостовой хорошо развит (рис. 153; табл. VI, фиг. 5). Один вид.

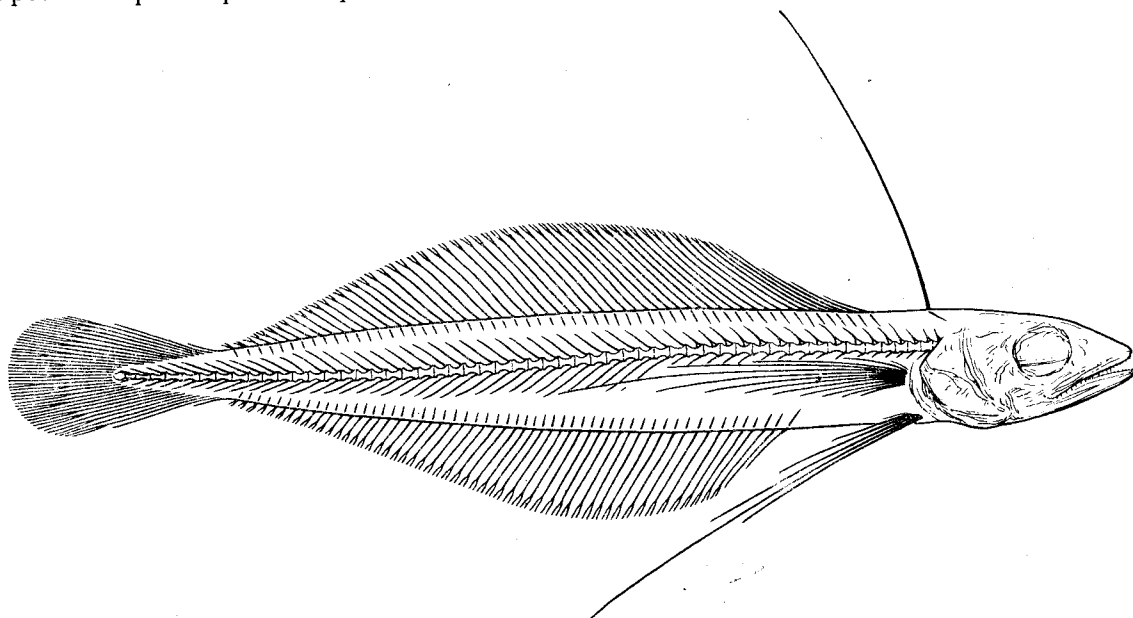


Рис. 153. *Bregmacerina antiqua* (Smirnov), $\times 1,5$; миоцен, С. Кавказ (Данильченко, 1957)

Bregmaceros Thompson, 1840 (*Podopteryx* Sauvage, 1880). Тип рода — *B. maccllellandi* Th., 1840; соврем., Индийский и Тихий океаны. Тело удлиненное. Голова короткая, несколько сжатая с боков. Рот небольшой. Верхняя челюсть не заходит за вертикаль заднего края глаза. Мелкие зубы на челюстях и сошнике; небные без зубов. Позвонков 40—50. Второй спинной и анальный плавники с глубокой выемкой. Удлиненные лучи брюшного слегка зазубрены у основания. Грудные короткие. Хвостовой слабый, короткий (табл. XIII, фиг. 6). Четыре вида. Эоцен — олигоцен Кавказа и Ирана; в. миоцен Сицилии.

СЕМЕЙСТВО GADIDAE RAFINESQUE, 1810. ТРЕСКОВЫЕ

Орбито-ростральная часть черепа значительно длиннее затылочной. Канал обонятельных нервов перепончатый, сравнительно узкий. Череп широко открыт спереди, отверстий в затылке нет, плавательный пузырь не соприкасается с ушными капсулами. Головка сошника вооружена зубами. Спинных плавников 1—3, анальных — 1—2. Хвостовой хорошо развит, опирается на остистые отростки шести — десяти последних позвонков. Олигоцен — ныне.

Palaeogadus Rath, 1859 (*Nemopteryx* Agassiz, 1844, nom. praecoss., *Palaeobrosmius* Rath, 1859; *Megalolepis* Kramberger, 1879; *Pseudolota* Bogatshov, 1933). Тип рода — *Nemopteryx crassus* Agassiz, 1844; н. олигоцен Швейцарии. Тело умеренно удлиненное, несколько сжатое с боков. Голова большая, около $\frac{1}{3}$ длины тела. Челюсти сильные, с одним рядом крупных, слегка загнутых назад зубов. Ргаеорегсulum наклонено назад. Усика на подбородке нет. Позвонков 35—50, туловищные, за исключением передних четырех — шести, с сильными парапофизами, несущими тонкие короткие ребра. Спинных плавников два, первый короткий, отделен от второго, удлиненного, небольшим промежутком. Анальный один, против второго спинного. Оба плавника имеют пологую выемку позади середины. Грудные длинные, обычно достигают начала анального. Хвостовой усеченно округлый, хорошо развит. Чешуя умеренно крупная (табл. VIII, фиг. 1). Около 10 видов. Олигоцен Кавказа, Карпат, Швейцарии.

Merluccius Rafinesque, 1810 (*Spinogadus* Smirnov, 1935). Тип рода — *M. smiridus* Raf., 1810; соврем., Атлантика. Как *Palaeogadus*, но зубы на челюстях в два ряда, парапофизы сильно увеличены и не несут ребер (табл. VIII, фиг. 2). Около четырех видов. Олигоцен — миоцен Кавказа; олигоцен Карпат.

Palaeomolva Daniltshenko, 1947. Тип рода — *P. tarchanica* Dan., 1947; ср. миоцен (тархан) Керченского п-ова. Тело удлиненное, слабо сжато с боков, почти цилиндрическое. Длина головы около $\frac{1}{4}$ длины тела. Глаза большие. Зубы на челюстях сравнительно мелкие. Ргаеорегсulum наклонено назад. Усика на подбородке нет. Позвонков около 50. Парапофизы короткие, слабо развитые. Спинных плавников два, разделенных небольшим промежутком. Начало анального немного позади вертикали передних лучей второго спинного. На обоих плавниках неглубокая выемка. Грудные узкие, длинные, но не достигают начала анального. Хвостовой обособленный, хорошо развит. Чешуя очень мелкая (табл. V, фиг. 3). Один вид. Ср. миоцен Кавказа и Крыма.

Lota Cuvier, 1817. Тип рода — *Gadus lota* Linnaeus, 1758; соврем., Европа, С. Азия. Тело удлиненное, слабо сжатое с боков. Голова широкая, низкая. Глаза небольшие. Зубы мелкие, щетинковидные, расположены широкой полосой на челюстях и головке сошника. Усик на подбородке, небольшие усики также у ноздрей. Позвонков около 60. Парапофизы узкие. Спинных плавников два, соприкасающихся основаниями. Начало анального позади вертикали передних лучей второго спинного. Выемки на плавниках нет. Грудные широкие, короткие. Хвостовой округлый, соприкасается со спинным и анальным. Чешуя очень мелкая. Один вид. Пресноводный плиоцен Австрии. *Lota* sp. Lednev, 1914 (майкоп) к этому роду не относится.

Gadus Linnaeus, 1758 (*Morrhua* Oken, 1817; *Morrhua* Fleming, 1828). Тип рода — *Gadus morrhua* L., 1758; соврем., С. Атлантика. Тело умеренно удлиненное, сжато с боков. Длина головы около $\frac{1}{4}$ длины тела. Глаза умеренно большие. Мелкие зубы на челюстях и головке сошника. Нижняя челюсть не выдается. Позвонков 42—53. Парапофизы узкие. Три спинных плавника соприкасаются основаниями или разделены лишь небольшим промежутком. Анальных два. Хвостовой усеченный или слегка выемчатый, отделен от спинного и анального небольшим промежутком. Боковая линия полная. Чешуя мелкая. Много видов. Миоцен — плиоцен Кавказа; эоцен — плиоцен 3. Европы; олигоцен Австралии.

Raniceps Oken, 1817. Тип рода — *Blennius raninus* Linnaeus; соврем., В. Атлантика. Череп широкий, рот большой. Первый спинной плавник короткий, из трех лучей. Хвостовой округлый. Чешуя мелкая, боковая линия не развита (табл. VIII, фиг. 5). Четыре вида. Н. миоцен Кавказа; олигоцен 3. Европы.

Кроме того: *Arnoldina* Jordan et Gilbert, 1919, плиоцен Калифорнии; *Brosme* Oken, 1817

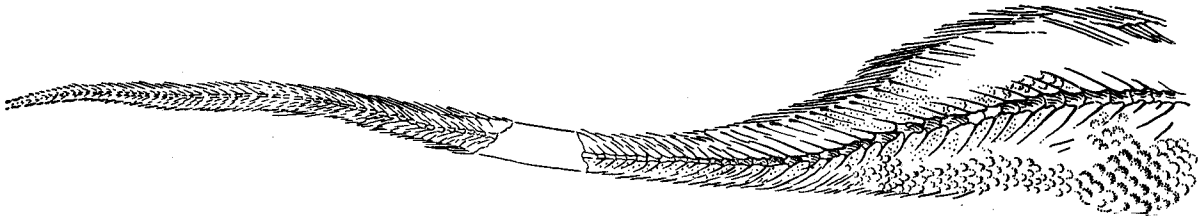


Рис. 154. *Trichiurichthys incertus* Sauvage, $\times 1$; в. миоцен, Сицилия (Sauvage, 1873)

(= *Brosmius* Stark, 1827), неоген Европы; *Eclipses* Jordan et Gilbert, 1919, миоцен Калифорнии; *Lepidion* Swainson, 1839, миоцен С.-В. Японии; *Melanogrammus* Gill, 1863, н. плейстоцен Голландии; *Odontogadus* Gill,

1863, миоцен Германии; *Paratichthys* Dunkle 1958, мел С. Америки; *Progadus* David, 1956 плиоцен Калифорнии; *Promerluccius* David 1956, третика С. Америки; *Phycis* Röse, 1793, третика З. Европы.

ОТРЯД MACRURIDA (ANACANTHINI PARS)

Сходен с *Gadida*, но обонятельные нервы внутри перепончатой части межглазничной перегородки, обонятельные лопасти у переднего мозга. Первый позвонок не прикреплен к черепу. Радиалий грудных плавников 3—6. У некоторых в первом спинном колючка; иногда на последнем неветвистом луче есть фулькры. Хвостовой симметричный, слит с анальным и спинным. Брюшные под грудными или немного впереди них, с 5—17 лучами. Чешуя ктеноидная или циклоидная. В. мел — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО MACRURIDAE BONAPARTE, 1838

Тело с сильно удлиненной хлыстовидно утонченной хвостовой частью. Чувствительные каналы на голове хорошо развиты, в открытых костных бороздах. Рот нижний или конечный, праеахиллаге выдвижное. На подбородке нередко усик. Жаберные отверстия широкие. Жаберных лучей 6—7. Плавательный пузырь есть. Спинных плавников обычно два, из них первый короткий, второй очень длинный, подобен анальному; реже один спинной. Боковая линия есть. В. мел — ныне.

? *Trichiurichthys* Sauvage, 1873. Тип рода — *T. incertus* Sauv., 1873; в. миоцен Сицилии. В спинном и анальном плавниках большое число коротких и тонких лучей. Позвонков в хвостовой части около 80—90 (рис. 154). Один вид.

Hymenosephalus Giglioli, 1884. Тип рода — *H. italicus* Gigl., 1884; соврем., В. Атлантика. Рыло короткое, тупое, рот большой, конечный. Есть усик на подбородке. Глаза очень большие. Первый спинной плавник короткий, начинается близ затылка; второй спинной и анальный длинные, низкие, соединены с хвостовым. Чешуя тонкая, с короткими шипами. Голова голая. Около семи видов (преимущественно отолиты). Оligоцен Предкарпатъя; третика З. Европы.

Кроме того: *Macrurus* Bloch, 1787, третика Европы; *Bolbocara* Jordan, 1927, миоцен Калифорнии; *Coelorhynchus* Giorna, 1805, миоцен Австралии; *Trachyrhynchus* Giorna, 1803, миоцен Н. Зеландии; *Rankinia* David, 1946, в. мел Калифорнии.

Из третика Калифорнии по чешуям описаны: *Amblygoniolepidus*, *Calilepidus*, *Homeocoryphaenoides*, *Homeomacrus*, *Homeonezumia*, *Leptacantholepidus*, *Oxygoniolepidus*, *Paleobathygadus*, *Probathygadus*, *Promacrus*, *Pyknolepidus* David, 1956.

ОТРЯД GASTEROSTEIDA (HEMIBRANCHII PARS, THORACOSTEI). КОЛЮШКООБРАЗНЫЕ

Рот окаймлен одними праеахиллария. Орбито-сфеноида нет. Есть *opisthoticum* и метаптеригоид. Носовые кости соединены швом с лобными; отросток нижней поверхности носовых плотно

прикрепляется к парасфеноиду и *ethmoidalia lateralalia*. Второе *infraorbitale* соединяется с праеорперкулум. Передние позвонки нормальные. Ребра есть. *Postcleithrum* нет. Тазовые кости не

сочленяются с cleithra. Лопаточное отверстие между лопаткой и cleithrum. Впереди спинного плавника две или более свободные колючки. Эоцен — ныне. Семейства: Gasterosteidae, Aulorhynchidae и Protosyngnathidae.

СЕМЕЙСТВО GASTEROSTEIDAE ВОНАРТЕ, 1838. КОЛЮШКОВЫЕ.

Тело веретенообразное или несколько сжатое с боков. Рыло коническое, иногда слегка трубковидное. Рот выдвижной. Зубы на челюстях и глоточных костях; сошник и нёбные без зубов. Кости жаберной крышки хорошо развиты. Жаберных лучей три. Ребра не прикреплены к на-кожным щиткам. Перед спинным плавником 2—16 складных шипов, не связанных перепонкой. Брюшные плавники недалеко за грудными, с одной сильной колючкой и 1—2 зачаточными мягкими лучами или без них. Тело голое или покрыто костными пластинками. Миоцен — ныне.

Gasterosteus Linnaeus, 1758. Тип рода — *G. aculeatus* L., 1758; соврем., северное побережье Атлантического и Тихого океанов. Высота тела около 4—5 раз в длину. Рыло короткое, не вытянуто в трубку. Рот небольшой, верхняя челюсть не заходит за передний край глаза. Тазовые кости сращены в непарную брюшную пластинку. Жаберные перепонки приращены к межжаберному промежутку, не образуя складки поперек него. Позвонков 27—33. Перед спинным

плавником обычно три свободные колючки. Хвостовой стебель короткий. Несколько видов. Миоцен — плейстоцен С. Америки.

Pungitius Costa, 1848 (*Gastrosteops* Schtylko, 1934). Тип рода — *Gasterosteus pungitius* Linnaeus, 1758; соврем., сев. побережье Атлантического и Тихого океанов. Сходен с *Gasterosteus*, но впереди спинного плавника 6—12 свободных колючек, жаберные перепонки сращены между собой и образуют широкую свободную складку поперек межжаберного промежутка. Два вида. Неоген Сибири и Калифорнии.

СЕМЕЙСТВО AULORHYNCHIDAE GILL, 1862

Тело удлиненное, рыло вытянуто в трубку. Зубы мелкие или отсутствуют. Передние позвонки несколько удлинены. Брюшные с одной колючкой и 4—6 мягкими лучами. Тело покрыто мелкими костными пластинками. Эоцен — ныне.

Protaulopsis Woodward, 1901. Тип рода — *P. bolcensis* Woodw., 1901; эоцен Италии. Длина головы около половины длины тела. Позвонков 50—60, из них около половины хвостовых. В брюшных плавниках один колючий и около шести мягких лучей. Анальный с одной маленькой колючкой и 10 мягкими лучами. Хвостовой вильчатый. Один вид.

Кроме того: *Aulorhynchus* Gill, 1861, третики Европы.

ОТРЯД SYNGNATHIDA (HEMIBRANCHII PARS). ПУЧКОЖАБЕРНЫЕ

Рот окаймляют праеахиллария или также и тахиллария. Рыло в виде трубки: сошник, мезэтноид, quadratum и праеоркулум сильно удлинены. Теменные и intercalare отсутствуют. Праеорбиталия, если есть, без слизевых каналов, но с рядами генипор. Infraorbitalia нет. Pteroticum соприкасается с basioccipitale. Первые 3—6 позвонков соединены неподвижно. Нижних и верхних ребер нет. Парапофизы очень длинные, заменяют ребра. Костных клеток нет. Первый спинной плавник, если есть, с колючими лучами. Брюшные, если есть, за грудными, с 3—7 лучами. Тазовые кости не соединены с cleithra. Лучи спинного, анального и грудных плавников не ветвисты. Эоцен — ныне. Подотряды: Aulostomatoidei и Syngnathoidei.

ПОДОТРЯД AULOSTOMATOIDEI. СВИСТУЛЬКИ

Первые 4—6 позвонков удлинены и более или менее изменены. Postcleithrum и метаптеригоид имеются. Есть слизевые каналы. Позвон-

ки с сочленовными отростками. Жабры гребневидные. Эоцен — ныне. Семейства: Aulostomatidae, Fistulariidae, Centriscidae.

СЕМЕЙСТВО AULOSTOMATIDAE LATREILLE, 1825

Тело удлиненное, слабо сжатое с боков. Рыло вытянуто в длинную, сжатую с боков трубку. Рот небольшой, праеахиллария тонкое, невыдвижное, лишенное зубов, тахиллария широкое. Жаберных лучей 4—5. Плавательный пузырь большой, мягкий. Спинной и анальный плавники отодвинуты назад. Средние лучи хвостового удлинены, но не вытянуты в длинные нити. Тело голое, или покрыто мелкой ктеноидной чешуей. Эоцен — ныне.

Aulostoma Lacépède, 1803. Тип рода — *Fistularia chinensis* Linnaeus, 1758; соврем., Индийский, Тихий океаны. Высота тела около 12 раз в длину. Длина головы в 4 раза больше высоты тела, длина рыла около $\frac{2}{3}$ длины головы. Нижняя челюсть выступает. Maxillare тре-



Рис. 155. *Aulostoma bolcense* (Blainville), $\times 0,5$; эоцен, Италия (Agassiz, 1839)



Рис. 156. *Urosphen fistularis* Agassiz, $\times 0,5$; эоцен, Италия (Agassiz, 1839)



Рис. 157. *Fistularia tenuirostris* Agassiz, $\times 0,5$; эоцен, Италия (Agassiz, 1839)

угольное, supra-maxillare есть. Мелкие зубы на нижней челюсти и сошнике, нёбные без зубов. Позвонков 50—65. Жесткий спинной плавник с 9—12 слабыми колючими лучами, не соединенными перепонкой. Хвостовой небольшой, его средние лучи немного удлинены. Мелкая ктеноидная чешуя (рис. 155; табл. XII, фиг. 4). Около пяти видов. Оligоцен Кавказа, Германии; эоцен окр. Киева, Италии.

Urosphen Agassiz, 1844. Тип рода — *Fistularia dubia* Blainville, 1818; эоцен Италии. Сходен с *Aulostoma*, но тело более удлиненное, рыло более вытянуто, хвостовой плавник большой, его средние лучи сильно удлинены, тело без чешуи (рис. 156). Около трех видов. Оligоцен Кавказа; эоцен Италии.

СЕМЕЙСТВО FISTULARIIDAE ВОНАРПТЕ, 1832. СВИСТУЛЬКИ

Тело очень удлиненное, цилиндрическое или несколько сдавленное дорзо-вентрально. Рыло в виде длинной трубки. Рот маленький. Ргае-maxillare не выдвигаемое, с мелкими зубами. Жаберных лучей 5—7. Спинной и анальный плавники отодвинуты назад, средние лучи хвостового вытянуты в длинные нити. Тело голое или покрыто мелкими шипиками. Эоцен — ныне.

Fistularia Linnaeus, 1758. Тип рода — *F. tabacaria* L., 1758; соврем., тропическая Атлантика. Высота тела в длине 20—25 раз. Длина головы в 6—7 раз больше высоты тела, длина рыла около $\frac{3}{4}$ длины головы. Мелкие зубы на обеих челюстях, сошнике и нёбных. Позвонков

70—90. В спинном и анальном плавниках 11—18 лучей. Брюшные и грудные широкие, короткие, хвостовой вильчатый, длина его средних лучей обычно больше длины головы (рис. 157; табл. X, фиг. 1). Четыре вида. Оligоцен Кавказа и Швейцарии; эоцен Италии; миоцен Сицилии.

СЕМЕЙСТВО CENTRISCIDAE RAFINESQUE, 1826. НОЖ РЫБЫ

Тело умеренно удлиненное, сильно сжатое с боков. Рыло в виде длинной трубки. Рот очень маленький, беззубый. Posttemporale соединено швом с черепом. Жаберная крышка полная, жаберных лучей четыре. Удлиненные туловищные позвонки несут сильные поперечные отростки; хвостовая часть заметно изогнута вниз, позвонки короткие, с хорошо развитыми остистыми отростками. Спинных плавников два, первый начинается сильным шипом, второй против анального. Брюшные обычно с одним колючим и четырьмя мягкими лучами. Чешуи нет, но туловище покрыто прочными костными пластинками. Эоцен — ныне.

Aeoliscus Jordan et Starks, 1902. Тип рода — *Amphisile strigata* Günther, 1856—61; соврем., Атлантика. Высота тела в длине 5—6 раз, длина головы в 3 раза больше высоты тела и около половины длины его. Длина рыла в 3 раза больше заглазничного расстояния, длина верхней челюсти меньше половины диаметра орбиты. Позвонков около 20, из них 6—7 под панцирем. Передний шип первого спинного плавника имеет

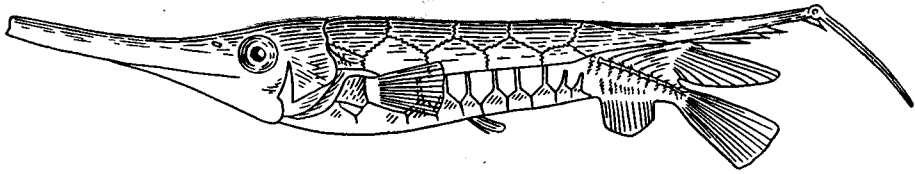


Рис. 158. *Aeoliscus apscheronicus* (Lednev), $\times 0,5$; н. миоцен, Кавказ (Рождественский, 1950)

сустав. Во втором спинном и анальном по 10—13 лучей. В спинном панцире два ряда щитков с каждой стороны, в брюшном 13—16 щитков в один ряд. У самок высота тела несколько больше, а подвижная часть шипа короче и более изогнута, чем у самцов (рис. 158; табл. V, фиг. 4). Около пяти видов. Оligocene Кавказа и З. Европы.

ПОДОТРЯД SYNGNATHOIDEI (ЛОПНОВРАНЧИИ). МОРСКИЕ ИГЛЫ

Первые три позвонка соединены швом. Postcleithrum и метаптеригоида нет. Слизевых каналов нет. Позвонки без сочленовных отростков. Скелет жаберного аппарата редуцирован. Жаберы пучковидные. Семенники трубкообразные, с центральным каналом. Полукружные каналы короткие и широкие; sacculus едва отделён от utriculus; промежутка между верхней поверхностью utriculus и внутренними сторонами полукружных каналов нет или он очень мал. Эоцен — ныне. Семейства: Solenostomidae и Syngnathidae.

СЕМЕЙСТВО SYNGNATHIDAE RAFINESQUE, 1810. МОРСКИЕ ИГЛЫ

Тело очень удлиненное, цилиндрическое. Рыло длинное, рот маленький, беззубый. С каждой стороны по два носовых отверстия. Носовых костей нет. Есть 2—3 праеорбиталиа. Supracleithrum нет, cleithrum соединено с поперечными отростками двух первых позвонков. Жаберные отверстия очень узкие, у верхнего края крышки. Спинной плавник, если есть, один, без колючих лучей. Анальный зачаточный или отсутствует, хвостовой, если есть, небольшой. Брюшных нет, грудные маленькие или отсутствуют. Тело сплошь покрыто костными щитками. Эоцен — ныне.

Syngnathus Linnaeus, 1758. Тип рода — *S. acus* L., 1758; соврем., В. Атлантика. Тело шести- или семигранное, высота его в длину 20—30 раз. Длина головы в 3—5 раз больше высоты тела, длина рыла обычно больше половины длины головы. На жаберной крышке сплошной продольный киль или только при ее основании. В отличие от нижних верхние гребни туловища не переходят в хвостовые. Спинной плавник начинается над анальным отверстием, анальный очень маленький, непосредственно за анальным отверстием. Грудные есть, хвостовой маленький, округлый (рис. 159; табл. IX, фиг. 4). Около 10 видов. Оligocene—миоцен Кавказа и З. Европы; миоцен Алжира и Калифорнии.

Acanthognathus Duncker, 1912. Тип рода — *Syngnathus dactylophorus* Bleeker, 1853; соврем., Индийский океан. Сходен с *Syngnathus*, но высота тела в длину 10—20 раз, спинные и боковые щитки снабжены шипами; верхние гребни туловища продолжают в верхние гребни хвоста; спинной плавник позади середины тела, хвостовой хорошо развит (табл. X, фиг. 2). Два вида. Оligocene (хадум) Кавказа.

Hipposyngnathus Daniltshenko, 1960. Тип рода — *H. convexus* Dan., 1960; олигоцен (миатлинские слои) Кавказа. Туловище семигранное, высокое, сжатое с боков. Линия брюха дугообразно выпуклая. Наибольшая высота тела на середине туловища, около 5 раз в длину его. Хвост сравнительно короткий и тонкий. Брюшные и боковые щитки туловища в виде высоких прямоугольников с плотными продольными гребнями без шипов. Спинные щитки округло-ромбические, с тонким прямым шипом посередине. В туловище около 12 поперечных рядов чешуй. Один вид.

Кроме того: *Pseudosyngnathus* Kner et Steindachner, 1863, эоцен Италии.

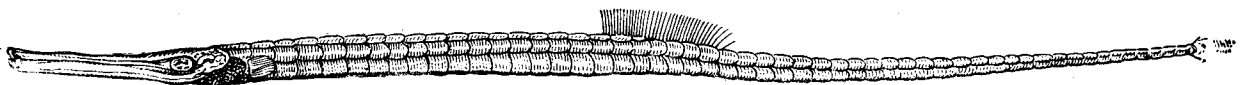


Рис. 159. *Syngnathus albyi* Sauvage, $\times 0,5$; миоцен, Сицилия (Sauvage, 1873)

ОТРЯД LAMPRIDIDA (ALLOTRIOGNATHI)

Теменные кости разделены верхнезатылочной. Орбитосфеноид есть. *Opisthoticum* нет. Затылочный гребень высокий, продолжен далеко вперед. Верхняя челюсть выдвижная. *Supramaxillare* нет. Зубы слабые или отсутствуют. Голова не вооружена шипами. Тазовые кости соединены с коракоидом или с его связкой. Мезокоракоида нет. Позвонки без парапофиз, ребра сидячие. Плавники без колючек. Брюшные, если есть, близ грудных, с 1—17 членистыми лучами. Чешуя тонкая, часто редуцирована, иногда отсутствует. Олигоцен — ныне. В ископаемом состоянии семейства: *Lamprididae* и *Lophotidae*.

СЕМЕЙСТВО LAMPRIDIDAE GILL, 1862

Тело высокое, овальное, сильно сжато с боков. Рот небольшой, конечный; *praemaxillaria* и *maxillaria* выдвижные. Челюсти без зубов. *Supraorbitale* с высоким гребнем. *Posttemporale* вильчатое. Жаберных лучей 6—7. Позвонков 40—50, около половины хвостовых. Спинной и анальный плавники длинные, парные серповидные, грудные с широким горизонтальным основанием. Хвостовой стебель короткий, без киля. Дополнительных плавничков нет. Хвостовой плавник заметно выемчатый. Чешуя циклоидная, мелкая, несколько увеличенная в области груд-

ных плавников. Боковая линия имеется. Миоцен — ныне.

Lampris Retzius, 1799. Тип рода — *Zeus regius* Bonnaterre, 1788; соврем., пелагиаль океанов. Высота тела около 2 раз в длину. Длина головы в полтора раза меньше высоты тела. Рыло короткое. Спинной плавник с высокой лопастью в передней части, из 50—55 лучей, в анальном около 40 лучей. Брюшные с 14—17 лучами. Один вид. Миоцен Калифорнии.

СЕМЕЙСТВО LOPHOTIDAE BLEEKER, 1859

Сходно с *Lamprididae*, но тело удлиненное, спинной плавник очень длинный, начинается у выступа над затылком и простирается до основания хвостового; анальный короткий, парные небольшие, узкие. Позвонков около 80, около 15 хвостовых. Олигоцен — ныне.

Lophotes Giorna, 1805—1809. Тип рода — *L. cepedianus* Cuvier, 1817; соврем., широко распространен. Высота тела 4—5 раз в длину и приблизительно равна длине головы. Спинной плавник без возвышения в передней части, из 150—250 тонких лучей. В анальном 10—20 лучей, в брюшных обычно 5—6. Один вид. Эоцен Закавказья.

Кроме того: *Protolophotus* Walters, 1957, олигоцен Ирана.

ОТРЯД CYPRINODONTIDA (MICROCYPRINI). КАРПОЗУБЫЕ

Рот окаймляют только *praemaxillaria*. Орбитосфеноида и мезокоракоида нет. Есть нижние и верхние ребра, межмышечных косточек нет. Парапофизы сращены с телами позвонков. В плавниках нет колючих лучей. В грудном четыре базальных косточки. Брюшные на брюхе, не более семи лучей. Боковая линия обычно отсутствует. Кости без костных клеток. Олигоцен — ныне. В ископаемом состоянии подотряд *Cyprinodontoidei*.

ПОДОТРИАД CYPRINODONTOIDEI

Нёбные кости слиты с эктоптеригоидами. Метаттеригоида нет. Грудные плавники высоко, их основание вертикально. Положение анального нормальное. Олигоцен — ныне. В ископаемом состоянии одно семейство.

СЕМЕЙСТВО CYPRINODONTIDAE AGASSIZ, 1834

Тело слабо или умеренно удлиненное, в передней части обычно несколько сжатое дорзотрансверсально. Голова широкая, рот небольшой, конечный, верхняя челюсть выступает. *Maxillare* мало подвижное, соединено с *praeorbitale*. Зубы обычно только на челюстях, иногда на сошнике; нёбные без зубов. Жаберная крышка полная, жаберных лучей 4—6. Позвонков 30—50. Ребра на парапофизах. Спинной плавник один, обычно в задней половине тела. Хвостовой округлый или усеченно округлый, иногда слабо выемчатый. Чешуя крупная, циклоидная, покрывает туловище и верхнюю часть головы. Олигоцен — ныне.

Prolebias Sauvage, 1874 (*Ismene* Bogatshov, 1936, nom. praecoc.). Тип рода — *Lebias cephalc-*

tes Agassiz, 1839; олигоцен Франции. Высота тела 3—4 раза в длину, длина головы равна высоте тела или немного больше. Глаза умеренно большие. Зубы на челюстях однорядные, конические, не раздвоенные. Позвонков 32—40. Парапофизы туловищных позвонков очень короткие. Спинной плавник небольшой, с 9—15 лучами, анальный приблизительно против спинного. Брюшные маленькие, хвостовой усеченный или слабо выемчатый. Чешуя крупная, с мелкой параллельной штриховкой (рис. 160).

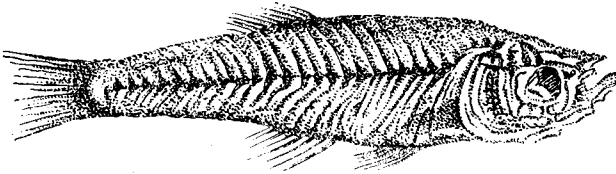


Рис. 160. *Prolebias meyeri* Agassiz, $\times 1$; олигоцен, Германия (Agassiz, 1839)

Около 15 видов. Миоцен Молдавии и Кавказа; олигоцен — миоцен З. Европы.

Pachylebias Woodward, 1901 (*Aelia* Costa, 1860, nom. praecoc.). Тип рода — *Lebias crassicaudus* Agassiz, 1838; в миоцен Италии. Сходен с *Prolebias*, но зубы на челюстях двухвершинные или трехвершинные, спинной плавник впереди вертикали начала анального, позвонков около 30. Около пяти видов. Оligocen Румынии; миоцен Италии, Сицилии и Крита.

Aphanius Nardo, 1827. Тип рода — *A. nanus* Nardo, 1827; соврем., побережье Средиземного моря. Высота тела около 5—7 раз в длину. Позвонков 25—29, лучей в спинном и анальном плавниках 8—13. Первый луч спинного не утолщен. Два вида. Миоцен Киргизии.

Кроме того: *Cyprinodon* Lacépède, 1803, третика Америки, олигоцен Франции; *Carrionellus* White, 1927, третика Эквадора; *Fundulus* Lacépède, 1803, неоген С. Америки; *Gephyrura* Cope, 1891, палеоген С. Америки; *Lithopoeilus* Beaufort, 1934, третика Целебеса; *Parafundulus* Eastman, 1917, неоген и плейстоцен С. Америки; *Proballostomus* Cope, 1891, палеоген С. Америки; *Brachylebias* Priem, 1908, неоген Ирана.

ОТРЯД PERCOPSIDA (SALMOPERCAE)

Теменные кости разделены верхнезатылочной. Затылочный гребень развит лишь в задней части черепа. Рот небольшой, не выдвигной или слабо выдвигной, верхняя челюсть окаймлена почти одними праеатахиллария. Supramaxillare нет. Зубы на челюстях щетинкообразные. Мезокоракоида нет. Заднеключичная кость одна, связана с тазовыми. Позвонки с хорошо развитыми парапофизами. В плавниках колючие лучи. Брюшные плавники за грудными, с 7—8 лучами. Гипуральная пластинка с двумя лопастями, прикрепленными к разным позвонкам. В хво-

стовом плавнике 18—19 главных лучей. Эоцен—ныне. В ископаемом состоянии семейство Arhredoderidae.

СЕМЕЙСТВО ARHREDODERIDAE BONAPARTE, 1846

Зубы на челюстях и небных костях. Жаберных лучей шесть. Позвонков около 30. Анальное отверстие у глотки. Жирового плавника нет, спинной и анальный короткие. *Amphiplaga* Cope, 1877; *Asineops* Cope, 1870; *Erismatopterus* Cope, 1871 и *Trichophanes* Cope, 1872, палеоген С. Америки.

ОТРЯД BERYCIDA. БЕРИКСЫ

Колючие лучи в плавниках есть. Рот окаймляют только праеатахиллария. Орбитосфеноид есть. Мезокоракоида нет. Нижние и верхние ребра есть. Спинной плавник обычно один, реже два. Брюшные близ грудных, с колючкой или без нее и с 3—13 мягкими лучами. В хвостовом 18—19 главных лучей. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии семейства: Polymixiidae, Berycidae, Berycopsidae, Caristiidae, Trachichthyidae, Holocentridae, Dinopterygidae, Monocentrtridae.

СЕМЕЙСТВО POLYMIKIIDAE GILL, 1862

Тело слабо или умеренно удлиненное. Голова сжатая с боков. Теменные кости не покрыты лобными. Затылочный гребень сильный. Носовые кости не сходятся по средней линии. Рот конечный, горизонтальный или немного скошенный. Supramaxillaria два. Зубы на челюстях мелкие, расположены группами или полосами. На подбородке у некоторых два усика. Праеоперкулум зазубрено. Жаберные отверстия широкие, пе-

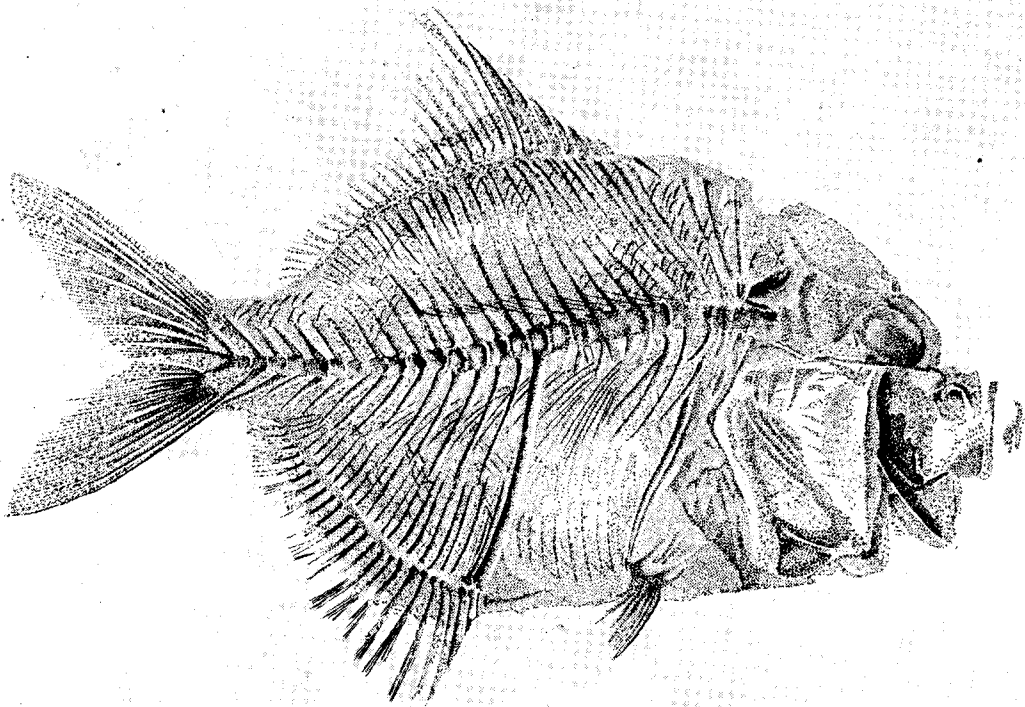


Рис. 161. *Platycormus germanus* (Agassiz), $\times 0,5$; в. мел, Вестфалия (Agassiz, 1837)

репонки не соединены с межжаберным промежуток. Тазовые кости удалены от cleithra. Позвонков 28—34, два последних загнуты вверх. Спинной плавник длинный, с немногими колючими и многочисленными мягкими лучами. В анальном 3—4 колючих луча и 16—30 мягких. Брюшные немного позади грудных, из 7—8 мягких лучей, колючих лучей немного и они очень слабо развиты. В хвостовом 18 главных лучей. Чешуя циклоидная или ктеноидная, мелкая или умеренно крупная. В. мел — ныне.

Omosoma Costa, 1857. Тип рода — *O. sahelal-mae* Costa, 1857; в. мел Ливана. Высота тела 2—3 раза в длину. Длина головы равна высоте тела или несколько меньше. Рот небольшой, немного скошенный. Заднеключичная кость тонкая, длинная, достигает вентрального профиля тела. Позвонков 28—30. В спинном плавнике 4—5 колючих и около 30 мягких лучей, в анальном четыре колючих и не более 25 мягких. Чешуя мелкая, циклоидная, покрывает туловище, голову и основания непарных плавников. Около трех видов. В. мел Ливана.

Platycormus Marck, 1858. Тип рода — *Beryx germanus* Agassiz, 1839; в. мел Вестфалии. Сходен с *Omosoma*, но позвонков около 34, в спинном плавнике семь сильных колючих и 22—26

мягких лучей. Чешуя ктеноидная, умеренно крупная (рис. 161). Около трех видов. В. мел Вестфалии.

?*Pycnostrinx* Heckel, 1849 (*Imogaster* Costa, 1857). Тип рода — *P. russeggeri* Heck., 1849; в. мел Ливана. Как *Omosoma*, но рот большой, спинной плавник с 5—8 колючими и 18—24 мягкими лучами, в анальном 3—4 сильных колючих. Чешуя мелкая, ктеноидная. Около восьми видов. В. мел Ливана.

Кроме того: *Pycnostrinoides* Woodward, 1942; в. мел Ливана.

СЕМЕЙСТВО BERYCOPSIDAE

Тело овальное, слабо удлинённое. Голова большая. Затылочный гребень оканчивается над орбитой. Рот большой, конечный. Supramaxillaria два. Зубы на челюстях мелкие. Suborbitalia узкие, praeorbitale высокое, не перекрывает maxillare. Позвонков 26—30. Спинной плавник длинный, с сильными колючими лучами в передней части. В анальном четыре колючих луча. Брюшные под грудными, с колючими лучами. Кости головы скульптурированы мелкими бороздками. Чешуя ктеноидная. В. мел.

Berycopsis Dixon, 1850. Тип рода — *B. elegans* Dix., 1850; в. мел Англии. Высота тела

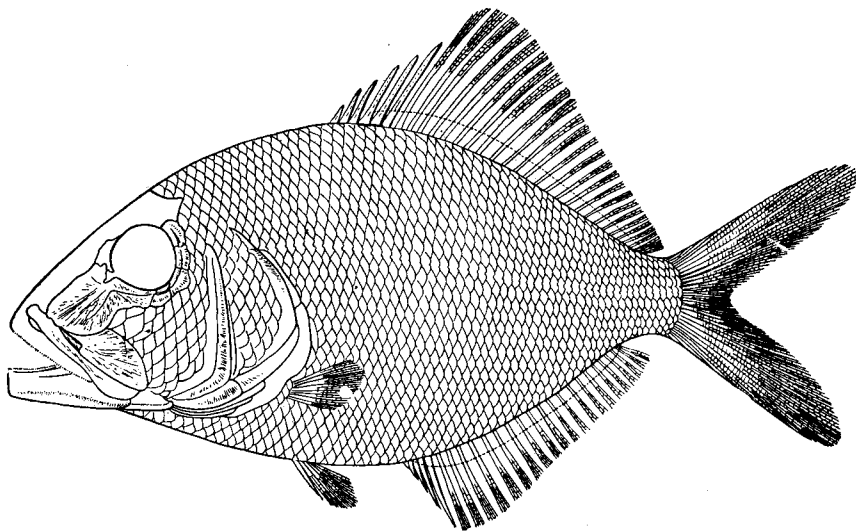


Рис. 162. *Berycopsis elegans* Dixon, $\times 0,3$; в. мел, Англия (Woodward, 1902)

около двух раз в длину. Длина головы приблизительно равна высоте тела. Верхняя челюсть заметно заходит за вертикаль переднего края глаза. Позвонков около 30, 12 туловищных. В спинном плавнике около шести коротких сильных колючек. Начало анального гораздо ближе к основанию брюшных, чем к хвостовому (рис. 162). Около пяти видов. В. мел Европы.

СЕМЕЙСТВО BERYCIDAE
GÜNTHER, 1859

Тело слабо или умеренно удлиненное, сжатое с боков. На голове многочисленные поры и полости. Затылочный гребень хорошо развит, теменные кости не покрыты лобными. Носовые почти сходятся по средней линии. Supramaxillare

одно или два. Maxillare сзади расширено, частично его перекрывает праеorbitale. Зубы на челюстях мелкие, у некоторых небольшие клыки. Мелкие зубы обычно на сошнике и небных. Кости жаберной крышки обычно с шипами. Газовые соединены с cleithra. Жаберных лучей 7—8. Позвонков около 24, из них последние не загнуты вверх. Спинной плавник нерасчлененный, с 2—8, анальный с 2—4 колючими лучами. Брюшные с одним колючим и 7—13 мягкими. Чешуя ктеноидная или циклоидная. В. мел — ныне.

Beryx Cuvier, 1829. Тип рода — *B. decadactylus* Cuvier, 1829; соврем., умеренные и тропические воды океанов. Высота тела 2—3 раза в длину, голова равна высоте тела или немного меньше. Глаза большие. Рот косой, конечный,

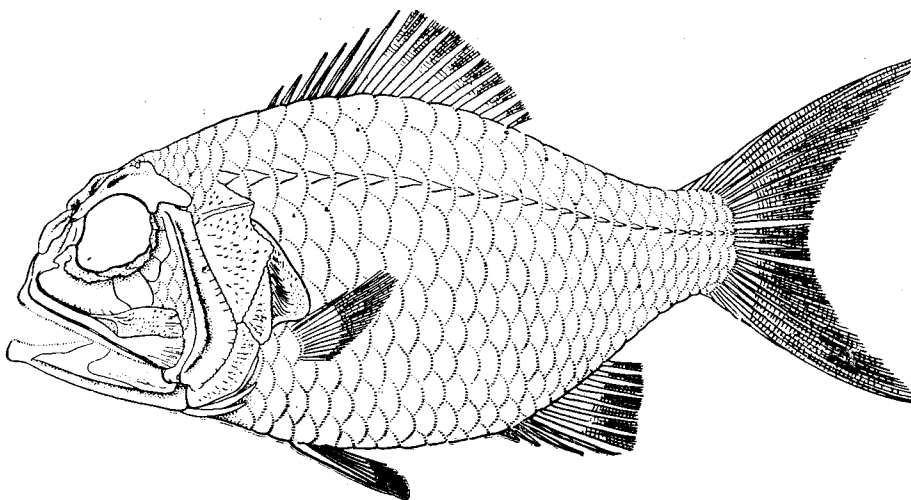


Рис. 163. *Hoplopteryx lewesiensis* Mantell, $\times 0,4$; в. мел, Англия (Woodward, 1902)

верхняя челюсть не заходит за задний край глаза. Мелкие зубы на челюстях, сошнике и нёбных. Оперкулум обычно с шипами, праеоперкулум — с мелкими зубчиками. Позвонков 24, из них 10 туловищных. В спинном плавнике 4—6 колючих лучей. Анальный обычно длиннее спинного, с четырьмя колючими и 26—30 мягкими лучами. Брюшные под грудными или немного позади них, с одним колючим и 7—10 мягкими лучами. Чешуя ктеноидная, умеренно крупная. В ископаемом состоянии несколько видов, родовая принадлежность их не достоверна. В мел окр. Воронежа (?), Франции, Югославии, С. Америки.

Hoplopteryx Agassiz, 1838. Тип рода — *H. antiquus* Ag., 1838; в мел Вестфалии. Высота тела 2—2,5 раза в длину. Длина головы равна высоте. Глаза небольшие или умеренно большие. Верхняя челюсть заходит за задний край глаза,

ее длина больше половины длины головы. На челюстях очень мелкие зубы. Праеоперкулум зазубрено, но без шипов. Позвонков 24, 10 туловищных. Спинной плавник с 5—9 сильными колючками; анальный заметно короче спинного, с 3—5 колючими и 7—10 мягкими лучами. В брюшных один колючий и 7—8 мягких лучей. Чешуя крупная, ктеноидная (рис. 163). Около 10 видов. В мел Украины, З. Европы, Ливана.

?*Platylepis* Rogovitsh, 1870. Тип рода — *P. kioviensis* Rog., 1870; эоцен окр. Киева. Высота тела около 2,5 в длину, длина головы равна высоте тела. Все кости головы с шипами. В спинном плавнике 6—10 сильных колючих лучей, в анальном две колючки, вторая значительно длиннее первой. Хвостовой стебель невысокий. Чешуя крупная, ктеноидная, ромбическая (рис. 164). Два вида. Эоцен окр. Киева.

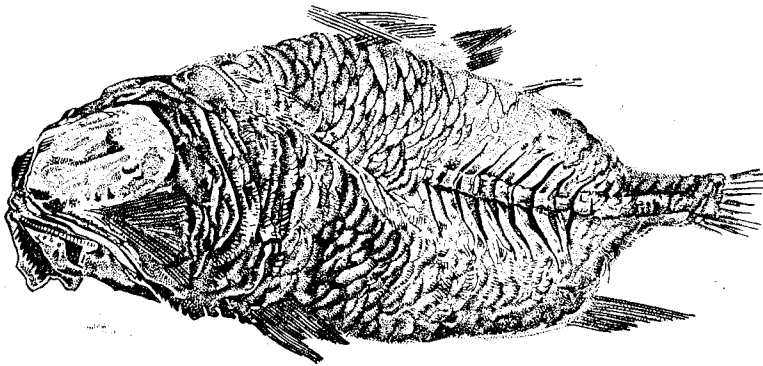


Рис. 164. *Platylepis kioviensis* Rogovitsh, $\times 0,5$; эоцен, окр. Киева (Рогович, 1870)

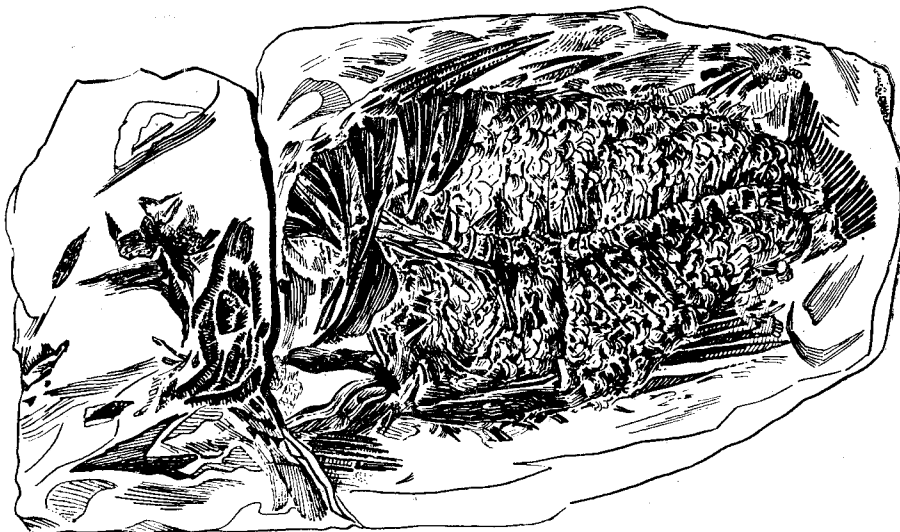


Рис. 165. *Echinocephalus trautvetteri* Rogovitsh, $\times 0,5$; эоцен, окр. Киева (Рогович, 1870)

Echinocephalus Rogovitch, 1870. Тип рода — *E. trautvetteri* Rog., 1870; эоцен окр. Киева. Сходен с *Platylepis*, но шипы на костях головы более развиты, интерапофизы плавников очень сильные и широкие, чешуя мелкая (рис. 165). Один вид.

СЕМЕЙСТВО TRACHICHTHYIDAE
BLEEKER, 1859

Тело овальное, слабо удлиненное. Брюхо сильно сжатое с боков, обычно зазубренное. Голова крупная, теменные кости не покрываются лобными, носовые соединены между собой швом. Maxillare сзади заметно расширено, supra-maxillare одно. Зубы на челюстях мелкие. Praeoraculum с шипами или зазубрено. Подглазничные кости обычно широкие. Жаберных лучей около 7—8. Тазовые кости соединены с cleithra. Позвонков 26—28. Спинной плавник с неглубокой выемкой, колючих лучей 3—7. Анальный заметно короче спинного, с 1—4 колючими лучами. В брюшном один колючий и 6—7 мягких лучей. В. мел — ныне.

Acrogaster Agassiz, 1838 (*Acanthophoria* Kramberger, 1895). Тип рода — *A. parvus* Ag., 1838;

боковой линии несколько увеличена, брюшных килевых чешуй нет (рис. 166). Два вида. В. мел Вестфалии.

Gephyroberyx Boulenger, 1902. Тип рода — *Trachichthys darwini* Johnson, 1866; соврем., В. Атлантика. Позвонков 26, 12 туловищных. Колючих лучей в спинном плавнике девять, в анальном три. Брюшные под или немного впереди грудных. Praeoraculum с сильным шипом. Брюшные килевые чешуи хорошо развиты (табл. X, фиг. 5). Один вид. Оligocen (хадум) Кавказа.

Кроме того: *Hoplostetus* Valenciennes, 1829, олигоцен Германии (отолиты); *Rothwellia* David, 1946, в. мел Калифорнии (чешуя); *Trachichthodes* Gilchrist, 1903, третика Австралии.

СЕМЕЙСТВО HOLOCENTRIDAE
RICHARDSON, 1846

Тело слабо или умеренно удлиненное. Голова с большими слизевыми полостями. Глаза большие. Рот выдвижной, умеренно большой, косой. Maxillare сзади расширено, supra-maxillare одно. Мелкие зубы на челюстях, небных и сошнике. Кости жаберной крышки зазубрены или

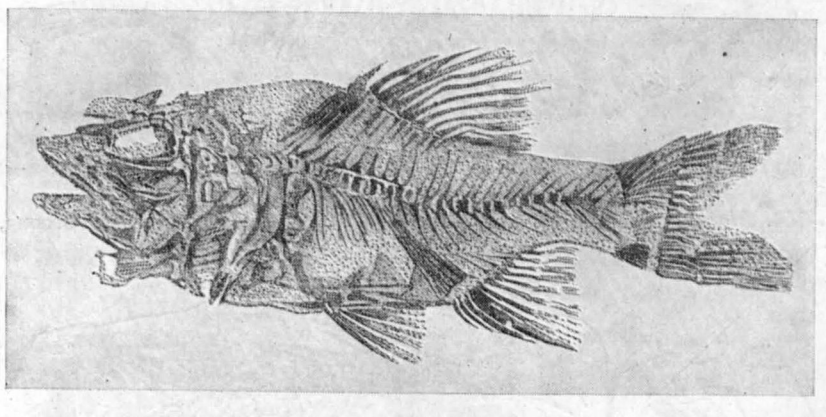


Рис. 166. *Sphenocephalus fissicaudus* Agassiz, $\times 0,5$; в. мел, Вестфалия (Agassiz, 1839)

в. мел Вестфалии. Praeoraculum с несколькими сильными шипами. Позвонков 26, 12 туловищных. В спинном плавнике 3—5 небольших тонких колючек. Чешуя тонкая, циклоидная. Okolo шести видов. В. мел Вестфалии и Ливана.

Sphenocephalus Agassiz, 1838. Тип рода *S. fissicaudus* Ag., 1838; в. мел Вестфалии. Позвонков около 28, туловищных 12. В спинном и анальном плавниках по четыре сильных продольно ребристых колючих луча, брюшные немного позади основания грудных, с одним колючим и семью мягкими лучами. Чешуя вдоль

вооружены шипами. Позвонков около 27. Спинной плавник длинный, разделен глубокой выемкой; в его жесткой части 11—12 сильных колючек. В анальном четыре колючих луча, в брюшных один колючий и 6—7 мягких. Чешуя крупная, ктеноидная. В. мел — ныне.

Holocentrum Gronow, 1763. Тип рода — *Perca adscensionsis* Osbeck, 1765; соврем., Атлантика, тропики. Высота тела около 3 раз в длину. Длина головы равна высоте тела или несколько меньше. Рыло короче диаметра глаза. Верхняя челюсть не достигает вертикали заднего края

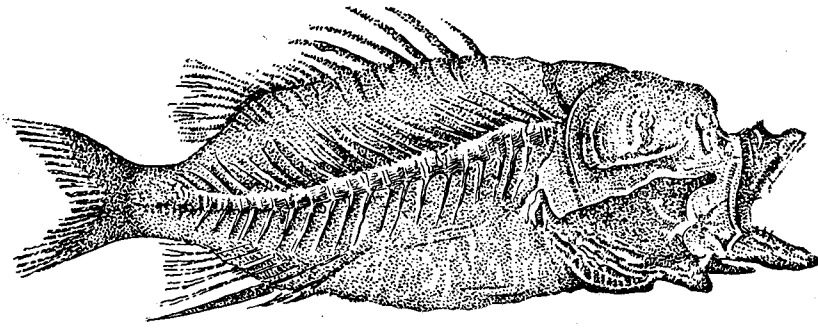


Рис. 167. *Holocentrum pygmaeum* Agassiz, $\times 1$; эоцен, Италия (Agassiz, 1839)

глаза. Праеорегкулум с сильным шипом на углу, орегкулум с шипами. Позвонок 27, 10—11 туловищных. Жесткая часть спинного плавника значительно длиннее мягкой, в которой 11—16 разветвленных лучей. Анальный короткий. Хвостовой стебель невысокий, плавник выемчатый (рис. 167). Около трех видов. Эоцен Италии.

Myripristis Cuvier, 1829. Тип рода — *M. jacobus* Cuv., 1829; соврем., Атлантика. Сходен с *Holocentrum*, но шипа на праеорегкулум нет; анальный плавник несколько длиннее (рис. 168). Около пяти видов. Эоцен Италии; олигоцен Германии и Франции; миоцен Мадейры.

пов, орегкулум треугольное, с плоским шипом в задней части. Чешуя гребенчатая. Один вид.

Homonotus Dixon, 1850. Тип рода — *H. dorsalis* Dix., 1850; в мел Англии. Праеорегкулум зазубрено, без шипа, орегкулум с сильным шипом сзади. Зубы на челюстях мелкие. Спинной плавник с 12 длинными колючими лучами, в анальном четыре сильных колючки. Брюшные под основанием грудных, с одним колючим и шестью мягкими лучами. Чешуя крупная, гребенчатая. Два вида. В. мел Англии.

Кроме того: *Africentrum* White et Moy-Thomas, 1941 (*Microcentrum* Arambourg, 1927, пом.

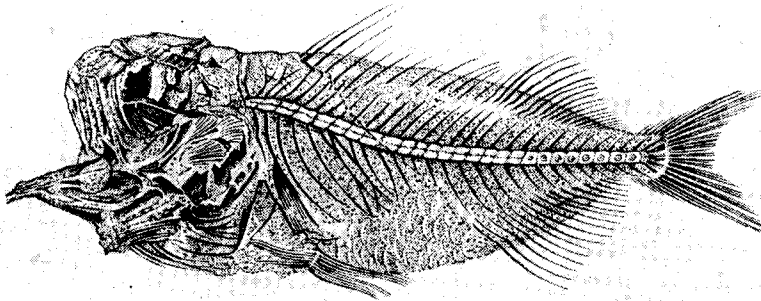


Рис. 168. *Myripristis leptacanthus* Agassiz, $\times 0,7$; эоцен, Италия (Agassiz, 1839)

Trachichthyoides Woodward, 1902. Тип рода — *Tr. ornatus* Woodw., 1902; в мел Англии. Лобная часть черепа уплощена, этмоидная область маленькая, рот небольшой, с мелкими зубами на челюстях. Праеорегкулум зазубрено, без ши-

пая (рис. 167). Около трех видов. Эоцен Италии. (рис. 167). Около трех видов. Эоцен Италии. праеосс.), миоцен Алжира; *Caproberyx* Regan, 1911, мел Англии; *Holocentroides* Paucă, 1931, олигоцен Румынии, *Kansius* Hussakof, в мел С. Америки; *Paraberyx* David, 1946, в мел Калифорнии.

ОТРЯД ZEIDA. СОЛНЕЧНИКИ

В плавниках есть колючие лучи. Рот окаймляют только праемахиллярия. Supramaxillare нет. Posttemporale не вильчатое. Орбитосфеноида нет. Первый позвонок плотно соединен с че-

репом. Нижние и верхние ребра есть. Межмышечных косточек нет. Нет мезокоракоида. Кости без костных клеток. Брюшные плавники близ грудных, с 6—10 лучами. Впереди анального

1—4 шипа. В хвостовом 12—15 главных лучей. Палеоцен — ныне. В ископаемом состоянии семейства Zeidae и Caproidae.

СЕМЕЙСТВО ZEIDAE BONAPARTE, 1831

Тело высокое, короткое. Рот большой, ко-сой. Верхняя челюсть выдвигающаяся. Operculum узкое, праеоперкулум не зазубрено. Жаберных лучей 7—8. Позвонков 31—40. Спинные плавники разделены небольшим промежутком или соприкасаются в основании. Впереди анального 2—4 обособленных шипа. Грудные небольшие, высоко на боках тела. Брюшные под грудными, хорошо развиты, с одним колючим и 5—8 мягкими лучами. Тело голое или покрыто тонкой чешуей. Плиоцен — ныне.

Zeus Linnaeus, 1758. Тип рода — *Z. faber* L., 1758; соврем., В. Атлантика. Тело высокое, сжатое с боков. Голова короткая, её длина меньше высоты тела. Глаза небольшие, расположены высоко. Maxillare заметно расширено в задней части. Мелкие зубы на обеих челюстях и сошнике, нёбные без зубов. Вдоль основания второго спинного и анального плавников ряд небольших костных пластинок. Жесткий спинной заметно короче мягкого, соединяется с ним основанием. Анальный с четырьмя шипами. Около семи видов. Эоцен Закавказья; третика Европы и С. Африки.

Zenopsis Gill, 1862. Тип рода — *Zeus conchifer* Lowe, 1852; соврем., Атлантика. Сходен с *Zeus*, но в анальном плавнике три шипа, костные пластинки по основанию обоих спинных (табл. XIII, фиг. 5). Один вид. Оligocene Кавказа.

Cyttoides Wettstein, 1886. Тип рода — *C. glaronensis* Wet., 1886; олигоцен Швейцарии. Сходен с *Zeus*, но тело более высокое, вдоль основания спинного и анального плавников костных пластинок нет, в спинном 7—9 колючих лучей, в анальном два. Колючий луч брюшного длинный, тонкий. Позвонков около 32, около 13 туловищных. Один вид. Оligocene Швейцарии.

Кроме того: *Palaeocentrotus* Kühne, 1941, палеоцен Дании.

СЕМЕЙСТВО CAPROIDAE LOWE, 1844

Тело высокое. Рот небольшой, нижняя челюсть выступает. Верхняя челюсть выдвигающаяся, праемахилларе с длинным отростком впереди.

Operculum очень узкое, праеоперкулум сзади зазубрено. Жаберных лучей шесть. Позвонков 21—23. Спинные плавники разделены небольшим промежутком. Впереди анального три обособленных шипа. Брюшные с одним сильным колючим и пятью мягкими лучами. Чешуя мелкая, ктеноидная. Оligocene — ныне.

Capros Lacépède, 1803 (*Metaponichthys*, *Proantigonia* Kramberger, 1882; *Glyphisoma* Cosmovitchi, 1887). Тип рода — *Zeus aper* Linnaeus, 1758, соврем., В. Атлантика. Высота тела около 2 раз в длину. Глаза большие. Предглазничное расстояние больше заглазничного. Мелкие зубы на челюстях и сошнике, нёбные без них. Вдоль спинного и анального плавников костных пластинок нет. Жесткий спинной не короче мягкого. Перед анальным три небольших шипа, приблизительно равной длины. Чешуя мелкая, округлая (рис. 169; табл. XI, фиг. 5). Около пяти видов. Оligocene Кавказа и Карпат; в миоцен Алжира.

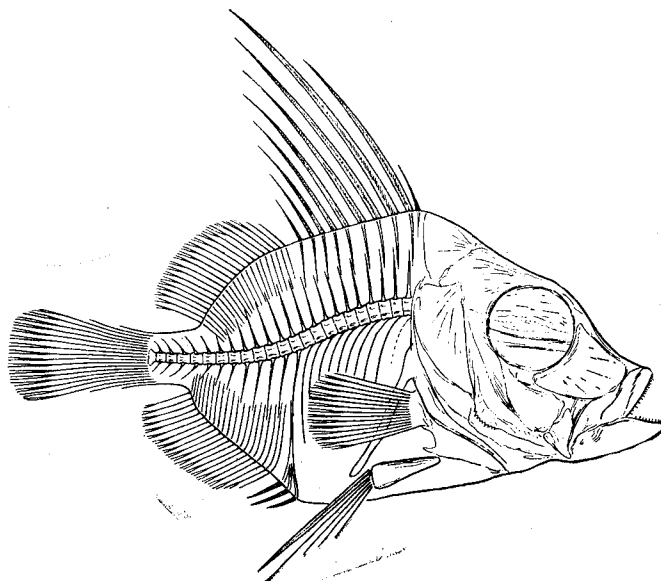


Рис. 169. *Capros radobojanus* (Kramberger), $\times 1$; олигоцен, Предкарпатье (Данильченко, 1960)

Caprovesposus Daniltshenko, 1960. Тип рода — *C. parvus* Dan., 1960; олигоцен Кавказа. Сходен с *Capros*, но рот маленький, сильно скошенный, кораконд большой, жесткая часть спинного плавника короче мягкой, чешуя в виде узких вертикальных пластинок. Позвонков 22 (табл. XI, фиг. 2). Один вид.

ОТРЯД MUGILIDA (PERCESOCES). КЕФАЛЕОБРАЗНЫЕ

Жесткие лучи в плавниках есть. Рот окаймляют только праепахиллаги. Жаберная крышка без шипов. Есть нижние и верхние ребра, межмышечных косточек нет. Нет мезокоракоида. Брюшные плавники позади грудных, на брюхе, из одного жесткого и пяти мягких лучей. Тазовые кости соединены связкой с грудным поясом. Два спинных плавника, обычно разделенных значительным промежутком. Чешуя циклоидная или ктеноидная. Эоцен — ныне. Подотряды *Sphyrænoidei* и *Mugiloidei*.

ПОДОТРЯД MUGILOIDEI. КЕФАЛЕВИДНЫЕ

Зубы обычно мелкие, не сидят в глубоких лунках. *Supraopaxillare* нет. Боковой линии нет или она рудиментарна. Грудные плавники обычно высоко. Третья и четвертая верхнеглоточные кости с каждой стороны сращены. Туловищные позвонки с парапофизами. Эоцен — ныне. Семейства *Mugilidae* и *Atherinidae*.

СЕМЕЙСТВО MUGILIDAE CUVIER, 1829. КЕФАЛИ

Тело умеренно удлинненное. Голова короткая, рот небольшой, конечный. Челюсти беззубые или с очень мелкими щетинковидными зубами. *Præopaxillare* выдвигаемое. Жаберных лучей 5—6. Позвонков 24—26. Спинные плавники разделены значительным промежутком, первый — из четырех эластичных шипов, его основание короче, чем у второго. Тазовые кости соединены связкой с *postcleithra*. Чешуя крупная, циклоидная. Оligоцен — ныне.

Mugil Linnaeus, 1758. Тип рода — *M. cephalus* L., 1758; соврем., Атлантический, Тихий и Индийский океаны. Тело слабо сжатое с боков. Глаза умеренно большие, обычно с хорошо развитым жировым веком. *Maxillare* не достигает вертикали переднего края глаза. Очень мелкие зубы в виде гибких ресничек на челюстях в один или несколько рядов, сошник и небные без зубов. Ротовая щель поперечная, ее ширина больше длины. Край нижней челюсти приострен. Анальный плавник с тремя жесткими лучами. Грудные хорошо развиты (табл. VIII, фиг. 4). Около 10 видов. Неоген Кавказа и Молдавии; третика З. Европы; миоцен Алжира.

СЕМЕЙСТВО ATHERINIDAE RISSO, 1836. АТЕРИНКИ

Тело умеренно удлинненное. Рот умеренно большой, косой, конечный. Зубы на челюстях мелкие. *Præopaxillare* не выдвигаемое. Жаберных лучей 5—6. Позвонков 31—60. Спинные плавники разделены промежутком, первый из 3—9 эластичных шипов. Тазовые кости соединены связкой с *cleithra*. Чешуя средняя или мелкая, циклоидная, реже ктеноидная. Эоцен — ныне.

Atherina Linnaeus, 1758. Тип рода — *A. hepsetus* L., 1758; соврем., В. Атлантика. Тело слабо сжатое с боков, почти цилиндрическое, брюхо округлое. Рыло короткое. Глаза умеренно большие. *Maxillare* обычно не достигает вертикали переднего края глаза. Нижняя челюсть узкая, слабая. Мелкие конические зубы на челюстях, сошнике и небных. Позвонков 43—56. Чешуя средних размеров, частично покрывает голову. Жестких лучей в первом спинном плавнике 5—9; мягкий второй спинной против анального. Грудные короткие. Чешуя крупная. Около шести видов. Миоцен Молдавии и Кавказа; третика З. Европы.

Rhamphognathus Agassiz, 1844 (*Mesogaster* Agassiz, 1844). Тип рода — *Rh. paralepoides* Ag., 1844; эоцен Италии. Сходен с *Atherina*, отличаюсь удлиненным рылом и сравнительно мелкой чешуей. Позвонков 40—46. Два вида. Эоцен Италии.

Кроме того: *Prosphyræna* Раусă, 1935, миоцен Румынии.

ПОДОТРЯД SPHYRAENOIDEI. МОРСКИЕ ЩУКИ

Зубы сильные, в глубоких лунках. *Supraopaxillare* есть. Боковая линия хорошо развита. Грудные плавники сравнительно низко. Третья и четвертая верхнеглоточные кости разделены. Передние позвонки без парапофизов. Эоцен — ныне.

СЕМЕЙСТВО SPHYRAENIDAE BONAPARTE, 1831

Тело удлинненное. Рот большой, челюсти с сильными клыковидными зубами. Жаберные отверстия широкие, свободные от межжаберного промежутка, семь лучей. Первый спинной плавник над брюшными, из пяти сильных шипов. Чешуя мелкая, циклоидная, покрывает жаберную крышку и щеки. Позвонков 24. Эоцен — ныне.



Рис. 170. *Sphyraena bolcensis* Agassiz, $\times 0,2$; эоцен, Италия (Agassiz, 1843)

Sphyraena Röse, 1793. Тип рода — *Esox sphyraena* Linnaeus, 1758; соврем., Атлантика. Голова длинная, рыло вытянутое, заостренное. Нижняя челюсть заметно выступает вперед. Praemaxillare и dentale с одним рядом сильных зубов, передние клыковидные. Крупные зубы на небных, сошник без зубов. Передние ребра

сидячие, задние прикреплены к сильным парапофизам. Расстояние между первым и вторым спинными плавниками меньше, чем длина основания каждого из них (рис. 170). Около 20 видов. Третика Европы, С. Америки и Африки. *S. amici* Agassiz (в. мел Ливана; ? эоцен окр. Киева) к этому роду не относится.

ОТРЯД PERCIDA (ACANTHOPTERYGII). ОКУНЕОБРАЗНЫЕ

Плавники обычно с колючими лучами. Рот окаймляют праемахиллярия. Орбитосфеноида нет. Нижние и верхние рёбра есть, межмышкульных косточек обычно нет. Первые позвонки свободные, кости без костных клеток. Мезокоракоида нет. Posttemporale обычно вильчатое. Брюшные плавники близ грудных, с шестью или менее лучами. В хвостовом не более 17 главных лучей. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии подотряды: Percoidei, Blennioidei, Ophidioidi, Ammodytoidei, Callionymoidei, Siganoidei, Acanthuroidei, Trichiuroidei, Scombroidei, Stromatoidei, Ramphosoidei, Gobioidi, Cottoidei, Anabantoidi.

ПОДОТРЯД PERCOIDEI. ОКУНЕВИДНЫЕ

Праемахиллярия обычно выдвигаемые, не соединены плотно с махиллярия. Вторая подглазничная кость не соединена с праеоперкулум. Nasalia не соединены швом с frontalia. Мезэмоид соприкасается с сошником, не образует межглазничной перегородки. Epiotica не соприкасаются над supraorbitale. Крылья парасфеноида не соприкасаются с нисходящими крыльями лобных костей. Плавательный пузырь не охватывается ребрами. Непарные плавники обычно с колючими лучами. Спинных обычно два. Брюшные с одним колючим и пятью мягкими лучами, не преобразованы в присасывательный диск. Тазовые кости прикреплены к cleithra. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии семейства: Serranidae, Centropomidae, Priacanthidae, Arogonidae, Percidae, Carangidae, Menidae, Bramidae, Centrarchidae, Pomatomidae, Lutianidae, Leiognathidae, Pomadasyidae, Sciaenidae, Spa-

ridae, Maenidae, Psettidae, Toxotidae, Ehippidae, Scatophagidae, Chaetodontidae, Cichlidae, Cepolidae, Embiotidae, Pomacentridae, Labridae, Scaridae, Trachinidae, Leptoscopidae, Chiasmodontidae, Duleidae, Tetraponidae, Sillaginidae, Latilidae, Lactariidae, Girophaenidae, Ioscionidae, Uranoscopidae, Champsodontidae.

СЕМЕЙСТВО SERRANIDAE RICHARDSON, 1846. МОРСКИЕ ОКУНИ

Тело умеренно удлиненное, немного сжатое с боков. Рот большой, махиллярия сзади расширена. Праеоперкулум зазубрено, оперкулум с одним, двумя или тремя плоскими шипами, направленными назад. Жаберных лучей 5—8. Вторая подглазничная косточка снабжена пластинкой, поддерживающей глазное яблоко. Позвонков 24—35. Передние позвонки без парапофиз. Спинные плавники слиты или разделены небольшим промежутком, анальный обычно с тремя колючими лучами. Брюшные под грудными, с одним колючим и пятью мягкими лучами. Чешуя мелкая или средних размеров, обычно ктеноидная. Эоцен — ныне.

Serranus Cuvier, 1817. Тип рода — *Perca gigas* Brünnich, 1768; соврем., Атлантика. Высота тела около $\frac{1}{3}$ его длины. Длина головы несколько больше высоты тела. Рот большой, верхняя челюсть заходит за вертикаль переднего края глаза, нижняя выступает. Мелкие зубы на челюстях, сошнике и небных. Supramaxillare есть. Праеоперкулум сзади зазубрено, без сильного шипа. Оперкулум с двумя или тремя плоскими шипами. Позвонков 24 (10 + 14). Ребра тонкие, отклонены назад. Длина туловищной части позвоночника несколько меньше хвостовой. Спинные плавники слиты, в жестком около 10—

14 лучей. Брюшные тесно сближены. Хвостовой стебель высокий. Чешуя мелкая, ктеноидная (рис. 171; табл. VII, фиг. 2). Около 15 видов. Оligоцен Кавказа и Предкарпатъя; третика 3. Европы.

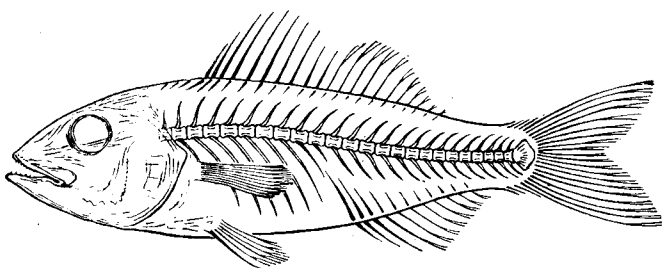


Рис 171. *Serranus budensis* (Heckel), $\times 1$; олигоцен, Предкарпатъе (Данильченко, 1960)

Morone Mitchell, 1814 (*Labrax* Cuvier et Valenciennes, 1828, *Platacanthus* Fischer, 1850). Тип рода — *Perca labrax* Linnaeus, 1758; соврем., Атлантика. Высота тела около 3—4 раз в длину. Длина головы немного больше высоты тела. Верхняя челюсть доходит до вертикали середины глаза. Supramaxillare нет. Мелкие зубы на челюстях, сошники и нёбных. Праеорескулум зазубрено сзади, по нижнему краю могут быть крупные шипы. Орескулум с двумя плоскими шипами. Жаберных лучей семь. Позвонков 25, 13 хвостовых. Спинные плавники разделены небольшим промежутком или соприкасаются в основании. В первом спинном 8—10 колючих лучей. Грудные несколько приострены, верхний их луч самый длинный. Брюшные немного позади грудных, с сильным колючим лучом. Чешуя умеренно крупная. Около 15 видов. Миоцен Кавказа; эоцен — миоцен 3. Европы.

Smerdis Agassiz, 1833. Тип рода — *Perca minuta* Blainville, 1818; олигоцен Франции. Сходен с *Serranus*, но праеорескулум изогнуто более округло и его задний край вооружен более

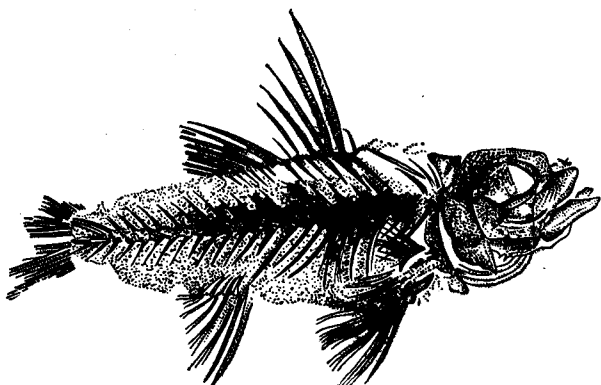


Рис. 172. *Smerdis minutus* (Blainville), $\times 1$; олигоцен, Франция (Agassiz, 1836)

мелкими зубчиками, в жестком спинном плавнике около 7—9 колючих лучей (рис. 172). Около 15 видов. Оligоцен — миоцен Европы.

Properca Sauvage, 1880. Тип рода — *Perca beaumonti* Agassiz, 1834; олигоцен Франции. Сходен с *Serranus*, но позвонков 36—40, хвостовых 16—18; первый спинной плавник с 9—12 колючими лучами, длина его основания значительно больше длины второго, чешуя крупная или умеренно крупная. Около пяти видов. Оligоцен — миоцен 3. Европы.

Кроме того: *Amphiperca* Weitzel, 1933, эоцен Германии; *Blabe* White, 1936, эоцен Египта; *Eoserranus* Woodward, третика Индии; *Epinephelus* Bloch, 1793, миоцен Алжира; *Maccullochella* Whitley, 1929, плиоцен Австралии; *Paraperca* Sauvage, 1875, олигоцен Франции; *Percales* Ramsay et Ogilby, 1887, олигоцен Австралии; *Percichthys* Girard, 1854, эоцен 3. Европы и Патагонии; *Protanthias* David, 1943, миоцен Калифорнии; *Anthias* Bloch, 1793, миоцен 3. Европы; *Avitolabrax* Takai, 1942, миоцен Японии; *Centropristes* Cuvier, 1829, олигоцен — миоцен Германии; *Paramorone* David, 1946, палеоген Калифорнии; *Phosphichthys* Agambourg, 1952, эоцен С. Африки; *Siniperca* Gill, 1863, плиоцен Китая.

СЕМЕЙСТВО CENTROPOMIDAE POEY, 1865

Тело умеренно удлиненное. Праеорескулум сзади зазубрено, с одним или двумя сильными шипами. Орескулум без шипов или с одним слабым. Suboresculum заметно удлинено. Праеорескулум зазубрено. Жаберных лучей семь. Позвонков 24—25. В остальном сходны с Serranidae. Палеоген — ныне.

Prolates Priem, 1899 (*Pseudolates* Priem, 1898, пом. праеосс.). Тип рода — *Lates heberti* Gervais, 1852; в. мел Франции. Высота тела около 2,5 раза в длину. Длина головы немного меньше высоты тела. Рот умеренно большой, сочленение нижней челюсти против середины глаза. Вертикальная ветвь праеорескулум с мелкими зубчиками, горизонтальная с большими тонкими шипами. Орескулум с одним плоским шипом. Позвонков 24—25, хвостовых 14—15. Спинные плавники соединяются, образуя лишь неглубокую выемку, в переднем 8—9 колючих лучей. В анальном три сильных колючки и около семи мягких лучей. Хвостовой округлый. Чешуя мелкая, ктеноидная. Боковая линия полого изогнута. Один вид.

Lates Cuvier et Valenciennes, 1828. Тип рода — *Holocentrum calcarifer* Bloch, 1790; соврем., Атлантика. Высота тела 3—4 раза в длину. Длина головы равна или немного больше

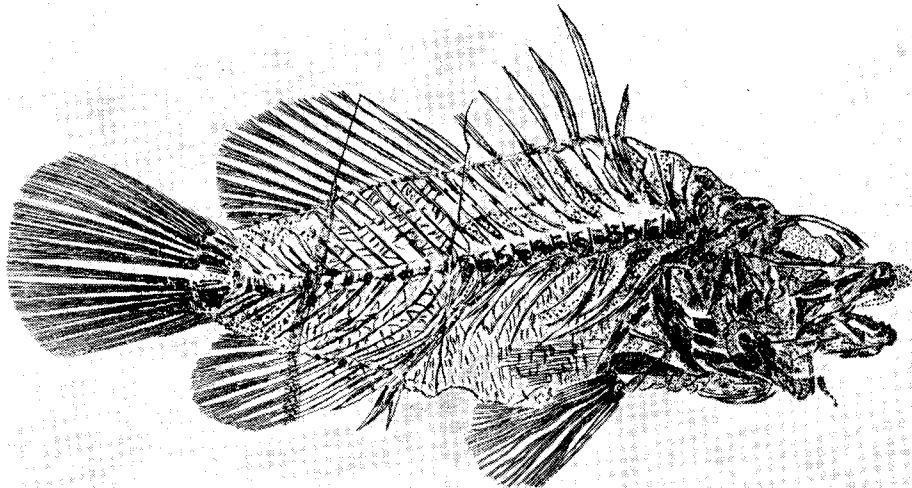


Рис. 173. *Lates gracilis* Agassiz, $\times 0,5$; эоцен, Италия (Agassiz, 1834)

высоты тела. Рот большой, верхняя челюсть выдвижная. Мелкие зубы на челюстях, сошнике и небных. Праеорескулум зазубрено, с сильным шипом на углу и несколькими более мелкими на горизонтальной ветви. Орескулум с одним небольшим плоским шипом. Позвонков 25, хвостовых 13. Спинные плавники соприкасаются основаниями, в первом 7—8 колючих лучей. Анальный небольшой, с тремя колючими и 8—9 мягкими лучами. Хвостовой округлый или слегка выемчатый. Чешуя крупная или умеренно крупная. Боковая линия полная, переходит на хвостовой плавник (рис. 173). Около семи видов. Миоцен Кавказа, эоцен окр. Киева, эоцен—миоцен З. Европы.

Cyclopoma Agassiz, 1833. Тип рода — *C. gigas* Ag., 1833; в эоцен, Монте-Болка, С. Италия. Сходен с *Lates*, но без большого шипа на углу праеорескулум, шипы горизонтальной ветви сильные, направлены вперед. Два вида. Эоцен Италии.

Кроме того: *Centropomus* Lacépède, 1802, палеоген Европы; *Platylates* Storms, 1887, олигоцен Бельгии; *Psammoperca* Richardson, 1848, палеоген Европы.

СЕМЕЙСТВО PRIACANTHIDAE GILL, 1872

Тело овальное, сильно сжато с боков. Голова высокая. Глаза очень большие, диаметром до $\frac{1}{2}$ длины головы. Рот большой, очень скошен, нижняя челюсть выступает. Мелкие зубы на челюстях, сошнике и небных. Язык без зубов. Праемахиллаге выдвижное. Supramaxillare нет. Праеорескулум сзади зазубрено. Орескулум

очень узкое. Жаберных лучей шесть. Позвонков 22—23. Спинные плавники слитные, анальный с тремя колючими лучами. Грудные небольшие, брюшные на горле. Чешуя мелкая, ктеноидная. Олигоцен — ныне.

Priacanthus Oken, 1817 (*Apostasis* Kramberger, 1891). Тип рода — *Anthias macropthalmus* Bloch, 1792; соврем., Атлантический, Индийский и Тихий океаны. Тело овально-удлиненное, его высота меньше половины длины. Высота головы меньше длины. Maxillare сильно расширено в задней части, заходит за передний край глаза. Нижняя челюсть немного выдается вперед. На oresculum 1—2 плоских шипа. Праеорескулум с сильным плоским шипом на заднем углу. Чешуя очень мелкая, с полоской мелких зубчиков по краю, 80—100 поперечных рядов. Спинной и анальный плавники по 11—15 мягких лучей (табл. VII, фиг. 4). Около пяти видов. Олигоцен—миоцен Кавказа и Карпат; н. олигоцен Швейцарии.

Pristigenys Agassiz, 1839. Тип рода — *P. macropthalmus* Ag., 1839; эоцен Италии. Тело высокое, его высота около половины длины. Высота головы больше ее длины. Maxillare сильно расширено в задней части, нижняя челюсть заметно выдается. Орескулум без шипов. Праеорескулум сзади мелко зазубрено, без сильного шипа. Чешуя очень мелкая близ спинного и брюшного края, более крупная на середине тела, без полоски мелких зубчиков на крае; в боковой линии около 50 чешуй. В спинном и анальном плавниках по 9—12 мягких лучей (рис. 174). Два вида. Олигоцен Кавказа и Карпат; эоцен Италии.

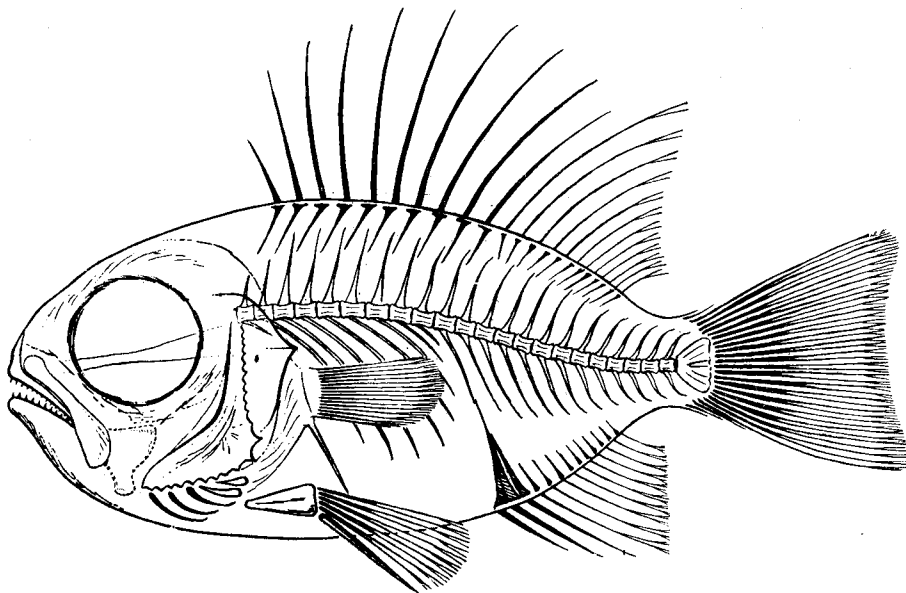


Рис. 174. *Pristigenys spinosus* (Blainville), $\times 1$; олигоцен, Кавказ (колл. Палеонтол. ин-та)

**СЕМЕЙСТВО PERCIDAE BONAPARTE,
1831. ОКУНЕВЫЕ**

Тело умеренно удлинненное. Жаберные перепонки свободны от межжаберного промежутка. Ргаеорегсulum сзади зазубрено или с небольшими шипами. Мелкие зубы на челюстях и, обычно, на сошнике и нёбных; у некоторых на челюстях клыки. Верхняя челюсть не выдвигаемая или слабо выдвигаемая. Вторая подглазничная кость без пластинки, поддерживающей глазное яблоко. Глоточные кости разделены. Жаберных лучей 6—8. Позвонков 25—48. В анальном плавнике 1—2 колючих луча, брюшные под или немного позади грудных, с одним колючим и пятью мягкими лучами, без аксиллярной пластинки. Чешуя ктеноидная. В. мел — ныне.

Pateroperca Woodward, 1942. Тип рода — *P. libanica* Woodw., 1942; в. мел Ливана. Высота тела 3—3,5 раза в длину его. Голова большая, рот конечный, косой. Жаберная крышка широкая. Позвонков около 32, хвостовых 16.

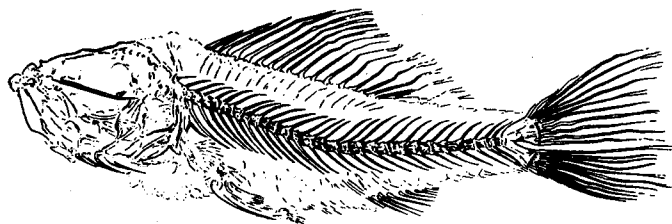


Рис. 175. *Pateroperca libanica* Woodward, $\times 0,5$; в. мел, Ливан (Woodward, 1942)

Ребра короткие, сильные, несколько отклонены назад. Спинной плавник непрерывный, с тремя колючими и 16—18 мягкими лучами. Анальный короткий. Брюшные заметно позади грудных. Чешуя циклоидная (рис. 175). Один вид.

Mioplosus Cope, 1877. Тип рода — *M. labracoides* Cope, 1877; эоцен США. Высота тела около 4 раз в длину и равна длине головы. Сочленение нижней челюсти под задним краем глаза. Зубы на челюстях мелкие, в один ряд. Вертикальная ветвь ргаеорегсulum гладкая, горизонтальная зазубрена. Регсulum округлое, без шипов. Позвонков около 25, хвостовых 14—15. Спинные плавники разделены заметным промежутком, в первом около девяти колючих лучей, анальный с двумя колючими и 10—14 мягкими лучами. Хвостовой слегка выемчатый. Чешуя ктеноидная. Около пяти видов. Эоцен Америки.

Propercarina Раусă, 1929. Тип рода — *P. rebeli* Раусă, 1929; олигоцен Румынии. Высота тела 4—5 раз в длину. Спинной и брюшной профили в передней части почти параллельны. Длина головы заметно больше высоты тела. Верхняя челюсть заходит за вертикаль переднего края глаза. Зубы на челюстях сильные. Ргаеорегсulum сзади мелко зазубрено. Позвонков около 35, около 20 хвостовых. Ребра очень тонкие и длинные. Спинные плавники разделены большим промежутком, равным длине 6—7 позвонков, первый короткий, с 6—7 колючими лучами, второй более длинный, с 23—30 мягкими лучами. В анальном два колючих и около 25 мягких лучей. Брюшные под грудными, длиннее

их. Хвостовой глубоко выемчатый. Чешуя мелкая, ктеноидная. Боковая линия полная (рис. 176). Два вида. Оligocen Карпат.

Paralates Sauvage, 1883. Тип рода — *P. blei-*

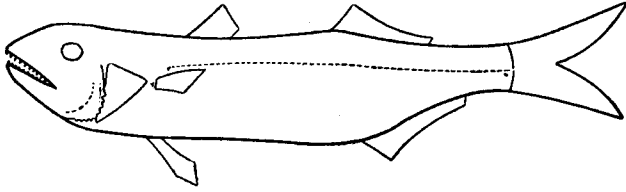


Рис. 176. *Propercarina pietschmanni* Paucá, $\times 0,5$; олигоцен, Румыния (Paucá, 1934)

cheri Sauv., 1883; олигоцен Франции. Сходен с *Propercarina*, отличаясь наличием шипов на горизонтальной ветви праеорепскулум, более мелкими зубами на челюстях и меньшим расстоянием между спинными плавниками. Позвонков около 30. Один вид. Оligocen Франции.

Leobergia Schtylko, 1934. Тип рода — *L. sibirica* Scht., 1934; плиоцен Сибири. Высота тела около 4 раз в длине. Орепскулум треугольное. Позвонков около 42, около 23 хвостовых. Спинные плавники разделены небольшим промежутком; в первом около 12 колючих лучей. Анальный выдвинут вперед — расстояние от основания грудных до начала основания анального покрова равно расстоянию от конца его до конца чешуйного покрова. Брюшные под грудными. Боковая линия хорошо выражена. Чешуя средних размеров, около 80 поперечных рядов (рис. 177). Один вид.

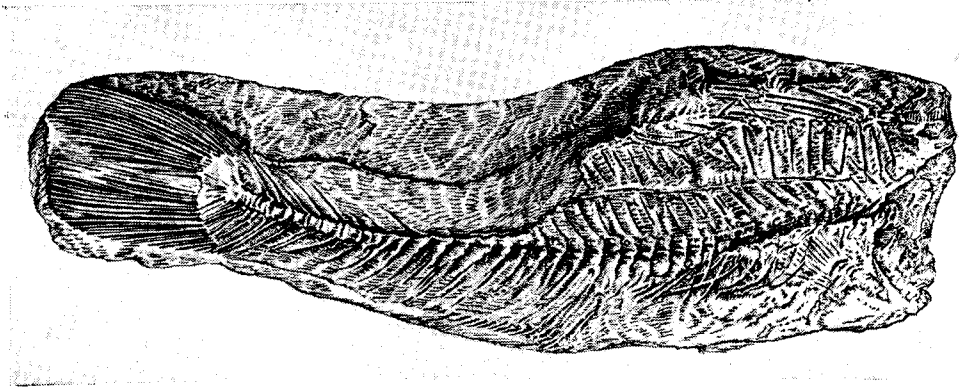


Рис. 177. *Leobergia sibirica* Schtylko, $\times 0,5$; плиоцен, З. Сибирь (Штылько, 1934)

Acerina Cuvier, 1817. Тип рода — *Perca cer-*
na Linnaeus, 1758; соврем., Европа, С. Азия. Высота тела 4—5 раз в длине. Голова голая, на ней большие полости чувствительных органов. Рот небольшой, слабо выдвигающийся.

на челюстях мелкие, клыков нет. На сошнике и небных зубов мало или отсутствуют. Maxillare покрыто предглазничной костью. Орепскулум заканчивается сзади шипом. Праеорепскулум с небольшими шипами, из них нижние направлены вперед. Позвонков 33—38. Спинные плавники слитые, нерасчлененные, жесткая часть плавника в 2—3 раза длиннее мягкой. В анальном два колючих и 5—7 мягких лучей. Брюшные с сильной колючкой. Неоген Сибири? Один вид.

Perca Linnaeus, 1758. Тип рода — *P. fluviatilis* L., 1758; соврем., Европа, С. Азия. Высота тела 3—4 раза в длине. Длина головы равна или больше высоты тела. Верхняя челюсть выдвигающаяся. Maxillare сзади сильно расширено, заходит за вертикаль середины глаза. Мелкие многорядные зубы на челюстях, сошнике и небных. Клыков нет. Праеорепскулум сзади зазубрено, нижний край с крючковатыми шипами. Орепскулум с одним плоским шипом. Жаберных лучей семь. Позвонков 36—43. Спинные плавники соединены в основании или разделены небольшим промежутком, первый длинный, с 12—17 колючими лучами. Анальный короткий, с двумя колючими и 7—10 мягкими лучами. Хвостовой с заметной выемкой. Чешуя мелкая, ктеноидная. Боковая линия полная, не переходит на хвост. Несколько видов. Плиоцен Сибири и З. Европы. *Perca ignota* Smirnov, 1933, см. *Larimus*.

Percarina Nordman, 1840. Тип рода — *P. demidoffi* Nordm., 1840; соврем., Азовское море, лиманы Буга, Днестра и Днепра. Сходен с *Perca*, но шипы на праеорепскулум более сильные,

нижние направлены вперед, позвонков 33—35, в первом спинном плавнике 8—9 колючих лучей. Один вид. Плиоцен юга СССР. *P. pulchra* и *P. oligocenica* Smirnov, 1936 к этому роду не относятся (последний вид см. *Lednevia*).

Кроме того: *Cristigerina* Leriche, 1905, эоцен Бельгии; *Sparosoma* Sauvage, 1883 (*Rhamnubia* Whitley, 1951), олигоцен Франции; *Antracoperca* Voigt, 1934, эоцен Германии; *Lucio-perca* Cuvier, 1817, плиоцен Болгарии; *Podocys* Agassiz, 1838—39, олигоцен Швейцарии.

СЕМЕЙСТВО CARANGIDAE RAFINESQUE, 1815. СТАВРИДЫ

Тело умеренно удлинненное, сжатое с боков. Жаберные отверстия широкие. Оперculum гладкое, праеоперculum у взрослых не зазубрено, у молоди с несколькими слабыми шипами. Жаберных лучей обычно семь. Зубы на челюстях мелкие. Позвонков 20—27. Спинные плавники соприкасаются при основании или разделены маленьким промежутком, второй значительно длиннее первого. Впереди анального обычно два обособленных колючих луча, брюшные под грудными. Тело голое или покрыто тонкой чешуей, у некоторых мелкими шипиками. Боковая линия у многих с костными пластинками. Хвостовой плавник глубоко вырезанный. Эоцен — ныне.

Caranx Lacépède, 1802 (*Parequula* Sauvage, 1880). Тип рода — *Scomber hippos* Linnaeus, 1766; соврем., тропические моря. Тело овально-удлинненное, сильно сжатое с боков. Длина головы около $\frac{1}{3}$ длины тела. Рот умеренно большой. Зубы на челюстях мелкие. Maxillare расширено в задней части. Supramaxillare есть. Позвонков 22—24, хвостовых 12—14. Первый спинной плавник короткий, из 5—8 тонких колючек, во втором более 20 разветвленных лучей. Анальный против второго спинного и равен ему по длине, два передних колючих луча хорошо развиты и отделены от остальных заметным

XII, фиг. 1). Около 15 видов. Олигоцен — миоцен Кавказа; эоцен — миоцен З. Европы.

Archaeus Agassiz, 1844 (*Archaeoides* Rath, 1859). Тип рода — *A. glarisianus* Ag., 1844; олигоцен Швейцарии. Сходен с *Caranx*, но костных пластинок вдоль боковой линии нет, позвонков 20—22, хвостовых 10—12. Один вид. Олигоцен Кавказа и Швейцарии.

Carangopsis Agassiz, 1844. Тип рода — *C. latior* Ag., 1844; эоцен Италии. Сходен с *Caranx*, но зубы на челюстях крупные, костных пластинок вдоль боковой линии нет, анальный плавник короче второго спинного, передние колючие лучи его не отделены от остальных (рис. 178). Около трех видов. Эоцен Италии.

Decapterus Bleeker, 1851. Тип рода — *Caranx kurra* Cuvier et Valenciennes, 1833; соврем., Атлантика. Высота тела 4—5 раз в длину. Длина головы равна высоте тела или несколько больше. Рот умеренно большой, верхняя челюсть не доходит до вертикали середины глаза. Праемахилларе выдвигаемое, maxillare сзади расширено, supramaxillare есть. Зубы на челюстях мелкие. Позвонков 24, хвостовых 14. Спинные плавники соприкасаются основаниями. Анальный немного короче второго спинного, впереди него два сильных обособленных шипа. На хвостовом стебле два дополнительных плавника. Боковая линия в задней части тела с крупными костными пластинками. Два вида. Миоцен Калифорнии и Ливана.

Trachurus Rafinesque, 1810. Тип рода — *Scomber trachurus* Linnaeus, 1758; соврем., Атлантика. Сходен с *Decapterus*, но дополнительных плавников нет, чешуя мелкая, боковая линия покрыта костными пластинками. Один вид. Миоцен Ливана, ? Кавказа

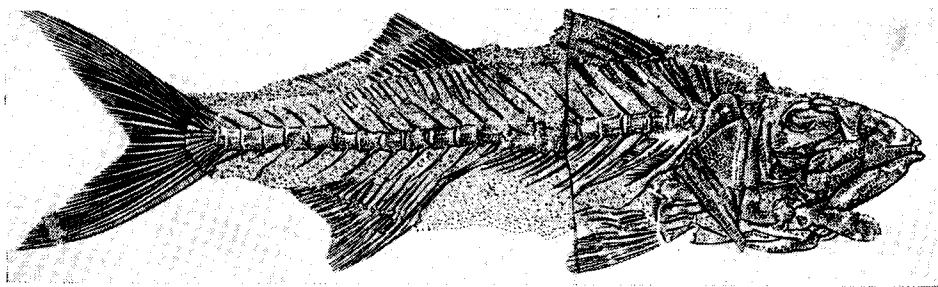


Рис. 178. *Carangopsis dorsalis* Agassiz, $\times 0,3$; эоцен, Италия (Agassiz, 1834)

промежутком. дополнительных плавников нет. Хвостовой стебель тонкий. Боковая линия выгнута вверх в передней части, в задней снабжена крупными костными пластинками, несущими небольшие шипы. Чешуя мелкая (табл.

Seriola Cuvier, 1817. Тип рода — *Caranx dumerili* Risso, 1810; соврем., В. Атлантика. Высота тела 3—4 раза в длину, длина головы приблизительно равна высоте тела. Верхняя челюсть выдвигаемая, supramaxillare есть. Мелкие

зубы полосами на челюстях, небных и сошнике. Позвонков 24—25, хвостовых 14. Спинные плавники соединены в основании, первый с 5—7 колючими лучами, второй длинный, впереди высокий. Анальный заметно короче второго спинного, колючие лучи впереди него очень маленькие, с возрастом исчезают. Грудные небольшие, брюшные больше грудных, хорошо развиты. Дополнительных плавников нет. Чешуя мелкая, циклоидная. Боковая линия без костных пластинок. Около восьми видов. Эоцен — миоцен З. Европы.

Oligoplites Gill, 1863 (*Palaeoscomber* Smirnov, 1936). Тип рода — *O. occidentalis* Gill, 1863; соврем., Атлантика. Высота тела около 4 раз в длину, длина головы немного больше высоты тела. Жаберная крышка широкая, праеоперкулум гладкое, сзади не зазубренное. Maxillare узкое, сзади лишь немного расширенное, supra-maxillare нет. Позвонков 25, хвостовых 15. Спинные плавники соединены в основании, второй спинной и анальный длинные, их задние лучи бахромчатые, сильно ветвящиеся. Впереди анального два больших обособленных шипа. Интерапофизы непарных плавников сильные, ланцетовидно расширенные. Чешуя в виде тонких костных игл. Боковая линия без костных пластинок (табл. X, фиг. 3). Один вид. Н. миоцен Кавказа.

Кроме того: *Acanthonemus* Agassiz, 1834, эоцен — олигоцен Европы; *Aipichthys* Steindachner, 1860, в мел Ливана и С. Америки; *Ductor* Agassiz, 1844, эоцен Италии; *Teratichthys*

Koenig, 1825, эоцен Европы; *Trachinotus* Lacépède, 1802, эоцен Италии; *Aliciola* Jordan, 1925, миоцен Калифорнии; *Hypacanthus* Rafinesque, 1810, олигоцен Италии; *Vomer* Cuvier, 1817, третика Европы.

СЕМЕЙСТВО MENIDAE GILL, 1885

Тело очень высокое, слабо удлинненное, сильно сжатое с боков. Брюшной профиль более выпуклый, чем спинной. Голова короткая, затылочный гребень сильно развит, еriotica сходятся позади supraoccipitale. Рот небольшой, почти вертикальный. Operculum без шипов, праеоперкулум гладкое, сзади не зазубренное. Зубы на челюстях мелкие, небные кости без зубов. Жаберных лучей семь. Позвонков около 23. Спинной плавник один, нерасчлененный, длинный, с немногочисленными колючими лучами или без них. Анальный против спинного, у взрослых без колючих лучей (у молодежи с двумя колючками), с расширенными и уплощенными, но короткими мягкими. Грудные высоко на боках, брюшные против грудных, с одним коротким колючим лучом и пятью мягкими, первый сильно утолщен и удлиннен. Тело голое или покрыто очень мелкой чешуей. Эоцен — ныне.

Mene Lacépède, 1803 (*Gasteronemus* Agassiz, 1833). Тип рода — *Zeus maculatus* Bloch, 1801; соврем., Индийский и Тихий океаны. Высота тела 1—2 раза в длину. Длина головы значительно меньше высоты тела. Верхняя челюсть не

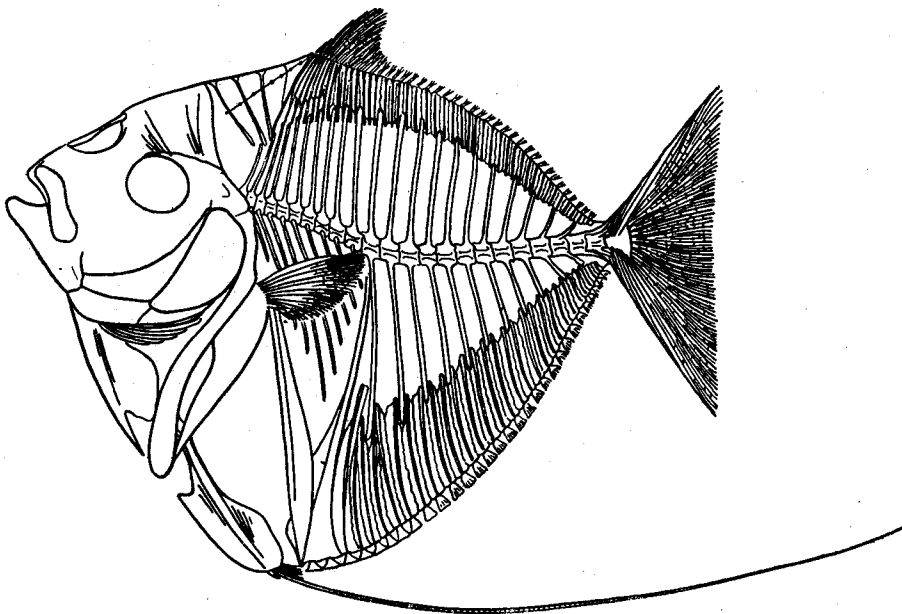


Рис. 179. *Mene rhombeus* (Volta), $\times 0,3$; эоцен, Италия (Woodward, 1901)

достигает или едва достигает вертикали переднего края глаза. Maxillare округло расширено в задней части. Позвонков 23, хвостовых 14. В спинном плавнике около 40, в анальном около 30 мягких лучей. Передние лучи спинного несколько удлинены, задние, как и в анальном, очень короткие. Начало анального заметно впереди вертикали передних лучей спинного, в непосредственной близости к основанию брюшных. Основание грудных ближе к спинному, чем к брюшному краю тела (рис. 179). Около четырех видов. Н. эоцен Италии; третика Туниса и Вест-Индии.

СЕМЕЙСТВО LEOGNATHIDAE

Тело высокое или умеренно удлиненное. Рот небольшой, горизонтальный или косой, в выдвинутом состоянии в виде трубки. Maxillare в передней части перекрывает предглазничную кость, сзади заметно расширено. Supramaxillare нет. Зубы на челюстях обычно мелкие, у некоторых есть клыки. Нёбные без зубов. Праеорегскулум на нижнем крае зазубрено. Подглазничной пластинки, поддерживающей яблоко, нет. Жаберных лучей 5—6. Позвонков 23—24. Спинной плавник непрерывный, с 8—11 жесткими лучами в передней части. Чешуя циклоидная. Олигоцен — ныне.

Leiognathus Lacépède, 1803 (*Equula* Cuvier, 1817). Тип рода — *L. argenteus* Lacépède, 1803; соврем., Атлантика. Высота тела больше длины головы. Рот маленький, верхняя челюсть не достигает переднего края глаза. Жаберных лучей пять. Позвонков 24, хвостовых 14. Жесткая часть плавника короче мягкой. В анальном плавнике три колючих луча, средний наибольший. Чешуя мелкая. Боковая линия изогнутая (табл. XII, фиг. 2). Один вид. Олигоцен Кавказа и 3. Европы.

СЕМЕЙСТВО POMADASYIDAE

Тело умеренно удлиненное. Рот выдвигной, жаберные перепонки свободны от межжаберного промежутка. Подглазничной пластинки, поддерживающей глазное яблоко, нет. Позвонков 25—27, ребра на парапофизах. Спинные плавники разделены или соединяются основаниями. В анальном три колючих луча. Хвостовой хорошо развит. Миоцен — ныне.

Lednevia Daniltshenko, 1960. Тип рода — *Percarina oligocenica* Smirnov, 1936; н. миоцен (зурамакентский гор.) С. Кавказа. Высота тела меньше длины головы. Рот большой, конечный. Зубы мелкие, в передней части верхней челюсти и посредине нижней тонкие острые клыки. Праеорегскулум мелко зазубрено на заднем крае.

Орегскулум гладкое. Позвонков 25—26, туловищных 10—12, ребра тонкие, слабые. В первом спинном плавнике 7—8 тонких колючек. Второй спинной длиннее первого, из 15—18 мягких лучей. Грудные высоко на боках. Брюшные против или немного позади грудных. Чешуя тонкая, циклоидная (табл. V, фиг. 5). Один вид.

СЕМЕЙСТВО SCIAENIDAE CUVIER, 1829.

ГОРБЫЛЕВЫЕ

Тело умеренно удлиненное. Голова коническая, с многочисленными чувствительными порами. Рот большой, конечный. Зубы на челюстях мелкие, у некоторых есть клыки; сошник и нёбные без зубов. Праemaxillare слабо выдвигаемое. Maxillare сверху перекрывается широкой предглазничной костью. Supramaxillare нет. Праеорегскулум зазубренное или гладкое. Жаберных лучей семь. Позвонков 24—30. Спинные плавники соприкасаются основаниями или, реже, разделены небольшим промежутком, второй значительно длиннее первого спинного и анального. В анальном не более двух колючих лучей, в брюшных один колючий и пять мягких. Хвостовой стебель высокий, плавник округло усеченный или слабо вырезанный. Чешуя тонкая, ктеноидная. Эоцен — ныне.

Pseudoumbrina Meppner, 1948. Тип рода — *P. pcelini* Mepp., 1948; плиоцен Крыма. Высота тела около 4 раз в длину. Длина головы равна высоте тела. Затылочный гребень большой, с боковыми киями. Лобные кости с большими пазухами. Каналы п. trigemini сильно развиты, открываются рядом самостоятельных отверстий на внутренней стороне prooticum. 13 хвостовых позвонков. Спинные плавники сливаются при основании, первый короче и ниже второго; во втором около 30 мягких лучей. Анальный короткий, начинается против передней части второго спинного, второй колючий луч массивный. Чешуя крупная, около 50 поперечных рядов. Один вид.

Sciaena Linnaeus, 1758. Тип рода — *S. cirrosa* L., 1758; соврем., В. Атлантика. Высота тела около 3—4 раз в длину, длина головы равна высоте тела или несколько меньше. Рот умеренно большой, maxillare узкое. Рыло тупое, нижняя челюсть не длиннее верхней, с небольшим усиком на подбородке. Клыков на челюстях нет. Праеорегскулум сзади с мелкими зубчиками. Позвонков около 25. Спинные плавники соединяются в основании, второй с 25—33 мягкими лучами. Анальный очень короткий, с двумя колючими и 6—7 мягкими лучами. Грудные короче брюшных. Чешуя мелкая или средних размеров. Около пяти видов. Миоцен Кавказа; олигоцен — плиоцен 3. Европы.

Larimus Cuvier, 1830. Тип рода — *L. brevis* Cuv., 1830; соврем., Атлантика. Рыло слегка заостренное, усика на подбородке нет, клыковидных зубов нет, спинные плавники слиты, позвонков 24 (табл. XII, фиг. 3). Один вид. Н. миоцен Кавказа.

Cynoscion Gill, 1862 (*Aristocion* Jordan, 1920). Тип рода — *Johnius regalis* Schneider, 1801; соврем., Атлантика. Сходен с *Sciaena*, но рыло заостренное, нижняя челюсть выступает, усика на подбородке нет, рот большой, махиллаге широкое, на верхней челюсти сильные клыки, спинные плавники разделены небольшим промежутком, анальный с двумя колючими и 7—13 мягкими лучами. Позвонков 24, хвостовых 10. Один вид. Миоцен Калифорнии.

Кроме того: *Diaphyodus* Schafhäütl, 1863, эоцен Баварии и Англии; *Lompoquia* Jordan et Gilbert, 1919, миоцен Калифорнии; *Pogonias Lacépède*, 1802, миоцен Виргинии; *Corvina* Cuvier, 1829, миоцен Европы; *Eocilophyodus* Darteville et Casier, 1949, мел Конго; *Umbrina* Cuvier, 1817, олигоцен — плиоцен Европы.

СЕМЕЙСТВО SPARIDAE BONAPARTE, 1831

Тело слабое или умеренно удлиненное. Голова высокая. Подглазничная пластинка хорошо развита. Рот небольшой, конечный. Верхняя челюсть слабо выдвигаемая, супрамахиллаге нет. Махиллаге короткое, в значительной части перекрывается предглазничной костью, охватывается снаружи дистальным концом праемахиллаге. Зубы сильные, передние конические или в виде резцов, боковые тупые, жевательные. На сошнике и нёбе зубов нет. Орекулум без шипов. Праеорескулум гладкое или зазубренное. Позвонков

около 24. Спинной плавник нерасчлененный, с 10—14 колючими лучами; анальный с тремя, короткий. Боковая линия параллельна контуру спины, не переходит на хвост. Чешуя умеренно крупная. В. мел — ныне.

Sparnodus Agassiz, 1838 (*Sciaenurus* Agassiz, 1845). Тип рода — *S. macrophthalmus* Ag., 1839; эоцен Италии. Высота тела 2—2,5 раза в длину. Длина головы несколько меньше высоты тела. По внешнему краю челюсти один ряд сильных округло-конических зубов, длинных в передней и более коротких в задней части. На внутренней поверхности челюсти немногочисленные мелкие округлые жевательные зубы. Праеорескулум с радиальными бороздками по поверхности, его задний край мелко зазубрен. В спинном плавнике 10 колючих лучей. Чешуя крупная или умеренно крупная, циклоидная, с очень мелкими радиальными бороздками на заднем крае; заходит на спинной и анальный плавники, покрывает жаберную крышку и щеки (рис. 180). Около 10 видов. Эоцен Киевского бассейна; палеоген 3. Европы.

Sparus Linnaeus, 1758 (*Chrysophris* Cuvier, 1829). Тип рода — *S. auratus* L., 1758; соврем., В. Атлантика. Высота тела 2,5—3 раза в длину; длина головы меньше высоты тела. В каждой челюсти спереди 4—6 конических не уплощенных клыков, 3—4 ряда боковых округлых жевательных зубов. Праеорескулум гладкое, не зазубренное. Жаберных лучей шесть. Позвонков 24, хвостовых 14. В жесткой части спинного плавника 11—12 колючих лучей, основание мягкой части заметно короче жесткой. Чешуя тонкая, циклоидная, с мелкими радиальными бороздками; около 50—85 поперечных рядов. Жаберная крышка и щеки покрыты чешуей

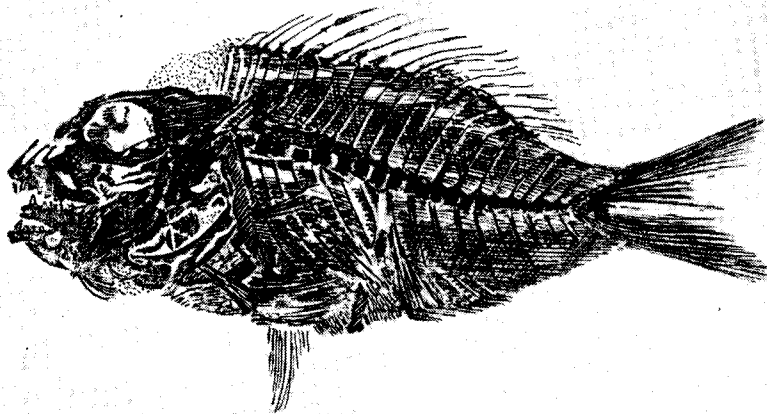


Рис. 180. *Sparnodus macrophthalmus* Agassiz, $\times 0,3$; эоцен, Италия (Agassiz, 1839)

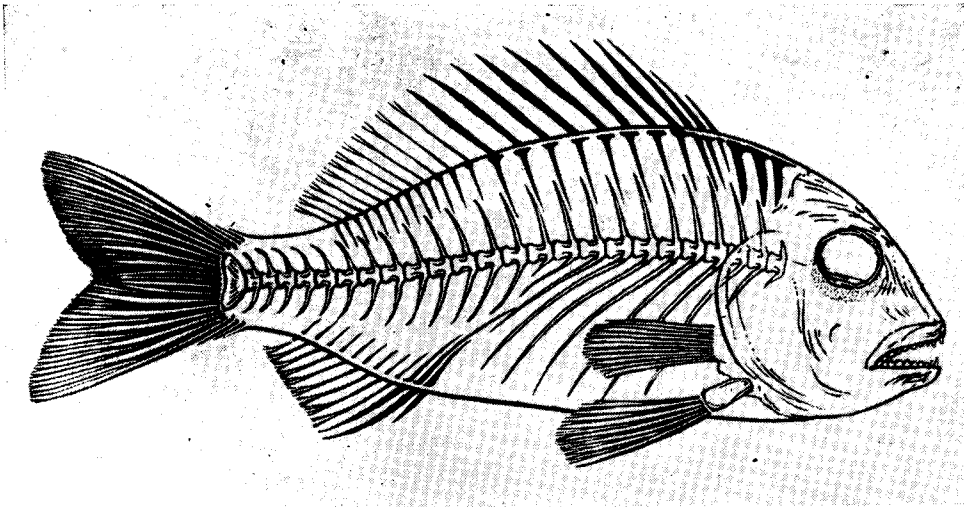


Рис. 181. *Sparus brusinai* (Kramberger), $\times 0,7$; миоцен, Молдавия (колл. Палеонтол. ин-та)

(рис. 181). Около 15 видов. Миоцен Кавказа, Карпат, Алжира; олигоцен — миоцен З. Европы.

Pagrus Cuvier, 1817. Тип рода — *Sparus pagrus* Linnaeus, 1758; соврем., В. Атлантика. Как *Sparus*, но боковые жевательные зубы в два ряда, между ними обычно неравномерно рассеяны более мелкие зубы. Около пяти видов. Олигоцен Германии; миоцен Алжира.

Pagellus Cuvier, 1829. Тип рода — *Sparus erythrinus* Linnaeus, 1758; соврем., В. Атлантика; есть в Черном море. Как *Sparus*, но клыковидных зубов на челюстях нет, округлые жевательные зубы многорядные. Около восьми видов. Тортон Тернопольской области; мел, миоцен С. Африки; эоцен — миоцен З. Европы.

Dentex Cuvier, 1815. Тип рода — *Sparus dentex* Linnaeus, 1758; соврем., В. Атлантика. Сходен со *Sparus*, но боковые зубы на челюстях не округлые, а конические, в жесткой части спинного плавника 10—13 колючих лучей. Около семи видов. Эоцен Италии; миоцен Алжира.

Boops Cuvier, 1815 (*Box* Valenciennes, 1830). Тип рода — *Sparus boops* Linnaeus, 1758; соврем., В. Атлантика. Сходен со *Sparus*, но челюсти вооружены одним рядом широких режущих зубов, округлых жевательных нет; в спинном плавнике 13—16 колючих лучей. Один вид. Миоцен Алжира.

Diplodus Rafinesque, 1810 (*Sargus* Cuvier, 1817). Тип рода — *Sparus annularis* Linnaeus, 1758; соврем., В. Атлантика. Как *Sparus*, но рыло тупое, передние зубы на челюстях режущие, жевательные в 2—4 ряда. Около пяти видов. Миоцен Алжира, эоцен — миоцен З. Европы.

Кроме того: *Ctenodentex* Storms, 1896, эоцен Египта и Бельгии; *Paracalamus* Arambourg,

1927, миоцен Алжира; *Plectrites* Jordan, 1919 и *Rhythmias* Jordan et Gilbert, 1920, миоцен Калифорнии; *Crenidentex* Cuvier et Valenciennes, 1830, миоцен Алжира; *Crommyodus* Cope, 1869, миоцен С. Америки; *Eriquiuis* Jordan, 1924, миоцен Калифорнии; *Kreyenhagenius* David, 1946, палеоген Калифорнии.

СЕМЕЙСТВО ERHIPPIDAE GILL, 1862

Тело высокое, овальное, сжатое с боков. Голова короткая, высокая, ее верхний профиль крутой. Рот небольшой, горизонтальный, конечный. Праетахилла слабо выдвигаемое, тахиллаге частично перекрыто узкой предглазничной костью, supraхиллаге нет. Зубы на челюстях тонкие, острые, небные без зубов. Праеорегулюм гладкое или очень мелко зазубренное. Жаберные перепонки соединены с межжаберными промежутками. Жаберных лучей 6—7. Позвонков 24 или несколько больше (у ископаемых). Спинные плавники обычно соединены, в первом 7—11 колючих лучей. Анальный с 3—4 короткими колючками. Чешуя циклоидная, мелкая или средних размеров. Эоцен — ныне.

Ehippidae Cuvier, 1817. Тип рода — *E. gigas* Cuvier, 1817; соврем., Индийский и Атлантический океаны. Высота тела около 1,5—2 раз в длину, профиль головы параболический. Праеорегулюм мелко зазубрено, без шипов. В первом спинном плавнике 8—9 колючих лучей, в анальном три. Грудные маленькие, хвостовой усеченный. Чешуя мелкая (рис. 182). Два вида. Эоцен Италии.

Platax Cuvier, 1817. Тип рода — *Chaetodon teira* Forskål, 1775; соврем., Индийский и Тихий

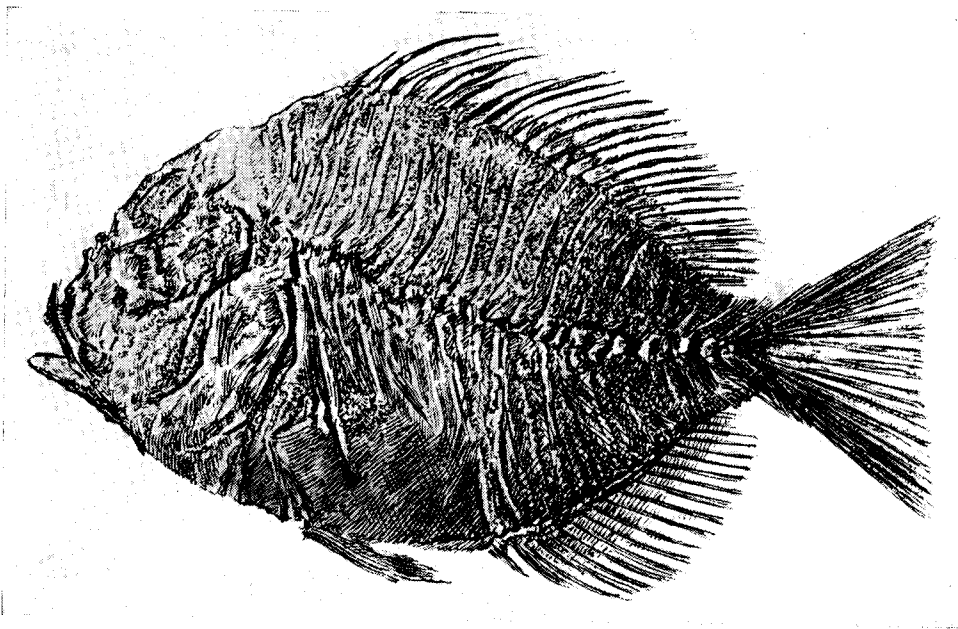


Рис. 182. *Ehippus rhombus* Blainville, $\times 0,7$; эоцен, Италия (Eastman, 1914)

океаны. Тело очень высокое, его высота нередко превышает длину. Длина головы обычно меньше половины высоты тела. Глаза большие. Верхняя челюсть не заходит за середину глаза. Зубы на челюстях мелкие, расположены пучками. Спинной плавник непрерывный, очень высокий, в жесткой части около семи колючих лучей. В остальном сходен с *Ehippus*. Около пяти видов. Эоцен Италии; плиоцен Англии.

? *Paraplatax* Bogatshov, 1938. Тип рода — *P. avsyrus* Bog., 1938; олигоцен Абхазии. Высота тела равна, приблизительно, длине позвоночника. Позвонков 29—30, хвостовых 14. Спинной плавник высокий, брюшные небольшие, против грудных. Чешуя овальная, пяти- или шестиугольная. Один вид.

Кроме того: *Exellia* White et Moy-Thomas, 1941 (*Semiophorus* Agassiz, 1838, пом. праеосс.), эоцен Италии; *Amphistium* Agassiz, 1844, эоцен — миоцен Италии.

СЕМЕЙСТВО СНАЕТОДОНИДЫЕ RAFINESQUE, 1815. ЩЕТИНОЗУБЫЕ

Тело высокое, сжатое с боков. Затылочный гребень высокий. Рот небольшой, конечный, подвижной; maxillare очень короткое. Зубы на челюстях мелкие, щетинковидные, расположены группами, клыков, жевательных и резцеvidных нет. Нёбные без зубов. Жаберные перепонки свободные или соединены с межжаберным промежутком, лучей 6—7. Позвонков 22—24. Спинной

плавник непрерывный, жесткая часть хорошо развита, анальный с 3—5 колючими лучами; мягкая часть обоих покрыта чешуей. В. мел — ныне.

Chaetodon Linnaeus, 1758. Тип рода — *C. capistratus* L., 1758; соврем., Атлантика. Высота тела 1,5—2 раза в длину. Длина головы в 1,5—2 раза меньше высоты тела. Верхняя челюсть заметно не достигает вертикали переднего края глаза. Праеорегкулум гладкое, без шипов и зазубрин. Жаберные перепонки соединены с межжаберным промежутком, шесть лучей, позвонков 24, хвостовых 14. В жесткой части спинного плавника 10—13 колючих лучей, анальный с 3—4 сильными колючками. Хвостовой стебель короткий, плавник усеченный. Чешуя ктеноидная, умеренно крупная. Голова почти полностью покрыта чешуей. Около пяти видов. Миоцен Кавказа; эоцен — плиоцен З. Европы.

Pomacanthus Lacépède, 1802. Тип рода — *Chaetodon arcuatus* Linnaeus, 1758; соврем., тропическое побережье Америки. Сходен с *Chaetodon*, но праеорегкулум с очень сильным шипом, в жесткой части спинного плавника 8—11 колючих лучей, в анальном три. Чешуя мелкая (рис. 183). Один вид. Эоцен Италии.

Pharmacichthys Woodward, 1942. Тип рода — *P. venenifer* Woodw., 1942; в. мел Ливана. Сходен с *Chaetodon*, но праеорегкулум зазубрено, в жесткой части спинного плавника шесть колючих лучей, первый спереди зазубрен, в брюшных колючие лучи зазубрены. Один вид.

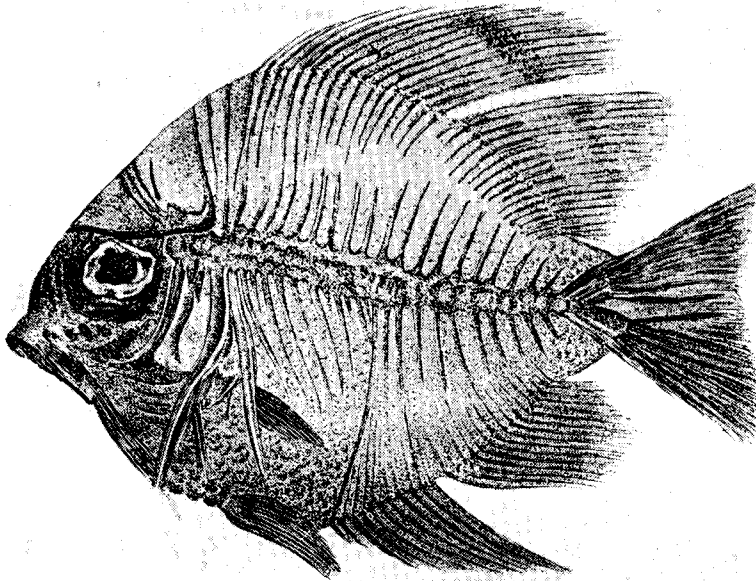


Рис. 183. *Pomacanthus subarcuatus* Agassiz, $\times 0,7$; эоцен, Италия (Agassiz, 1844)

Кроме того: *Holacanthus* Lacépède, 1802 и *Woodwardichthys* White et Moy-Thomas, 1941, эоцен Европы.

СЕМЕЙСТВО CICHLIDAE BLEEKER, 1859. ХРОМИСЫ

Тело высокое, слабо удлинённое, сжатое с боков. Голова короткая. Жаберные перепонки свободны от межжаберного промежутка. Праеорегскулум гладкое или мелко зазубрено. Зубы на челюстях сильные, конические. Нижнеглоточные кости сращены. Жаберных лучей 5—7. Позвонков 22—36. Спинной плавник нерасчленившийся, его жесткая часть значительно длиннее мягкой. В анальном 2—3 колючих луча. Непарные покрыты чешуей у основания. Брюшные подгрудными, с одним колючим и пятью мягкими лучами. Боковая линия в задней части тела отсутствует. Чешуя ктеноидная. Эоцен — ныне.

Chromis Cuvier, 1814. Тип рода — *Sparus chromis* Linnaeus, 1758; соврем., В. Атлантика. Высота тела 2—3 раза в длину. Длина головы меньше высоты тела. Праеорегскулум не зазубрено. Рот небольшой, челюсти одинаковой длины. Зубы на челюстях короткие, в два или более рядов, внешние более крупные и тупые. Сошник и нёбные без зубов. Жаберных лучей пять. Позвонков 24—26. В спинном плавнике 12—14 колючих лучей, в анальном два. Чешуя крупная, 24—30 поперечных рядов. Подглазничные ко-

сти и нижняя челюсть покрыты чешуей. Один вид. Миоцен Алжира.

Priscacara Cope, 1877. Тип рода — *P. serrata* Cope, 1877; эоцен С. Америки. Сходен с *Chromis*, но праеорегскулум зазубрено, сошник с мелкими зубами, в спинном плавнике 10—11 колючих лучей, в анальном три. Позвонков 22—25. Около восьми видов. Эоцен С. Америки.

Macracara Woodward, 1939. Тип рода — *M. prisca* Woodw., 1939; палеоген Бразилии. Сходен с *Chromis*, но позвонков 36, хвостовых 20. Колючих лучей в спинном плавнике 16, в анальном три. Один вид.

Кроме того: *Acara* Heckel, 1840, третика Бразилии; *Aequidens* Eigenmann et Bray, 1894, плиоцен Бразилии; *Cichlasoma* Swainson, 1839, миоцен Вест-Индии; *Cockerellites* Jordan, 1919, эоцен С. Америки; *Palaeochromis* Chappe, 1910, третика С. Америки и С. Африки.

СЕМЕЙСТВО LABRIDAE CUVIER, 1817. ГУБАНЫ

Тело умеренно удлинённое. Рот конечный, верхняя челюсть выдвигаемая. Отростки праемахиллягия хорошо развиты, обычно достигают лобных костей. Maxillare перекрывается предглазничной костью. Supramaxillare нет. Зубы в передней части челюстей очень сильные, клыковидные. Нёбные без зубов. Нижнеглоточные кости сращены, образуют пластинку, несущую

конические или округлые зубы. Верхнелоточные кости с такими же зубами, обычно не сращены, соприкасаются с отростками парасфеноида. Жаберных лучей 5—6. Позвонков 23—41. Ребра обычно на парапофизах. Спинной плавник нерасчлененный, в анальном 2—6 колючих лучей. Чешуя циклоидная. Эоцен — ныне.

Bodianus Bloch, 1790 (*Crenilabrus* Oken, 1817). Тип рода — *B. bodianus* Bloch, 1790; соврем., Атлантика. Высота тела около трех раз в длину. Голова коническая. Глаза небольшие, их диаметр около 5—6 раз в длину головы. Верхняя челюсть не достигает вертикали переднего края глаза. В передней части каждой челюсти по четыре сильных конических клыковидных зуба; боковые мелкие, соединяются основаниями. Ргаеорегсulum мелко зазубрено. Позвонков около 30. Жесткая часть спинного плавника значительно длиннее мягкой, в анальном три колючих луча. Брюшные против грудных. Чешуя крупная, около 30—35 в боковой линии. Непарные плавники покрыты чешуей у основания. Около пяти видов. Миоцен Молдавии, Хорватии, Алжира.

Кроме того: *Phyllodus* Aggassiz, 1844, эоцен — миоцен З. Европы и С. Америки; *Egertonia* Coschi, 1866, эоцен Англии, Франции и Египта; *Labrodon* Gervais, 1857, эоцен — плиоцен З. Европы; *Taurinichthys* Coschi, 1866, миоцен Италии; *Pseudovomer* Sauvage, 1873, миоцен Сицилии; *Gillidia*, *Eolabroides* Eastman, 1914, эоцен Италии; *Platylaemus* Dixon, 1850, эоцен Англии, Бельгии, Германии; *Labrus* Linnaeus, 1875, эоцен — миоцен З. Европы; *Eodiaphodus*, *Pseudoegertonia* Darteville et Casier, 1949, эоцен Конго; *Coris* Lacépède, 1802, миоцен Австрии; *Pseudosphaerodon* Noetling, 1885, эоцен Нигерии; *Stylodus* Sauvage, 1882, неоген Франции.

СЕМЕЙСТВО CHIASMODONTIDAE GILL, 1882

Тело умеренно удлиненное, слабо сжатое с боков. Рот очень большой, выдвижной. Maxillare очень длинное, достигает, или почти достигает ргаеорегсulum. Ргаемахилларе сзади соединено швом с maxillare. Supramaxillare нет. Обе челюсти с тонкими острыми зубами. Сошник и крыловидные кости без зубов. Жаберные отверстия очень широкие. Ргаеорегсulum гладкое, заметно наклонено вперед. Спинных плавников два, первый короткий, из тонких гибких колючих лучей, второй и анальный длинные. Брюшные близ грудных, нормального строения. Тело голое или, реже, покрыто мелкими шипиками. Олигоцен — ныне.

Myersiscus Fowler, 1933. Тип рода — *M. obtusifrons* Fowl., 1933; соврем., Индийский океан.

Высота тела около 4 раз в длину. Длина головы немного больше высоты тела. Глаза небольшие, в передней трети головы. Верхняя челюсть заходит за вертикаль заднего края глаза. Зубы на челюстях в два ряда, на небных — в один. Позвонков около 35. Ребра тонкие, слабые. Спинные плавники разделены заметным промежутком, начало анального несколько позади вертикали

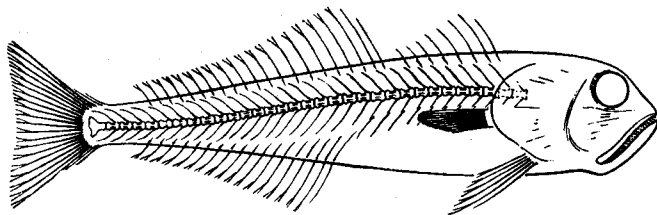


Рис. 184. *Myersiscus grossheimi* Daniltshenko, × 1,5; олигоцен, Кавказ (по материалам Палеонтол. ин-та)

передних лучей второго спинного. Грудные хорошо развиты, брюшные на горле заметно впереди грудных. Хвостовой небольшой. Тело голое, без чешуи. Боковая линия вдоль всего тела в виде мелких пор (рис. 184; табл. X, фиг. 4). Один вид. Олигоцен Кавказа.

ПОДОТРЯД BLENNIOIDEI. МОРСКИЕ СОБАЧКИ

Ргаемахиллария не выдвижные. Крылья парасфеноида могут соприкасаться с нисходящими крыльями лобных костей. Каждому интерапофизу спинного и анального плавников соответствует остистый отросток невральная или гемальной дуги. Брюшные плавники, если есть, на горле впереди грудных, с колючим лучом или без него и не более чем с четырьмя мягкими лучами. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии семейства: *Blenniidae*, *Clinidae*, *Zaproridae*, *Stichaeidae*.

СЕМЕЙСТВО BLENNIIDAE RAFINESQUE, 1810. МОРСКИЕ СОБАЧКИ

Тело умеренно удлиненное, голова обычно высокая, короткая. Рот небольшой или умеренно большой. Зубы тесно сидящие, иногда с клыками. Жаберная крышка гладкая. Позвонков 30—80. Спинных плавников один, два или (редко) три, с колючими лучами в передней части. Анальный длинный, с одним-двумя или без колючих лучей. Грудные широкие, брюшные с одним колючим и 1—3 мягкими лучами, иногда отсутствуют. Хвостовой стебель очень короткий, плавник широкий, хорошо развитый. Тело голое

или покрыто циклоидной или ктеноидной чешуей. Миоцен — ныне.

Blennius Linnaeus, 1758. Тип рода — *B. ocellaris* L., 1758; соврем., Атлантика. Высота тела 3—5 раз в длину. Длина головы приблизительно равна высоте тела, верхний профиль головы выпукло-округлый. Глаза высоко. Рот небольшой, горизонтальный. Зубы длинные, тонкие, на нижней челюсти обычно пара крепких клыков. Спинной плавник один, обычно с неглубокой выемкой посередине, с тонкими колючими лучами в передней части. Брюшные с одним колючим и тремя мягкими лучами. Тело голое. Около трех видов. Миоцен Кавказа, Карпат, Югославия.

Pterygocephalus Agassiz, 1839. Тип рода — *P. paradoxus* Ag., 1839; эоцен Италии. Сходен с *Blennius*, но передний луч спинного плавника на голове, зубы на челюстях конические, чешуя хорошо развита. Позвонков около 24 (рис. 185). Один вид.

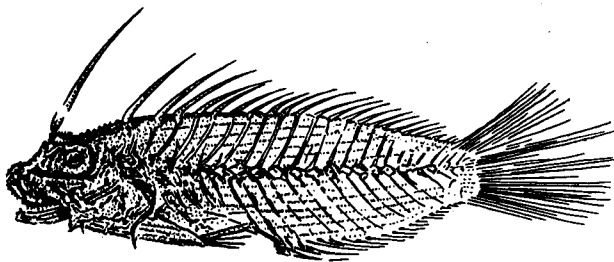


Рис. 185. *Pterygocephalus paradoxus* Agassiz, $\times 1$; эоцен, Италия (Agassiz, 1839)

Кроме того: *Tripterygion* Risso, 1826, миоцен Алжира; *Oncolepis* Bassani, 1898, эоцен Италии.

ПОДОТРЯД ОРНИДИОИДЕИ. ОШИБНИ

Ргаемахиллария обычно выдвигаемые. Парасфеоид соприкасается с лобными костями. Одно или два первых ребра расширены и поддерживают плавательный пузырь. Плавники без колючих лучей. Спинной один. Число лучей спинного и анального больше числа позвонков. Брюшные, если есть, на горле или подбородке. Палеоцен — ныне. Семейства: Brotulidae, Ophidiidae, Fierasferidae.

СЕМЕЙСТВО BROTULIDAE

Тело удлинённое, постепенно суживающееся к хвосту. Махиллария обычно сильно расширена в задней части. Жаберные отверстия очень широкие, жаберные перепонки свободны от межжаберного промежутка. Непарные плавники со-

единены или сильно сближены. Брюшные плавники на горле, из одного или немногих лучей. Чешуя мелкая, циклоидная. Отолиты крупные. Оligocene — ныне.

Protobrotula Daniltshenko, 1960. Тип рода — *P. sobijevi* Dan., 1960; н. олигоцен Кавказа. Высота тела около шести раз в длину и около двух в длину головы. Рот большой, челюсти и сошник с мелкими острыми зубами. Гребень supraorbitale невысокий, короткий. Усика на подбородке нет. Первый спинной плавник отделен от второго глубокой выемкой. Грудные высоко на боках тела. Брюшные на горле, немного впереди грудных, из одного луча, эластичного проксимально и мягкого, нитевидно ветвящегося дистально. Хвостовой узкий, слабо развитый, соединяется с концевыми лучами второго спинного и анального плавников (табл. XIV, фиг. 2). Один вид. Оligocene Кавказа.

Кроме того: *Glyptophidium* Alcock, 1889, миоцен Японии.

СЕМЕЙСТВО ОРНИДИИДЕ RAFINESQUE, 1810. ОШИБНИ

Тело удлинённое, сжатое с боков. Голова крупная, рот большой. На челюстях и обычно на сошнике и небных мелкие зубы. Жаберная крышка без заметных шипов. Позвонки с парафизами, передние шесть пар сильно увеличены и расширены. Спинной и анальный плавники длинные, обычно сливаются с хвостовым. Брюшные на подбородке, близ вертикали глаза. Хвостовой изоцеркный. Чешуя очень мелкая. Палеоцен — ныне.

Ophidium Linnaeus, 1758 (*Ophidium* Linnaeus, 1766). Тип рода — *O. barbatum* L., 1758; соврем., В. Атлантика. Высота тела 7—10 раз в длину, длина головы больше высоты тела. Верхняя челюсть заходит за вертикаль заднего края глаза. Жаберных лучей семь. Спинной плавник непрерывный, без выемки, с большим числом (обычно более 100) мягких лучей, начинается недалеко от затылка и соединяется с округлым хвостовым. Анальный подобен спинному, но несколько короче. Чешуя очень мелкая, не покрывает голову. Около четырех видов. Оligocene Карпат; эоцен Бельгии, Франции и Италии.

ПОДОТРЯД АММОДУТОИДЕИ. ПЕСЧАНКОВИДНЫЕ

Ргаемахиллария выдвигаемые, неплотно соединены с махиллария. Мезэтомид очень длинный. Posttemporale вильчатое. Отолиты миндалевидные, двояковыпуклые. Туловищных позвонков больше, чем хвостовых. Ребра плоские.

Плавательного пузыря нет. Непарные плавники без колючих лучей. Спинной один. Брюшных нет или с одним колючим и тремя мягкими лучами. Оligocen — ныне. В ископаемом состоянии семейство *Ammodytidae*.

СЕМЕЙСТВО AMMODYTIDAE
BONAPARTE, 1846. ПЕСЧАНКОВЫЕ

Тело очень удлиненное, сжатое с боков. Голова длинная, череп плоский, с коротким затылочным гребнем, рыло заостренное. Рот умеренно большой, конечный. Челюсти и нёбные без зубов. *Supramaxillae* нет. Кости жаберной крышки хорошо развиты, *operculum* без шипов, *praepoperculum* сзади не зазубрено, *suboperculum* очень широкое. Жаберных лучей 6—8. Позвонков 60—70. Спинной плавник нерасчлененный, длинный, из слабых тонких лучей. Анальный подобен спинному, но значительно короче. Грудные низко. В хвостовом 15 главных лучей. Тело голое или покрыто тонкой циклоидной чешуей. Оligocen — ныне.

Ammodytes Linnaeus, 1758. Тип рода — *A. tobianus* L., 1758; соврем., Атлантика. Высота тела 10—15 раз в длину. Длина головы в 2—3 раза больше высоты тела. Глаза небольшие, в передней части головы. Верхняя челюсть заходит за вертикаль переднего края глаза, нижняя заметно выступает. *Maxillae* длинное, тонкое. Позвонков 62—63. Длина основания спинного плавника около $\frac{2}{3}$ длины тела. Анальный

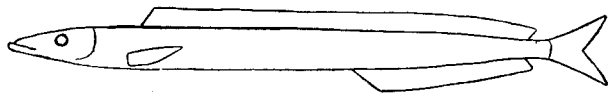


Рис. 186. *Ammodytes antipai* Раусă, $\times 1$; олигоцен, Румыния (Раусă, 1934)

двое короче спинного. Грудные короткие, близ вентрального профиля тела, брюшных нет. Чешуя мелкая, циклоидная. Боковая линия параллельна спинному профилю (рис. 186). Два вида. Оligocen Кавказа и З. Европы.

ПОДОТРЯД TRICHIUROIDEI

Raemaxillaria не выдвигаемые, плотно соединены с *maxillaria*. Туловищных позвонков меньше, чем хвостовых. Плавательный пузырь есть. Ребра короткие, тонкие, не уплощенные. Непарные плавники с колючими лучами. Спинной один или два. Брюшные отсутствуют или сильно редуцированы, иногда только из одного колючего луча. Основания лучей хвостового плавника не охватывают *hypurales*. Хвостовой стебель

обычно без медиального киля. Эocen — ныне. В ископаемом состоянии семейства: *Euzaphlegidae*, *Gempylidae* и *Trichiuridae*.

СЕМЕЙСТВО EUZAPHLEGIDAE

Тело умеренно удлиненное. Голова крупная. Рот умеренно большой, конечный. Зубы на челюстях мелкие, клыков нет. Жаберная крышка широкая, гладкая, без шипов. Позвонков около 40. Спинные плавники разделены большим промежутком, первый значительно короче второго. В анальном два колючих луча. Дополнительных плавников нет. Грудные высоко на боках тела, брюшные нормального строения; против грудных, но заметно короче. Хвостовой стебель высокий, короткий, плавник хорошо развит. Чешуя умеренно крупная. Оligocen — миоцен.

Palimphytes Agassiz, 1844 (*Krambergeria* Simonescu, 1906). Тип рода — *Clupea elongata* Blainville, 1818; олигоцен Швейцарии. Высота тела 4—5 раз в длину. Длина головы в полтора раза больше высоты тела. Глаза большие, их диаметр около трех раз в длину головы. Верхняя челюсть не доходит до вертикали середины глаза. Зубы на челюстях мелкие, однорядные. Позвонков 34—39. Расстояние между спинными плавниками больше длины основания первого. Анальный начинается немного позади вертикали передних лучей второго спинного. Грудные узкие, очень длинные, достигают основания анального. Чешуя ктеноидная, около 40—50 поперечных рядов (табл. VII, фиг. 5). Три вида. Эocen — олигоцен Кавказа; олигоцен З. Европы.

Кроме того: *Thyrsocles* Jordan et Gilbert, 1919, *Euzaphleges* White et Moy-Thomas, 1941 (*Zaphleges* Jordan et Gilbert, 1929, пом. *praecoc.*), *Zaphlegelus* David, 1943, миоцен Калифорнии.

СЕМЕЙСТВО GEMPYLIDAE
GOOD ET BEAN, 1895

Тело удлиненное, голова большая, коническая. Рот большой, обычно с крупными клыковидными зубами в передней части челюстей. Жаберная крышка у взрослых гладкая, у молодежи могут быть шипы на *praepoperculum*. Позвонков 32—53. Спинные плавники соединяются у основания, первый гораздо длиннее второго. Впереди анального у некоторых крупный обособленный шип. Есть дополнительные плавнички позади спинного и анального. Брюшные небольшие, слабо развитые, иногда редуцированы до одной пары колючек. Хвостовой стебель тонкий, плавник умеренно развит, глубоко выемчатый. Чешуя мелкая. Эocen — ныне.

Hemithyrsites Sauvage, 1873. Тип рода — *H. armatus* Sauv., 1873; миоцен Сицилии. Высота тела около 7—9 раз в длину, длина головы приблизительно вдвое больше высоты тела. Диаметр глаза 3—4 раза в длину головы. Верхняя челюсть заходит за вертикаль переднего края глаза. Зубы на челюстях мелкие, но в передней части каждого праемахиллаге и dentale по два крупных острых клыка. Мелкие зубы также на небных костях, сошник без них. Позвонков 32—35. Первый жесткий спинной плавник более чем втрое длиннее второго. Анальный с двумя слабыми колючими лучами, против второго спинного. Грудные короткие, брюшные против грудных, из пары небольших шипов, без мягких лучей. Позади спинного и анального 2—3 пары дополнительных плавничков. Чешуя мелкая, тонкая (табл. X, фиг. 7). Два вида. Н. миоцен Кавказа; в. миоцен Сицилии.

Кроме того: *Gempylus* Cuvier, 1829, олигоцен Ирана; *Thyrsitocephalus* Rhat, 1859, олигоцен Швейцарии; *Thyrsites* Cuvier, 1831, миоцен Европы; *Bathysoma* Davis, 1890, мел Европы; *Eothyrsites* Chapman, 1934, эоцен Н. Зеландии.

СЕМЕЙСТВО TRICHIURIDAE RAFINESQUE, 1810

Тело лентовидное. Голова длинная, рот большой, нижняя челюсть заметно выдается. Челюсти с крупными зубами, передние клыковидные. Жаберная крышка гладкая. Позвонков 75—160. Спинной плавник непрерывный, очень длинный, анальный короче спинного. Дополнительных плавничков нет. Грудные близ вентрального профиля, брюшные рудиментарны или отсутствуют. Хвостовой очень маленький или нитевидный. Тело без чешуи. Олигоцен — ныне.

Lepidopus Gouan, 1770 (*Anenchelum* Blainville, 1818; *Lepidopides* Heckel, 1850). Тип рода — *Trichiurus caudatus* Euphrasen, 1788; соврем., Атлантика. Высота тела 15—20 раз в длину, длина головы в 2—3 раза больше высоты тела. Диаметр глаза около 4—5 раз в длину головы. Верхняя челюсть достигает вертикали переднего края глаза, нижняя сильно выступает. На челюстях один ряд крупных зубов, передние — сильные клыки. Позвонков 85—120. Жаберных лучей восемь. Спинной плавник от затылка почти до основания хвостового. Анальный начинается против середины спинного. Интерапофизы этих плавников плотно соединены с остистыми отростками. Брюшные в виде небольших костных чешуек позади грудных. Хвостовой стебель тонкий, плавник маленький, глубоко вырезанный, отделен от спинного и анального небольшим промежутком (табл. XI, фиг. 1). Около пяти

видов. Эоцен — олигоцен Кавказа, Карпат, Швейцарии; миоцен Сицилии.

Кроме того: *Trichiurus* Linnaeus, 1758, эоцен Бельгии, Марокко, Нигерии; *Trichiurides* Winkler, 1878, эоцен — олигоцен Европы; эоцен Англии; *Eutrichiurides* Casier, 1944, эоцен Бельгии.

ПОДОТРЯД SCOMBROIDEI. СКУМБРИЕВИДНЫЕ

Праемахиллария невыдвижные, плотно соединены с maxillaria, образуя заостренный клюв. Плавательный пузырь отсутствует или слабо развит. Спинных плавников обычно два, реже один. Брюшные нормального строения, с одним колючим и пятью мягкими лучами. Хвостовой стебель тонкий, обычно снабжен киями, основания лучей плавника охватывают hypurale. В. мел — ныне. Семейства: Scombridae, Histiophoridae, Blochiidae, Xiphiidae, Xiphiorhynchidae, Palaeorhynchidae.

СЕМЕЙСТВО SCOMBRIDAE RAFINESQUE, 1815. СКУМБРИЕВЫЕ

Тело умеренно удлинненное, веретенообразное, слабо сжатое с боков. Голова большая, коническая. Рот большой. Праемахиллаге не выдвигающее, supra-maxillare нет. На челюстях острые зубы. Жаберная крышка без шипов, но у молодежи могут быть на праеорегсульт. Жаберные отверстия очень широкие, жаберных лучей семь. Позвонков 31—66. Плавательный пузырь, если есть, небольшой. Спинные плавники разделены заметным промежутком или, реже, соприкасаются в основании. Анальный с 1—3 колючими лучами. Дополнительных плавничков по 5—10. Брюшные плавники хорошо развиты, с одним колючим и пятью мягкими лучами. Хвостовой стебель тонкий, но сильный, обычно с медиальным килем, плавник полулунный. Чешуя мелкая, циклоидная, у некоторых образует корсет в передней части тела. Эоцен — ныне.

Thunnus South, 1845 (*Thynnus*, *Orcynus* Cuvier, 1817, пом. праеоесс.). Тип рода — *Scomber thynnus* Linnaeus, 1758; соврем., во всех океанах. Высота тела в длину 3,5—4 раза. Длина головы обычно равна высоте тела. Глаза умеренно большие, в передней части головы, заглазничное расстояние почти втрое больше предглазничного. Верхняя челюсть заметно заходит за вертикаль переднего края глаза. Мелкие зубы на челюстях, сошнике и небных. Позвонков 36—41. Плавательный пузырь обычно есть. Спинные плавники разделены небольшим промежутком, первый

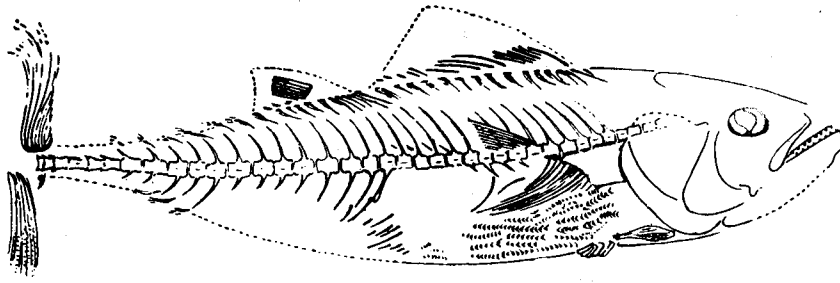


Рис. 187. *Sarda brachicephala* (Leriché), $\times 0,2$; олигоцен, Швейцария (Weiler, 1952)

с 12—15 жесткими лучами, второй спинной и анальный высокие, короткие. Дополнительных плавничков по 8—10. С каждой стороны хвостового стебля по большому боковому килю. Все тело покрыто чешуей, в передней части корсет из увеличенных чешуй (табл. XI, фиг. 4). Около 15 видов. Эоцен — миоцен Кавказа и З. Европы.

Eothynnus Woodward, 1901. Тип рода — *E. salmoneus* Woodw., 1901; эоцен Англии. Сходен с *Thynnus*, отличаясь более высокой головой и более мелкими зубами на челюстях, расположенными в несколько рядов. Один вид.

Auxis Cuvier, 1829. Тип рода — *Scomber thazard* Lacépède, 1802, соврем., во всех океанах. Высота тела 4—6 раз в длине. Длина головы несколько меньше высоты тела. Мелкие зубы на челюстях и сошнике, нёбные без зубов. Позвонков 30—39. Плавательного пузыря нет. Спинные плавники разделены промежутком большим, чем длина рыла, в первом 7—10 жестких лучей, второй спинной и анальный не высокие. Дополнительных плавничков по 7—8. Хвостовой стебель с боковыми киями. В передней части тела корсет из увеличенных чешуй, остальное тело голое. Около пяти ископаемых видов. Эоцен — миоцен Кавказа и З. Европы.

Gymnosarda Gill, 1862 (*Cybiosarda* Whitley, 1935). Тип рода — *Thynnus unicolor* Rüppell, 1837; соврем., Индо-Пацифика. Высота тела в длине 4—6 раз. Длина головы обычно несколько больше высоты тела. Зубы на челюстях мелкие, конические, немного сжатые с боков. Мелкие зубы на нёбных; сошник без зубов. Позвонков 36—45. Плавательного пузыря нет. Спинные плавники соприкасаются в основании, первый с 12—15 жесткими лучами, его верхний край образует прямую линию. По 6—9 дополнительных плавничков. В передней части тела корсет из чешуй, остальное тело голое. Хвостовой стебель с боковыми киями. Около трех видов. Олигоцен—миоцен Кавказа; олигоцен З. Европы.

Sarda Cuvier, 1829. Тип рода — *Scomber sarda* Bloch, 1793; соврем., Атлантика. Высота тела в длине 4—5 раз. Длина головы заметно

больше высоты тела. Мелкие конические зубы на челюстях. На нёбных один ряд сравнительно крупных зубов, сошник без зубов, позвонков 38—45. Плавательного пузыря нет. Спинные плавники разделены небольшим промежутком, в первом 16—25 жестких лучей. По 7—9 дополнительных плавничков. Хвостовой стебель с сильными боковыми киями. Тело с мелкой чешуей, увеличенной в области корсета и на боковой линии (рис. 187). Около пяти видов. Олигоцен Кавказа; эоцен — олигоцен З. Европы; миоцен Алжира и Калифорнии.

Scomberomorus Lacépède, 1802 (*Cybius* Cuvier, 1817). Тип рода — *S. plumieri* Lac., 1802; соврем., З. Атлантика. Высота тела 4—6 раз в длине. Длина головы обычно равна высоте тела. Челюсти с крупными треугольными зубами, сжатыми с боков. Мелкие зубы на сошнике и нёбных. Позвонков 40—51. Плавательный пузырь есть. Спинные плавники разделены маленьким промежутком или соприкасаются в основании, первый невысокий, длинный, из 14—19 жестких лучей. По 7—10 дополнительных плавничков. Хвостовой стебель с боковыми киями. Мелкая чешуя покрывает все тело, не образуя корсета в передней части. Около 10 видов. Эоцен окр. Киева; эоцен — олигоцен З. Европы.

Scomber Linnaeus, 1758 (*Pneumatophorus* Jordan et Gilbert, 1882). Тип рода — *S. scombrus* L., 1758; соврем., Атлантика. Высота тела в длине 5—7 раз. Длина головы заметно больше высоты тела. Мелкие зубы на челюстях, нёбных и сошнике. Позвонков 28—32. Плавательный пузырь мал или его нет. Спинные плавники разделены большим промежутком, первый короткий, из 7—13 жестких лучей. По 5—9 дополнительных плавничков. Хвостовой стебель без килей. Чешуя очень мелкая. Около 10 видов. Олигоцен Кавказа; эоцен и олигоцен З. Европы.

Scombrosarda Daniltshenko, 1962. Тип рода — *S. devia* Dan., 1962; эоцен Закавказья. Сходен с *Scomber*, но спинные плавники сближены, чешуя более крупная. Позвонков 31. Один вид.

Scombrinus Woodward, 1901. Тип рода — *S. nuchalis* Woodw., 1901; эоцен Англии. Сходен

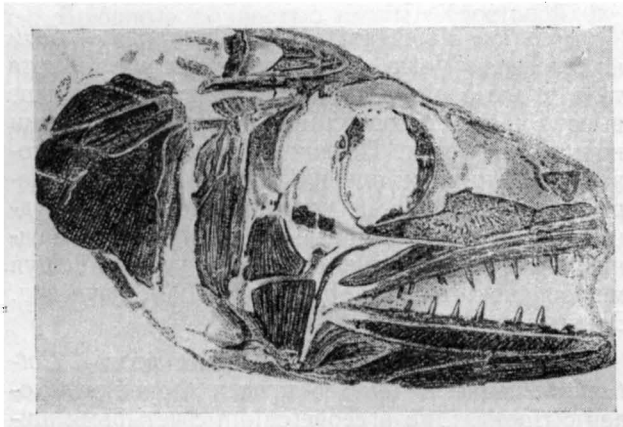


Рис. 188. *Scombrinus macropomus* Agassiz, $\times 0,5$; эоцен, Англия (Agassiz, 1839)

со *Scomber*, но зубы крупные, конические, редкие, несколько сдавленные с боков. Лобные кости уплощенные, с морщинистой поверхностью (рис. 188). Один вид.

Matarchia Bogatshov, 1942. Тип рода — *M. spuria* Bog., 1942; неоген (мэотис) Таманско-го п-ова. Сходен со *Scomber*, но спинные плавники сближены, расстояние между ними равно длине четырех позвонков. Позвонков около 30. Один вид.

Кроме того: *Ardiodus* White, 1931; *Neocybium* Leriche, 1908; *Ocystias* Jordan et Gilbert, 1920; *Sphyraenodus* Agassiz, 1844; *Eocoelopoma*, *Scombramphodon*, *Isurichthys* Woodward, 1901; *Eoscombrus* David, 1946; *Landanichthys* Dartevelle et Casier, 1949; *Miothunnus* Deinse, 1953; *Xiphopterus* Agassiz, 1835; *Stereodus* Owen, 1865; *Sarmata* Bogatshov, 1933, пом. праеосс., неопределимые остатки.

СЕМЕЙСТВО PALAEORHYNCHIDAE

Тело удлинненное, сжатое с боков. Рыло сильно вытянуто и заострено. Подвесок наклонен назад. Рот большой, челюсти с мелкими зубами или беззубые. Жаберная крышка без шипов. По-

звонков 50—60. Остистые отростки с пластинчатыми выступами на заднем крае. Ребра полностью охватывают брюшную полость. Спинной плавник длинный, непрерывный, из большого числа лучей. Грудные маленькие, брюшные хорошо развиты, против грудных. Чешуя тонкая, циклоидная, иногда отсутствует. Эоцен — олигоцен.

Palaeorhynchus Blainville, 1818. Тип рода — *P. glarisianus* Bl., 1818; олигоцен Швейцарии. Высота тела в длину 10—14 раз. Длина головы в 3—4 раза больше высоты тела. Длина рыла около $\frac{2}{3}$ длины головы. Челюсти приблизительно равной длины, нижняя сочленяется с квадратной костью впереди вертикали переднего края глаза. Праеорегулит большое, треугольное, с многочисленными радиальными бороздками. Позвонков 55—60, хвостовых 30—35. Спинной плавник от затылка почти до конца позвоночника, в его жесткой части число лучей соответствует числу противоположащих позвонков. Анальный начинается против передней половины спинного, сходен с последним по расположению лучей. Хвостовой глубоко вырезанный. Чешуя мелкая, овальная (рис. 189; табл. IX, фиг. 3). Около пяти видов. Эоцен — олигоцен Кавказа и Кавпат; олигоцен Швейцарии.

Homorhynchus Van Beneden, 1873. Тип рода — *Hemirhynchus deshayesi* Agassiz, 1844, пом. ген. праеосс.; ср. эоцен Франции. Сходен с *Palaeorhynchus*, но верхняя челюсть вдвое длиннее нижней, число лучей в жесткой части спинного и анального плавников вдвое больше числа противоположащих им позвонков. Число позвонков 50—55 (табл. IX, фиг. 2). Около трех видов. Олигоцен Кавказа, эоцен — олигоцен 3. Европы.

Pseudotetrapturus Daniltshenko, 1960. Тип рода — *P. luteus* Dan., 1960; в. олигоцен (гор. рики) Кавказа. Сходен с *Palaeorhynchus*, но отличается большими размерами (длина до 4 м), более высоким телом и сильным развитием челюстей. Позвонков 45—50 (табл. IX, фиг. 1). Один вид.

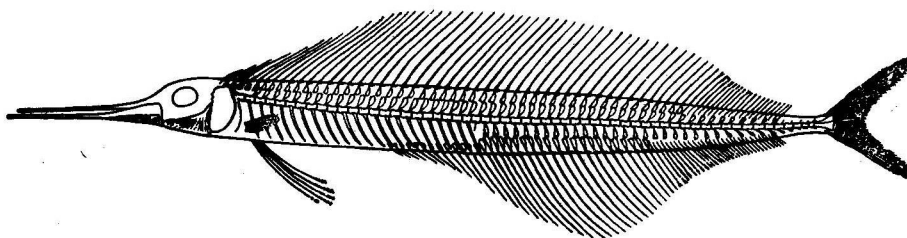


Рис. 189. *Palaeorhynchus glarisianus* Blainville, $\times 0,2$; олигоцен, Швейцария (Woodward, 1901)

ПОДОТРЯД GOBIOIDEI.

БЫЧКИ

Праemaxillaria выдвигаемые. Opisthoticum крупное, достигает basioccipitale. Parietalia нет. Infraorbitalia не окостеневают или отсутствуют. Между праеорескулум, симплектикум и quadratum отверстие. Жесткий спинной плавник, если есть, из 1—8 гибких колючих лучей. Брюшные под грудными, с одним колючим и 4—5 мягкими лучами. Хвостовой стебель обычно высокий, лучи плавника не охватывают hypurale. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии семейства: Gobiidae, Pirskeniidae.

СЕМЕЙСТВО GOBIDAE BONAPARTE, 1831.

БЫЧКИ

Тело умеренно удлиненное. Голова большая, у многих заметно сжата дорзовентрально. Рот широкий. Нёбные кости Т-образной формы, имеют сзади по отростку, соединяющему их с праефронтalia. Мезоптеригоид зачаточный или

Eocottus Woodward, 1901. Тип рода — *Gobius veronensis* Volta, 1796; эоцен Италии. Высота тела около 5 раз в длину, длина головы больше высоты тела. Праеорескулум с сильными шипами на нижней ветви. Позвонков около 24, хвостовых 14. Спинные плавники соединяются, в переднем около восьми коротких колючек. Грудные небольшие, брюшные хорошо развиты с одним колючим и пятью мягкими лучами. Чешуя мелкая, покрывает все тело (рис. 190). Один вид. Эоцен окр. Киева и Италии.

Lepidocottus Sauvage, 1875. Тип рода — *Cottus aries* Agassiz, 1839; олигоцен Франции. Сходен с *Eocottus*, но праеорескулум с четырьмя шипами почти равной величины, позвонков 26—28, в первом спинном плавнике шесть колючих лучей. Около трех видов. Эоцен окр. Киева?; миоцен Молдавии; олигоцен и миоцен 3. Европы.

Gobius Linnaeus, 1758. Тип рода — *G. niger* L., 1758; соврем., В. Атлантика. Высота тела в длину 5—6 раз, длина головы заметно больше высоты тела. Глаза высоко, межглазничное расстояние узкое. Рот умеренно большой, верхняя

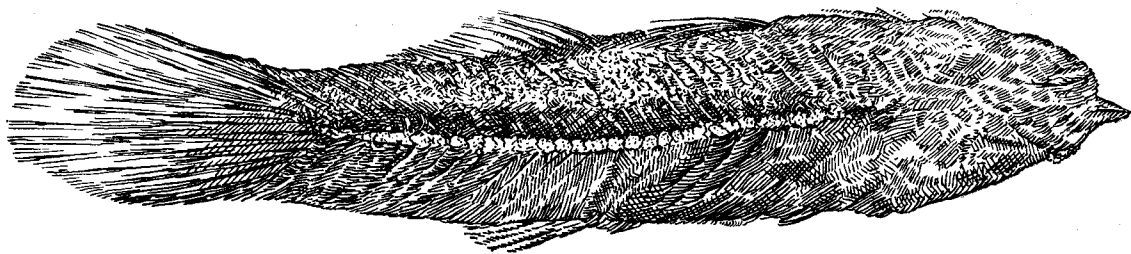


Рис. 190. *Eocottus veronensis* (Volta), $\times 0,5$; эоцен, Италия (Eastman, 1911)

его нет. Лопатки у взрослых нет и радиалии сидят на ключице, только нижняя соприкасается с коракоидом. Позвонков 24—34. Спинные плавники разделены заметным промежутком или соприкасаются в основании. Брюшные, если есть, соединены в присасывательный диск. Тело голое или покрыто чешуей, у некоторых пластинками и шипиками. Эоцен — ныне.

челюсть не заходит или едва заходит за вертикаль переднего края глаза. Зубы на челюстях мелкие, конические, в несколько рядов, внешние увеличены; клыков нет. Сошник и нёбные кости без зубов. Позвонков 25—30. Плавательный пузырь есть. Спинные плавники обычно разделены заметным промежутком, в первом около шести гибких колючих лучей. Грудные хорошо разви-

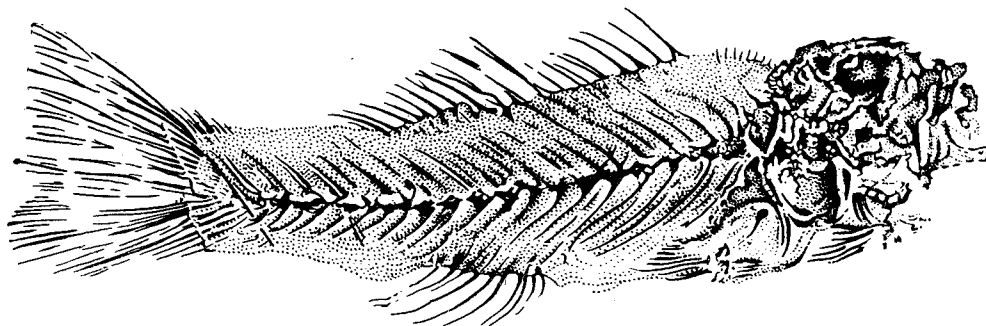


Рис. 191. *Gobius microcephalus* Agassiz, $\times 1$; эоцен, Италия (Agassiz, 1839)

ты. Брюшные полностью слиты. Хвостовой округлый. Чешуя ктеноидная, умеренно крупная (рис. 191). Около 30 видов. Миоцен Кавказа; эоцен (?) и миоцен З. Европы; в. миоцен С. Африки.

ПОДОТРЯД COTTOIDEI (CATAPHRACTI, SCLEROPAREI, LORICATI). КОСТНОЩЕКИЕ

Характерно соединение второй подглазничной с праеорегскулум посредством костной перемычки. Палеоцен — ныне. В ископаемом состоянии семейства: *Scorpaenidae*, *Triglidae*, *Synanceidae*, *Cottidae*, *Hexagrammidae*, *Anoplomidae*, *Platycephalidae*, *Agonidae*.

СЕМЕЙСТВО SCORPAENIDAE RISSO, 1826. МОРСКИЕ ЕРШИ

Тело умеренно удлиненное, Верх головы с одной или несколькими парами гребней, обычно заканчивающихся шипом. Мелкие зубы полоской на челюстях, сошнике и обычно на нёбных. Позвонков 24—32. Спинной плавник слит, его жесткая часть заметно длиннее мягкой, из 8—16 сильных шипов. В анальном 2—3 шипа. Грудные широкие, без обособленных нижних лучей. Тело покрыто чешуей, реже голое. Эоцен — ныне.

Scorpaena Linnaeus, 1758. Тип рода — *S. porcus* L., 1758; соврем., В. Атлантика. Высота тела 2,5—3 раза в длину. Голова большая, слабо

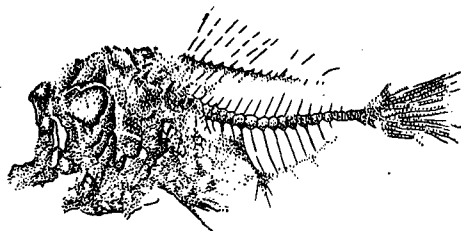


Рис. 192. *Scorpaena pilari* Kramberger, × 1; олигоцен, Румыния (Раусă, 1934)

сжатая с боков, верхняя челюсть заходит за вертикаль середины глаза. На орэгскулум два сильных шипа. Позвонков 24, около 14 хвостовых. В спинном плавнике 12—13 колючих и 9—10 мягких лучей. Чешуя обычно ктеноидная, умеренно крупная (рис. 192). Около восьми видов. Эоцен Украины; миоцен Хорватии, Алжира и Калифорнии.

Scorpaenoides Priem, 1899. Тип рода — *S. porovicii* Pr., 1899; эоцен Румынии. Как *Scorpaena*, но тело более удлиненное, позвонков 25—

27, брюшные плавники с сильными шипами, заходящими за начало анального. Один вид. Олигоцен Кавказа; эоцен — олигоцен Румынии.

Кроме того: *Ampheristus* König, 1825, эоцен Англии; *Scorpaenopterus* Steindachner, 1859, миоцен Австрии; *Sebastodes* Gill, 1861, миоцен Калифорнии; *Jemelkia* White et Moy-Thomas, 1941 (*Ctenopoma* Heckel, 1856, nom. praecoc.); *Aneoscopus* White et Moy-Thomas, 1940 (*Eoscorpius* Jordan et Gilbert, 1919, nom. praecoc.).

СЕМЕЙСТВО TRIGLIDAE RISSO, 1826. МОРСКИЕ ПЕТУХИ

Тело удлиненное. Голова покрыта шероховатыми костными пластинками, некоторые из них несут шипы. Suborbitalia расширены и покрывают щеки. Праеорбиталиа смещены на верхнюю рыла. Мелкие зубы на челюстях, сошнике и у некоторых на нёбных. Позвонков 25—39. Спинных плавников два, колючий заметно короче мягкого. В анальном шипов нет. Три нижних луча грудных обособлены в виде длинных пальцевидных отростков. Тело покрыто чешуей, иногда с 1—2 рядами костных пластинок. Эоцен — ныне.

Trigla Linnaeus, 1758. Тип рода — *T. gurnardus* L., 1758; соврем. В. Атлантика. Высота тела 4—5 раз в длину. Рыло несколько удлиненно, предглазничное расстояние больше заглазничного. Верхняя челюсть обычно не доходит до вертикали середины глаза. Зубов на нёбных нет. Жаберных лучей семь. Позвонков 32—38. Спинные плавники соприкасаются или разделены заметным промежутком. Тело покрыто мелкой чешуей, горло и основание грудных плавников голое. Вдоль основания грудных плавников и боковой линии по ряду костных пластинок. Около 10 видов. Олигоцен Бельгии и Германии; миоцен Австрии, Италии и Алжира.

Кроме того: *Persistedion* Lawley, 1876.

СЕМЕЙСТВО COTTIDAE RICHARDSON, 1836. ПОДКАМЕНЩИКИ

Тело обычно веретенообразное. Голова приплюснутая, не заключена в панцирь из костных пластинок. Заглазничных косточек 2—3. Зубы на челюстях обычно мелкие, на сошнике и нёбных могут отсутствовать. Жаберных лучей, как правило, шесть. Позвонков 29—51. Спинные плавники разделены или соприкасаются у основания. В анальном нет колючих лучей. Нижние лучи грудных укорочены; нет обособленных пальцевидно-удлиненных лучей. Брюшные с одним колючим и 2—5 мягкими лучами. Тело голое или покрыто костными пластинками, иногда шипиками. Олигоцен — ныне.

Cottus Linnaeus, 1758. Тип рода — *C. gobio* L., 1758; соврем., Европа, Ср. Азия. Высота тела 4—7 раз в длину. Голова слабо вооружена: шипы, если есть, то только на *praeperculum* и *subperculum*. Зубы на челюстях и сошнике, на нёбных могут отсутствовать. Позвонков 33—38. Спинные плавники соприкасаются между собой

или разделены небольшим промежутком. Анальный с 10—22 лучами. Тело голое или густо покрыто шипиками. Около семи видов. Оligоцен Бельгии; плейстоцен З. Европы и С. Америки.

Кроме того: *Cottopsis* Priem, эоцен Ирана; *Lirosceles* Jordan, 1925, миоцен Калифорнии.

ОТРЯД PLEURONECTIDA (HETEROSOMATA). КАМБАЛООБРАЗНЫЕ

Плавники обычно без колючих лучей. Рот окаймляют *praemaxillaria*. Череп несимметричный, оба глаза на одной стороне головы. Теменные разделены вклинившимся между ними *supraoccipitale*. *Posttemporale* вильчатое. Верхние и нижние ребра есть или их нет. Межмышечных косточек нет. Спинной и анальный плавники очень длинные. В брюшных не более шести лучей. Хвостовой с 17 главными лучами. Плавательного пузыря у взрослых нет. Кости без костных клеток. Эоцен — ныне. Подотряды: *Psettoidei* и *Pleuronectoidei*.

ным. В спинном 60—70 лучей. Хвостовой широкий, усеченно-округлый. Тело покрыто мелкой циклоидной чешуей или костными бугорками (рис. 193). Около пяти видов. Миоцен Кавказа; эоцен — миоцен З. Европы.

ПОДОТРЯД PLEURONECTOIDEI

Плавники у всех без колючих лучей. Базисфеноида нет. *Supramaxillare* нет. Спинной плавник простирается на голову. Позвонков 24—70. Эоцен — ныне. Семейства: *Bothidae*, *Pleuronectidae*, *Soleidae*, *Eobuglossidae*.

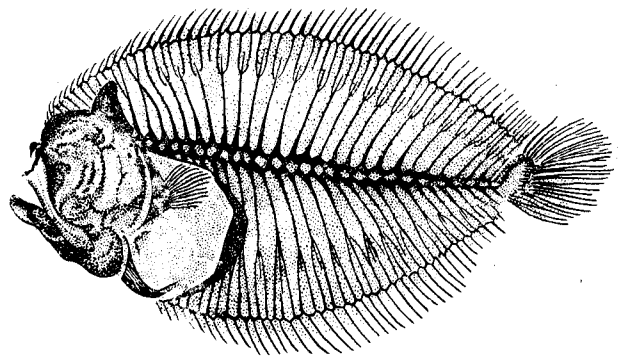


Рис. 193. *Rhombus minimus* Agassiz, $\times 1$; эоцен, Италия (Agassiz, 1839)

СЕМЕЙСТВО BOTHIDAE. РОМБЫ

Тело умеренно удлиненное. Голова обычно крупная. Глаза, как правило, на левой стороне. Рот большой, конечный. Нижняя челюсть выдается. Носовое отверстие слепой стороны обычно у края головы. Зубов на нёбных нет. Одно или два *postcleithra* с каждой стороны. Позвонков 28—43, хвостовых 19—33. Все лучи плавников членистые. Брюшные асимметричные, хвостовой обособленный, не сливается с анальным и спинным.

Eobothus Eastman, 1914. Тип рода — *Rhombus minimus* Agassiz, 1842; эоцен Италии. Как *Rhombus*, но тело обычно менее высокое, позвонков не более 29, в спинном плавнике 50—65 лучей (табл. XIV, фиг. 1). Два вида. Эоцен Узбекистана и Италии.

Paralichthys Girard, 1858 (*Vorator* Jordan, 1925). Тип рода — *P. maculatus* Gir., 1858; соврем., Пацифика. Как *Rhombus*, но тело удлиненное, зубов на сошнике нет, позвонков 35—45, в спинном плавнике 70—95 лучей, чешуя мелкая, ктеноидная. Один вид. Миоцен Калифорнии.

Evesthes Gilbert, 1910. Тип рода — *Ev. jordani* Gilb., 1910; миоцен Калифорнии. Сходен с *Paralichthys*, но позвонков около 33, в спинном плавнике около 65 лучей (рис. 194). Один вид.

Rhombus Cuvier, 1817. Тип рода — *Pleuronectes rhombus* Linnaeus, 1758; соврем., С. Атлантика. Высота тела 1,2—2,5 раза в длину. Длина головы обычно меньше высоты тела. Длина верхней челюсти не меньше половины длины головы. Мелкие зубы на обеих челюстях и сошнике. Позвонков 30—38. Парапофизы хорошо развиты. Брюшные плавники не соединены с аналь-

Кроме того: *Imhoffius* Chabanaud, 1940, эоцен Франции; *Bothus* Rafinesque, 1810, палеоген Европы; *Arnoglossus* Bleeker, 1862, миоцен Австрии.

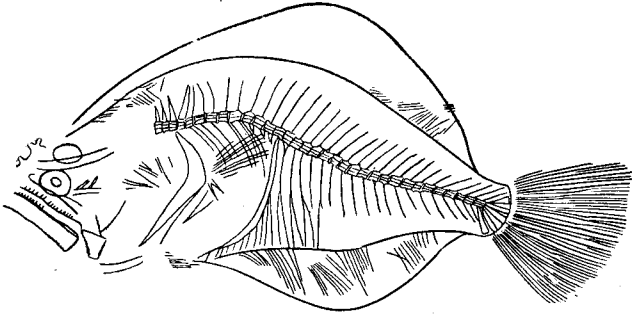


Рис. 194. *Evesthes jordani* Gilbert, $\times 0,3$; миоцен, Калифорния (David, 1943)

СЕМЕЙСТВО PLEURONECTIDAE
RAFINESQUE, 1815. КАМБАЛОВЫЕ

Рот небольшой или умеренно большой. Глаза, как правило, на правой стороне. С каждой стороны по одному *postcleithrum*. Позвонков не менее 30. Брюшные плавники симметричные. В остальном сходно с *Bothidae*.

Hippoglossoides Gotsche, 1835. Тип рода — *Pleuronectes limandoides* Bloch., 1787; соврем., С. Атлантика. Высота тела около 2,5 раз в длину. Длина головы в полтора раза меньше высоты тела. Глаза разделены узким межглазничным промежутком, покрытым чешуей. Длина верхней челюсти меньше половины, но больше трети длины головы. На челюстях мелкие острые зубы в один ряд; челюсти и зубное вооружение симметричные. На сошнике зубов нет. Позвонков 40—46. Спинной плавник начинается над глазом, хвостовой не выемчатый. Чешуя мелкая, ктеноидная. Боковая линия почти прямая (рис. 195). Миоцен Кавказа?

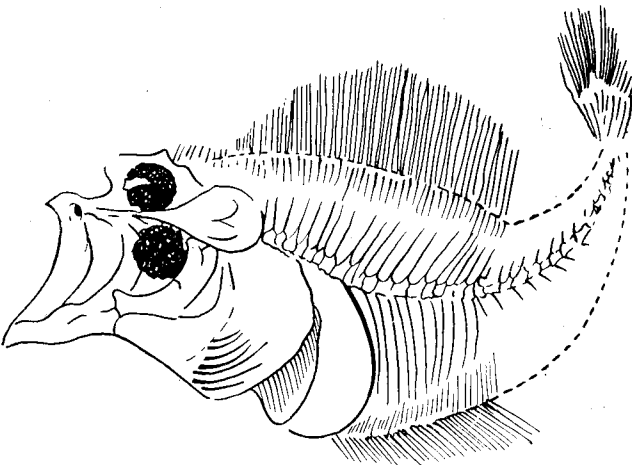


Рис. 195. *Hippoglossoides macroptera* Smirnov, $\times 4$; н. миоцен, Кавказ (Смирнов, 1936)

Citharichthys Bleeker, 1862. Тип рода — *C. cayennensis* Bl., 1862; соврем., Атлантика, тропики. Высота тела 2—2,5 раза в длину. Длина головы в 1,5—2 раза меньше высоты тела. Рот умеренно большой, длина верхней челюсти обычно не более трети длины головы. Зубы на челюстях мелкие, однорядные; сошник без зубов. Позвонков 30—40. Спинной плавник начинается впереди глаза, хвостовой округлый или усеченно-округлый. Чешуя мелкая или средней величины, ктеноидная. Боковая линия прямая. Два вида. Миоцен Алжира; олигоцен Европы.

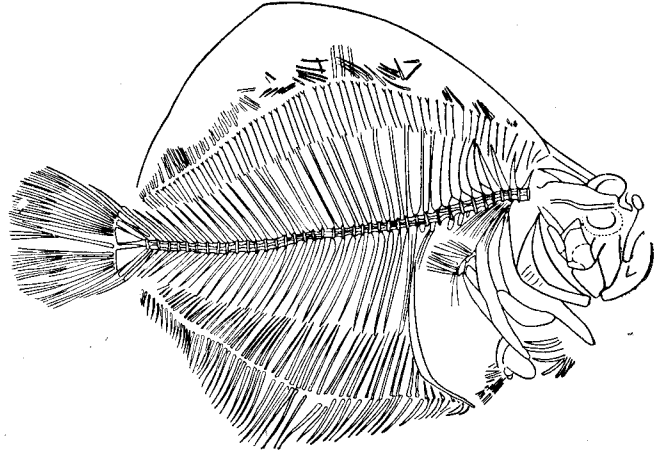


Рис. 196. *Pleuronichthys velifer* (Jordan), $\times 0,2$; миоцен, Калифорния (David, 1943)

Pleuronichthys Girard, 1854. Тип рода — *P. coenosus* Gir., 1854; соврем., Тихоокеанское побережье Америки. Высота тела около 2 раз в длину, длина головы вдвое меньше высоты тела. Рыло очень короткое, тупое. Рот маленький. На челюстях несколько рядов тонких острых зубов, более сильных на слепой стороне. Сошник без зубов. Позвонков 37—40. Спинной плавник начинается впереди глаз, его передние лучи переходят на слепую сторону, хвостовой округлый. Чешуя мелкая, циклоидная, не налегающая, погруженная в кожу. Боковая линия слабо изогнута, обычно с придаточной ветвью (рис. 196). Один вид. Миоцен Калифорнии.

Pleuronectes Linnaeus, 1758 (*Platessa* Cuvier, 1817). Тип рода — *P. platessa* L., 1758; соврем., побережье Европы и С.-З. Азии. Похож на *Pleuronichthys*, но зубы на челюстях тупо-конические, за глазами сплошной костный гребень, вдоль основания спинного и анального плавников ряд костных пластинок, так же и на боках тела. Спинной плавник начинается против глаз и не переходит на слепую сторону. Позвонков 32—

39. Около трех видов. Миоцен Австралии; плейстоцен Англии.

? *Protopsetta* Smirnov, 1936. Тип рода — *P. parvula* Sm., 1936; миоцен Кавказа.

СЕМЕЙСТВО SOLEIDAE BONAPARTE, 1833.

МОРСКИЕ ЯЗЫКИ

Тело умеренно удлинненное. Голова обычно короткая. Рот небольшой, конечный или нижний, нижняя челюсть не выдается. Челюсти обычно сильно изогнутые. Жаберные отверстия узкие. Позвонков 22—57. Грудные и брюшные плавники маленькие или отсутствуют. Хвостовой сливается с анальным и спинным или отделен от них небольшим промежутком. Эоцен — ныне.

Solea Quensel, 1806. Тип рода — *Pleuronectes solea* Linnaeus, 1758; соврем., В. Атлантика. Высота тела 3—4 раза в длину, длина головы в полтора—два раза меньше высоты тела. Глаза обычно на правой стороне. Позвонков 40—50. Грудные плавники небольшие, на слепой стороне есть. Правый брюшной узкий в основании, не сливается с анальным. Хвостовой усеченный или округлый, отделен небольшим промежутком от спинного и анального. Чешуя мелкая, ктено-

идная. Около 10 видов. Миоцен Предкавказья, Алжира; третика Европы.

Monochirus Rafinesque, 1814. Тип рода — *M. hispidus* Raf., 1814; соврем., Атлантика. Сходен с *Solea*, но грудного плавника у некоторых на слепой стороне нет, позвонков 34—40. Один вид. Миоцен Сицилии и Алжира.

Achirus Lacépède, 1803. Тип рода — *A. fasciatus* Lac., 1803; соврем., Атлантика. Высота тела 1,5—2 раза в длину. Голова короткая, высокая. Межглазничный промежуток узкий, глаза на правой стороне. Зубы на челюстях очень мелкие, только со слепой стороны. Позвонков около 30. Спинной плавник начинается почти на вершине рыла, грудной на слепой стороне отсутствует. Брюшной на правой стороне, с широким основанием, соединен с анальным. Хвостовой стебель высокий, очень короткий, плавник округлый, отделен от спинного и анального узким промежутком. Один вид. Миоцен Алжира.

Кроме того: *Anoterisma* и *Arambourgichthys* Chabanaud, 1939, миоцен Алжира; *Microchirus* Bonaparte, 1846, миоцен Алжира и Сицилии; *Turahbuglossus* Chabanaud, 1937, эоцен Египта.

ОТРЯД ECHENEIDIDA (DISCOCERPHALI). ПРИЛИПАЛООБРАЗНЫЕ

Сходен с Percida, но первый спинной плавник превращен в присасывательный диск на голове. Колючек во втором спинном и анальном нет. Чешуя циклоидная. Плавательного пузыря нет. Олигоцен — ныне. Семейство Echeneididae.

СЕМЕЙСТВО ECHENEIDIDAE RAFINESQUE, 1810. ПРИЛИПАЛЫ

Тело веретенообразное, удлинненное. Череп ширикий, уплощенный. Рот умеренно большой, ргаемахиллаге не выдвигаемое, нижняя челюсть выступает. Мелкие зубы полоской на челюстях, сошнике, небных и обычно на языке. Жаберная крышка без шипов. Жаберных лучей около семи. Позвонков 23—30, хвостовых 13—16. Присасывательный диск занимает всю поверхность головы. Спинной и анальный плавники длинные, грудные высоко на боках. Брюшные под

грудными, тесно сближены, с одним колючим и пятью мягкими лучами. Чешуя мелкая. Олигоцен — ныне.

Opisthomyzon Cope, 1889. Тип рода — *Echeneis glaronensis* Wettstein, 1886; олигоцен Швейцарии. Высота тела около пяти раз в длину. Присасывательный диск короткий, с шестью сегментами, не простирается вперед за межглазничную область. Позвонков 23—24. В спинном и анальном плавниках по 20—27 лучей. Один вид.

Echeneis Linnaeus, 1758. Тип рода — *E. naucrates* L., 1758; соврем., в тропических и теплых морях. Сходен с *Opisthomyzon*, но тело более вытянутое, присасывательный диск удлинненный, с 20—28 сегментами, простирается вперед почти до вершины рыла. Позвонков около 30. В спинном и анальном плавниках по 30—40 лучей (табл. VI, фиг. 4). Около трех видов. Олигоцен — миоцен Кавказа; олигоцен Карпат.

ОТРЯД TETRODONTIDA (PLECTOGNATHI). СРОСТНОЧЕЛЮСТНЫЕ

Теменных костей нет. Maxillare обычно плотно соединено с праемахилларе, иногда полностью слито с ним. Носовых и подглазничных костей нет. Posttemporale, если есть, не вильчатое, соединено швом с pteroticum. Жаберные отверстия небольшие. Нижних ребер нет. Брюшные плавники; если есть, под грудными или недалеко за ними. Тазовые кости сращены между собой, иногда отсутствуют. Тело покрыто шероховатой чешуей, шипами или костными пластинками, реже голое. В. мел — ныне. Подотряды: Balistoidei, Ostracioidei, Tetrodontoidei и Moloidei.

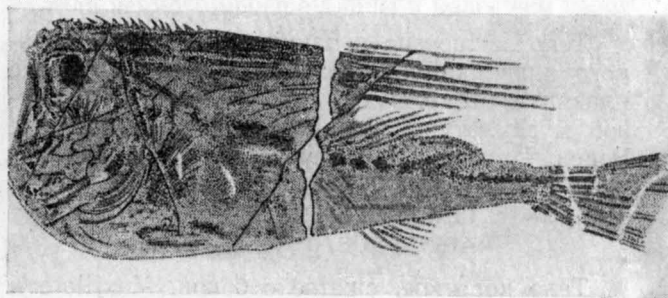


Рис. 197. *Spinacanthus blennioides* Agassiz, $\times 0,7$; эоцен, Италия (Agassiz, 1839)

ПОДОТРЯД BALISTOIDEI (SCLERODERMI). СПИНОРОГИ

Основание черепа двойное. Dentale и articulare полностью сращены. Supracleithrum вертикальное. Остистые отростки не раздвоенные. Жесткий спинной плавник, если есть, с немногочисленными лучами. Брюшные плавники отсутствуют или рудиментарны, в хвостовом 10—18 лучей. Эоцен — ныне. Семейства: Triacanthidae, Triodontidae, Balistidae, Monacanthidae, Eotrigonodontidae.

СЕМЕЙСТВО TRIACANTHIDAE BLEEKER, 1859

Этмоидный отдел черепа высокий. Праемахиллария не слиты с тахиллария. Зубы на челюстях и глоточных костях конические или резцевидные. Жаберных лучей шесть. Тазовые кости соединены с cleithra. Туловищные позвонки с парапофизами. Первый спинной плавник с 2—7 колючими лучами, второй спинной и анальный короткие. Брюшные в виде шипов. Чешуя мелкая. Эоцен — ныне.

Spinacanthus Agassiz, 1844 ((*Protobalistum* Zigno, 1885). Тип рода — *S. blennioides* Ag., 1844; эоцен Италии. Зубы сильные, однорядные. Грудные плавники небольшие. В первом спинном 6—7 больших колючих лучей. Второй спинной и анальный небольшие, короткие. Хвостовой округлый (рис. 197). Один вид.

Acanthopleurus Agassiz, 1844. Тип рода — *A. serratus* Ag., 1844; олигоцен Швейцарии. Брюшные плавники в виде сильных подвижных шипов. В первом спинном один сильный колючий луч, позади которого около трех маленьких и слабых колючек. Второй спинной и анальный

невысокие, но сравнительно длинные. Хвостовой округлый. Один вид.

Кроме того: *Marosia* Beaufort, 1925, миоцен Целебеса; *Protriacanthus* Erasmo, 1946, мел Триеста.

СЕМЕЙСТВО BALISTIDAE RAFINESQUE, 1810. СПИНОРОГИ

Этмоидный отдел черепа удлинённый. Праемахиллария плотно соединены с тахиллария. Зубы на челюстях резцевидные, в один или два ряда. Тазовая кость длинная, подвижно сочленена с cleithrum. Позвонков 17, хвостовых 10, туловищные с хорошо развитыми парапофизами. Первый спинной плавник с 2—3 колючими лучами, второй спинной и анальный — длинные. Брюшные отсутствуют или представлены одним коротким шипом. Олигоцен — ныне.

Balistes Linnaeus, 1758. Тип рода — *B. vetula* L., 1758; соврем., тропическая зона Атлантики. Тело высокое, сжатое с боков. Глаза высоко близ затылка. Зубы резцевидные, обычно по четыре с каждой стороны. Жаберные отверстия маленькие. Между глазом и ноздрей заметная выемка. Первый спинной плавник с тремя незазубренными колючими лучами. Второй спинной и анальный в передней части высокие. Грудные маленькие, брюшные редуцированы. Чешуя гладкая. Один вид. Миоцен Алжира.

Oligobalistes Daniltshenko, 1960. Тип рода — *O. robustus* Dan., 1960; олигоцен (хадум) Кавказа. Сходен с *Balistes*, но передний луч первого спинного плавника сильно увеличен и по переднему краю с рядами мелких зубцов, выемка в преорбитальной области головы отсутствует, передняя часть второго спинного и анального невысокие (табл. XIII, фиг. 1, 2).

? *Acanthoderma* Agassiz, 1844, олигоцен Швейцарии.

ПОДОТРЯД OSTRACIOIDEI. КУЗОВКИ

Тело заключено в панцирь. Колючего спинного плавника нет. Тазовые кости и брюшные плавники отсутствуют. Позвонков 14—16. Осевой мускулатуры нет. Воздушного мешка нет. Эоцен — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО OSTRACIDAE RAFINESQUE, 1810, КУЗОВКИ

Тело короткое, сжатое с боков. Maxillare и praemaxillare тесно соединены. Cleithrum, postcleithrum и коракоид сильно расширены. Позвонки передней части тела удлинены. Парапофизы развиты слабо. Ребер нет. Мягкий спинной и анальный плавники короткие, отодвинуты назад. Эоцен — ныне.

Ostracion Linnaeus, 1758. Тип рода — *O. tetragonus* L., 1758; соврем., Атлантика. Высота тела 2—2,5 раза в длину. Голова высокая, с крутым верхним профилем. Глаза большие, высоко. Позвонков 14. В спинном плавнике 9—10 лучей. Хвостовой стебель тонкий, плавник округлый или усеченный, с 10 лучами. Около трех видов. Эоцен Бельгии и Италии; олигоцен Румынии.

ПОДОТРЯД TETRODONTOIDEI (GYMNODONTES). ФАХАКИ

Основание черепа простое. Dentale и articulare соединены швом. Челюсти с ганоидным покровом. Supracleithrum расположено косо. Позвонков 16—21, остистые отростки передних раздвоенные. Колючего спинного плавника нет. Анальный без колючих лучей. Тазовые кости и брюшные плавники отсутствуют. В хвостовом 10—12 лучей. Тело голое или покрыто шипиками, реже костными пластинками. Воздушный мешок есть. Эоцен — ныне. Семейства: Tetrodontidae, Diodontidae, Eodiodontidae.

СЕМЕЙСТВО TETRODONTIDAE BONAPARTE, 1832. ФАХАКИ

Тело несколько удлиненное, слабо сжатое с боков, иногда очень широкое. Зубы на челюстях слиты, образуют подобие клюва с заметным срединным швом. Нёбные кости без зубов. Praemaxillaria не выдвигаемые, соединены с maxillaria. Жаберные отверстия узкие, близ грудных плавников. Interoperculum в виде длинного стержня, не соединяется с suboperculum. Жаберных лучей шесть, первый в виде широкой

пластинки. Позвонков 16—21, хвостовых 9—13, туловищные без парапофиз. Ребер нет. Спинной плавник против анального. Грудные короткие, широкие. Эоцен — ныне.

Tetrodon Linnaeus, 1758. Тип рода — *T. lineatus* L., 1758; соврем., Пацифика. Высота тела 2—3 раза в длину. Длина головы меньше высоты тела. Глаза большие, расположены близ верхнего профиля головы. Предглазничное расстояние меньше заглазничного. Спинной и анальный плавники короткие, округлые, с 7—10 лучами. Тело голое или покрыто шипиками. Около трех видов. Эоцен и плиоцен Италии; миоцен Сардинии.

СЕМЕЙСТВО DIODONTIDAE VIBRON, 1855. ЕЖИ-РЫБЫ

Тело слабо удлиненное, широкое, несколько сжатое дорзовентрально. Зубы на челюстях образуют подобие клюва, но не разделены срединным швом. Interoperculum соединяется с suboperculum. По ряду других признаков сходны с Tetrodontidae. Эоцен — ныне.

Diodon Linnaeus, 1758 (*Megalurites* Costa, 1850; *Enneodon* Heckel, 1854; *Heptadiodon* Bronn, 1855; *Gymnodus* Delfortrie, 1871; *Progymnodon* Dames, 1883). Тип рода — *D. hystrix* L., 1758; соврем., тропические моря. Тело, за исключением переднего конца рыла и хвостового стебля, покрыто длинными жесткими иглами. Глаза умеренно большие, заметно ниже верхнего профиля головы. В спинном и анальном плавниках 11—13 лучей. Около 12 видов. Эоцен Италии, Египта, Индии, США; миоцен Франции, Италии, Сицилии, Мальты и Алжира.

Chilomycterus Barneville, 1846. Тип рода — *C. reticulatus* Barn., 1846; соврем., Атлантика. Сходен с *Diodon*, отличаясь короткими и прочными иглами, более коротким хвостовым стеблем и маленькими непарными плавниками. Один вид. Миоцен Сицилии.

Кроме того: *Kyrtogymnodon*, *Oligodiodon* Tavani, 1955.

ПОДОТРЯД MOLOIDEI. ЛУНЫ-РЫБЫ

Скелет содержит много хряща. Отолитов нет. Лопатка зачаточная. Позвонков 16—17. Спинной и анальный плавники поддерживаются длинной пластинкой. Колючего спинного нет, анальный без колючих лучей. Брюшные плавники и тазовые кости отсутствуют. Хвостового стебля нет, в плавнике 13 лучей. Воздушного мешка нет. Миоцен — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО MOLIDAE RANZANI, 1837.
ЛУНЫ-РЫБЫ

Тело короткое или слабо удлинненное, сжатое с боков. Рот конечный, очень маленький. Зубы на челюстях соединены, образуя клюв без медиального шва. Praemaxillare не выдвигаемое, соединено с maxillare. Нёбные без зубов. Жаберных лучей шесть, первый не расширен в пластинку. Спинной и анальный плавники высокие, отодвинуты назад и соединяются с

широким хвостовым. Грудные высоко на боках.

Mola Koelreuter, 1766 (*Orthagoriscus* Bloch et Schneider, 1801). Тип рода — *M. aculeata* Koelr., 1766; соврем., тропические моря. Высота тела немного меньше длины и более чем вдвое превышает длину головы. Расстояние между вершинами спинного и анального плавников превышает длину тела. Грудные плавники округлые. Кожа плотная, эластичная. Один вид (описан по челюстям). Миоцен Бельгии.

ОТРЯД GOBIESOCIDA (XENOPTERYGII)

Энто- и метаптеригоид отсутствуют. Между праеорегулюм и quadratum отверстие. Праеорегулюм сзади вытянуто в острие. Подглазничных костей нет, предглазничная имеется. Posttemporale не вильчатое. Позвонков 26—36. Ребра прикреплены к ериплеуралия. Колючего спинного

плавника нет, брюшные превращены в присасывательный диск, поддерживаемый сзади postcleithra, спереди cleithra. Тело голое. Плавательного пузыря нет. Одно семейство — Gobiesocidae известно из миоцена Калифорнии.

ОТРЯД BATRACHOIDIDA (HAPLODOCI)

Рот окаймляют праемахиллария и maxillaria. Парасфеноид соединен швом с лобными костями, ериотика слиты с теменными. Мезэптоид нет. Posttemporale не вильчатое, соединено швом с черепом. Позвонков 25—45. Ребер нет, ериплеуралия имеются. Колючий спинной плавник есть. Брюшные не превращены в присоску, расположены на горле. В грудных 4—5 радиалий, нижняя увеличена и расширена дистально. Тело покрыто мелкой ктеноидной чешуей. По ряду признаков сходно с Percida. Миоцен — ныне. Одно семейство.

рокая. Рот большой. Зубы обычно сильные, maxillare без зубов. Праемахиллария выдвигаемые. Жаберных лучей обычно шесть. Спинных плавников два, первый из 2—3 коротких сильных колючек, второй очень длинный, из мягких лучей. Грудные очень широкие, брюшные с одним колючим и 2—3 мягкими лучами. Хвостовой обособленный, округлый. Миоцен — ныне.

Batrachoides Lacépède, 1800. Тип рода — *Gadus tau* Lac., 1800; соврем., прибрежная зона теплых морей. Высота тела 5—6 раз в длине и 1,5—2 раза в длине головы. Верхняя челюсть заходит за вертикаль заднего края глаза. Рыло широкое, короткое, предглазничное расстояние в 3—4 раза меньше заглазничного. В первом спинном плавнике три колючих луча, во втором — 20—25 мягких. Грудные очень широкие, с 19—24 лучами, брюшные заметно впереди грудных. Один вид. Миоцен Алжира.

СЕМЕЙСТВО BATRACHOIDIDAE
SWAINSON, 1839

Тело умеренно удлинненное, несколько сплюснутое дорзовентрально впереди и сжатое с боков в хвостовом отделе. Голова большая, ши-

ОТРЯД LOPHIIDA (PEDICULATI). НОГОПЕРЫЕ]

Теменные кости могут отсутствовать. Орбитосфеноида, базисфеноида и opisthoticum нет. Мезэптоид имеется. Ериотика соприкасаются позади supraoccipitale. Posttemporale короткое, не вильчатое, соединено швом с черепом. Ребер и ериплеуралия нет. Нурurale одно, сращено с телом последнего позвонка. Первый луч спинного плавника (если последний имеется) пре-

образован в особый орган. В грудных 2—4 радиалии, нижняя увеличена и обычно дистально расширена. Брюшные плавники, если есть, на горле, с одним колючим и пятью мягкими лучами. Тело голое или покрыто мелкими шипиками. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии подотряды Lophioidei и Antennarioidei.

ПОДОТРЯД LOPHIOIDEI. МОРСКИЕ ЧЕРТИ

Брюшные плавники есть. Парасфеноид и лобные кости соединены швом. Нижнеглоточные кости с зубами. Псевдобранхий есть. Одно семейство. Эоцен — ныне.

СЕМЕЙСТВО LOPHIIDAE RAFINESQUE, 1810. МОРСКИЕ ЧЕРТИ

Тело умеренно удлинненное, сжатое дорзовентрально. Голова большая, уплощенная. Рот очень широкий. Нижняя челюсть выдается, верхняя выдвигаемая, surmaxillare нет. Челюсти и обычно сошник и нёбные с сильными зубами. В грудных плавниках по две радиалии. Жесткий спинной плавник с шестью лучами, три на голове. Второй спинной против анального. Эоцен — ныне.

Lophius Linnaeus, 1758. Тип рода — *L. piscatorius* L., 1758; соврем., Атлантика. Высота тела 6—9 раз, ширина 2—2,5 раза в длину. Ширина головы обычно равна ее длине. Глаза небольшие, широко расставленные. Жаберные отверстия широкие, под или позади основания грудных плавников. Жаберных тычинок нет. Позвонков 25—32. В мягком спинном и анальном плавниках 8—12 лучей. Грудные широкие, с 23—29 лучами. Около пяти видов. Эоцен Италии; олигоцен Бельгии; миоцен Алжира.

ПОДОТРЯД ANTENNARIOIDEI МОРСКИЕ МЫШИ

Как Lophioidei, но парасфеноид и лобные кости не соединяются, псевдобранхий отсутствуют. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии одно семейство.

СЕМЕЙСТВО ANTENNARIIDAE GILL, 1863. МОРСКИЕ МЫШИ

Тело умеренно удлинненное, сжатое с боков. Рот большой, косой. Нижняя челюсть выступает, верхняя выдвигаемая. Зубы на челюстях мелкие. Жаберные отверстия небольшие, узкие. Жесткий спинной плавник из 1—3 щупальцевидных лучей, мягкий значительно длиннее анального. Эоцен — ныне.

Histionotophorus Eastman, 1904. Тип рода — *Histiocephalus bassanii* Zigno, 1887, пом. палеоэоц., эоцен Италии. Высота тела 2,5—3 раза в длину и равна длине головы. Позвонков 18—22. Грудные плавники далеко отодвинуты назад, их лучи вертикальны. Во втором спинном около 13 лучей, в анальном — около девяти. Хвостовой большой, с восемью разветвленными лучами. Один вид.

ЛИТЕРАТУРА

1. Palaeoniscii, Chondrostei, Polypteri

Ауэрбах М. 1871. Гора Богдо. Зап. Имп. Русск. геогр. об-ва, т. 4, стр. 1—82.

Берг Л. С. 1936. *Teleopterina* n. g.— представитель высокоорганизованных Actinopterygii из карбона Северной Америки. Докл. АН СССР, т. 4 (13), № 7 (III), стр. 333—335.— 1939. Пинеальное отверстие у Palaeoniscidae. Там же, т. 25, № 7, стр. 635—637.— 1940а. О положении Polypteridae в системе. Зоол. ж., т. 19, № 5, стр. 727—740.— 1940б. Система рыбообразных и рыб, нынеживущих и ископаемых. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 5, вып. 2, стр. 87—517.— 1945. Некоторые замечания о роде *Palaeoniscinotus* Rohon из юры Усть-Балая. АН СССР, Вопр. Геол. Сибири, т. 1, стр. 31—34.— 1947. О новой рыбе *Holuroopsis yavorskyi* n. g., n. sp. (Palaeoniscoidei) из пермских отложений Кузнецкого бассейна. Вестн. Зап.-Сиб. геол. упр., вып. 3, стр. 53—58.— 1948а. О положении *Acipenseriformes* в системе рыб. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 7, стр. 7—57.— 1948б. О роде *Coccolepis* Agassiz (Pisces, Palaeoniscoidei). Докл. АН СССР, т. 60, № 7, стр. 1243—1244.— 1958. Нижнекаменноугольные рыбы из Ачинского округа. Вопр. ихтиол., вып. 11, стр. 142—153.

Геккер Р. Ф. 1948. Каратауское местонахождение фауны и флоры юрского возраста. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 15, вып. 1, стр. 7—85. Гориздрю-Кульчицкая З. Ф. 1923. Рыбные сланцы в Туркестане. Изв. Туркест. Отд. Русск. геогр. об-ва, т. 16, стр. 178.— 1926. Рыбы сланцев Кара-Тая. Изв. Ср.-Аз. ком-та стар. иск., т. 1, стр. 183—192.

Егоров А. Г. и Иваньев Л. Н. 1956. Ископаемый осетр Забайкалья. Природа, № 3. Еремеева Е. Ф. 1940. Строение скелета парных плавников Palaeoniscidae Кара-Тая. Сб. памяти А. Н. Северцова, т. 2, ч. 1, стр. 321—348.

Кротов Б. 1904. Рыбы пермских отложений России. Тр. об-ва естествоиспыт. Имп. Казанск. ун-та, т. 38, вып. 3, 1903, стр. 1—40.

Матвеев Б. С. 1940а. К вопросу онтогенеза костного черепа осетровых рыб Chondrostei. Докл. АН СССР, т. 27, № 6, стр. 631—634.— 1940б. О происхождении костных чешуй рыб. Развитие ганоидных чешуй *Polypterus*. Там же, т. 29, № 8—9, стр. 651—653. Матвеева А. А. 1958. Палеонисциды изык-чульского горизонта Минусинской котловины. Вопр. ихтиол., вып. 11, стр. 154—161.

Нечаев А. 1894. Фауна пермских отложений восточной полосы Европейской России. Тр. об-ва естествоиспыт. Имп. Казанск. ун-та, т. 27, вып. 4, стр. 382—386.

Обручев Д. В. 1948. Об эволюции строения покровных костей костных рыб. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, стр. 281—285.— 1955. Работы Л. С. Берга по ископаемым рыбам. Сб. памяти акад. Л. С. Берга, изд. АН СССР, стр. 127—137.

Планер Д. 1854. Об ископаемой рыбе, найденной в песчанике Пермского округа. Горный ж., т. 3, кн. 7, стр. 98.

Рейс О. М. 1910. Фауна рыбных сланцев Забайкальской области. Геол. исслед. и разв. раб. по линии Сиб. ж. д., вып. 29, стр. 1—68.

Северцов А. Н. 1922. Положение хрящевых ганоидов в системе. Зоол. ж., т. 3, № 1—2, стр. 1—33. Солодухо М. Г. 1952. Находка представителей сем. *Platyotidae* в верхнеказанских отложениях окрестностей Печищи (Тат. АССР). Уч. зап. Казанск. ун-та, т. 3, кн. 1.

Хабаров А. В. 1926а. К диагностике видов *Acrolepis murchisoni* Fisch. и *Acrolepis rhombifera* Eichw. Изв. Геол. ком-та, т. 43, № 9, стр. 1058—1063.— 1926б. О чешуйках рыб с р. Кёжим-Теровея. Там же, т. 45, № 2, стр. 92—93.— 1927. Об остатках *Eurynotus* из Кузнецкого бассейна. Там же, т. 46, № 4, стр. 311—328.— 1928. О присутствии рода *Atherstonia* A. Smith Woodward в пермских отложениях Европейской России. Там же, т. 46, № 10, стр. 1281—1291.— 1939. Класс Pisces. Рыбы. Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, т. 5. Ср. и в. отделы каменноугольной системы, стр. 164—170.

Шомысов Н. М. 1954. Остатки ископаемых ганоидных рыб в верхнепермских отложениях бассейна Верхней Печоры. Уч. зап. Горьковск. ун-та, вып. 25, стр. 275—280.

Abel O. 1906. Fossile Flugfische. Jahrb. geol. Reichsanst., Wien, Bd. 56, S. 1—88. Aldinger H. 1931a. Über carbonische Fische aus Weftalen. Paläontol. Z., Bd. 13, S. 186—201.— 1931b. Über Reste von *Birgeria* (Pisces, Palaeoniscidae) aus der alpinen Trias. Neue Jahrb. Mineral., etc., Beil.-Bd. 66, B, S. 167—180.— 1932. Über einen Eugnathiden aus der unteren Wolga-Stufe von Ostgrönland. Ibid., v. 86, N 4, p. 1—51.— 1935. Das Alter der jungpalaeozoischen Poïdonomya chiefer von Ostgrönland. Ibid., v. 98, N 4, p. 1—24.— 1937. Permische Ganoïdfische aus Ostgrönland. Ibid., v. 102, N 3, p. 1—392.— 1939. Die geologische und palaeontologische Bedeutung der permischen Ganoïdfische Ostgrönlands. Mitt. naturforsch. Ges. Schaffhausen, Bd. 16, S. 165—166. Ales-

s a n d r i G. de W. 1910. Studii sui pesci triasici della Lombardia. Mem. Soc. ital. Sci. natur. Milano, v. 7, N 1, p. 145—155.— 1920. Sopra alcuni avanzi di pesci triasici della Lombardia. Atti Soc. ital. Sci. natur. Milano, v. 59, p. 85—104. A l l i s E. Ph. 1922a. The cranial anatomy of *Polypterus*. J. Anat., London, v. 56, p. 189—294.— 1922b. The myodome and the trigeminofacialis chamber in the Coelacanthidae, Rhizodontidae and Palaeoniscidae. Ibid., v. 56, p. 149—154. A n d e r s s o n E. 1916a. Über einige Trias-Fische aus der Cava Trefontane, Tessin. Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala, v. 15, p. 13—34.— 1916b. Beschreibung einiger Fischreste aus Madagascar und Siam. Ibid., v. 13, N 2, p. 227—232. A y r e s W. O. 1850. Description of a new species of *Polypterus* from West Africa. J. natur. Hist. Boston, v. 6, N 2, p. 241—246.

B a i r d D. 1962. A haplolepid fish fauna in the Early Pennsylvanian of Nova Scotia. Palaeontology, v. 5, N 1, p. 22—29. B e l l o t t i C h. 1857. Descrizione di alcune nuove specie di pesci fossili di Perledo e di altre località Lombarde. In S t o p p a n i A.: Studii geologici e paleontologici sulla Lombardia, Milano, v. 20, p. 418—438. B e l t a n L. 1958a. Étude sommaire d'un moulage naturel de la cavité crânienne d'un *Boreosomus* de l'Eotrias de Madagascar. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, v. 245, p. 549—551.— 1958b. Remarques concernant la variabilité du nombre des pariétaux chez le genre *Saurichthys*. Ibid., v. 247, p. 1634—1636.— 1962. Remarques concernant la croissance des os dermiques chez les ganoïdes. Coll. Intern. Centre Nat. Réch. Sci., N 104, p. 109—114. B e r g L. S. 1936. Über die Gattung *Palaeoniscinotus* Rohon (Palaeoniscoidei) aus dem Jura von Sibirien. Trav. Inst. Palaeoz. Acad. Sci. URSS, v. 5, p. 35—42.— 1936b. On a fossil flying fish from Canada. Copeia, N 3, p. 166.— 1940. Two new palaeoniscid genera, *Euryotoides* and *Amblypterygia*, from the Upper Permian of Kargala (basin of Ural River). Bull. Acad. Sci. URSS, Cl. Sci. Biol., N 3, p. 414—419.— 1941a. Lower Triassic fishes of the Tunguska Coal Basin, Yenisei, Siberia. Ibid., N 3, p. 458—474.— 1941b. *Acrolepis macropoma* n. sp. (fam. Palaeoniscidae) from the Tunguska Coal Basin, Siberia. Ibid., p. 475—478. B o c k W. 1959a. The Edison Fault and the paleontology of some Lockatong beds. Proc. Pennsylvania Acad. Sci., v. 33, p. 156—161.— 1959b. New eastern American Triassic fishes and Triassic correlations. Research Ser. Geol. Center Pennsylvania, v. 1, p. 1—84. B o u l e n g e r G. A. 1898. On the species of *Polypterus*. Ann. Mag. Natur. Hist. (7), v. 2, p. 416—420.— 1899. A contribution to the history of the Carboniferous ganoid, *Benedenius deneensis* Traquair, with notes on two newly discovered specimens. Ibid., v. 4, p. 445—451.— 1902. Further remarks on the Carboniferous ganoid *Benedenius deneensis* Traquair. Ibid., v. 5, p. 52—53. B r e d e r C. M. 1947. An analysis of the geometry with especial reference to the squamation of fishes. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., v. 88, p. 321—412. B r o n n H. G. 1858. Beiträge zur triassischen Fauna und Flora der bituminösen Schiefer von Raibl. Neues Jahrb. Mineral. etc., Monatsh., S. 1—32, 129—144. B r o o m R. 1909. The fossil fishes of the Upper Karroo Beds of South Africa. Ann. S. African Mus., v. 7, p. 251—269.— 1913a. On some fossil fishes in the collection of the Albany Museum. Rec. Albany Mus. Grahamstown, v. 2, p. 391—393.— 1913b. On some fossil fishes from the diamond-bearing pipes of Kimberley. Trans. Roy. Soc. S. Africa, v. 3, p. 399—402.— 1913c. On some fishes from the Lower and Middle Karroo beds. Ann. S. African Mus., v. 12, pt. 1, p. 1—5. B r o u g h J. 1931. On fossil fishes from the Karroo system and some general considerations on the bony fishes of the Triassic period. Proc. Zool. Soc. London, pt. 1, p. 235—296.— 1933. On a new palaeoniscid genus from Madagascar. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 11, N 61, p. 76—87.— 1934a. On the structure of certain catopterid fishes. Proc. Zool. Soc. London, pt. 3, p. 559—571.— 1934b.

On *Lekanichthys howsei*, a new dorypterid fish from the Permian. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 14, p. 353—366.— 1939. The Triassic fishes of Besano, Lombardy. Brit. Mus. (Natur. Hist.), p. 1—117. B r y a n t W. L. 1934. New fishes from the Triassic of Pennsylvania. Proc. Amer. Philos. Soc., v. 73, N 5, p. 319—326.

C a b r e r a A. 1944. Dos nuevos peces ganoideos del Triásico Argentino. Notas Museo La Plata, v. 9, Paleontol., N 8, p. 569—676. C a s e E. C. 1935. A new palaeoniscid fish, *Eurylepidoides socialis*, from the Permo-Carboniferous of Texas. Contribs. Mus. Palaeontol. Univ. Michigan, v. 4, N 14, p. 275—277.— 1939. The brain and skull of a palaeoniscid fish from the Pennsylvanian of Western Missouri. Proc. Amer. Philos. Soc., v. 78, N 1. C a s i e r E. 1943. Contributions à l'étude des poissons fossiles de la Belgique. II: Restes du genre *Lepidosteus* du Landénien continental de la Hesbaye. Bull. Mus. Roy. Hist. natur. Belgique, v. 19, N 1, p. 1—11.— 1952. Idem. X. Un palaeoniscoïde du Famennien inférieur de la Fagne: *Stereolepis marginis* n. gen., n. sp. Bull. Inst. Roy. Sci. nat. Belg., v. 28, N 47, p. 1—17.— 1954. Idem. XI. Note additionnelle relative à «*Stereolepis*» (= *Osorioichthys* nov. nom.) et à l'origine de l'interoperculaire. Ibid., v. 30, N 2, p. 1—12. C h a b a k o v A. V. 1927. Synopsis of the ichthyofauna of the Permian deposits of Russia. Bull. Soc. mineral. Russe, v. 56, N 1, p. 199—213. C h o u H s i a - h o and L i u H s i e n - t ' i n g. 1957. Fossil fishes from Huanshan, Shensi. Acta palaeontol. sinica, v. 5, N 2, p. 295—306. C o p e E. D. 1883. A new chondrosteian from the Eocene. Amer. Naturalist, v. 17, p. 1152—1153.— 1891. On the characters of some Palaeozoic fishes. Proc. U. S. Nat. Mus., v. 14, p. 447—463. C u r r e y J. D. 1961. The histology of the scales of *Oroicuina* (Palaeoniscoidea). Palaeontol. Z., Bd. 35, N 34, S. 187—190.

D a g e t J. 1950. Révision des affinités phylogénétiques des Polyptéridés. Mém. Inst. Français Afrique noire, N 11, p. 1—178. D a w s o n J. W. 1877. Lower Carboniferous fishes of New Brunswick. Canad. Naturalist, v. 8, p. 338. D a y H. 1915. A note on the paraphenoid of a palaeoniscoid. Ann. Mag. Natur. Hist. (8), v. 16, p. 421—433. D u n k l e D. H. 1939. A new palaeoniscid fish from the Texas Permian. Amer. J. Sci., v. 237, p. 262—274.— 1946. A new palaeoniscoid fish from the Lower Permian of Texas. J. Washington Acad. Sci., v. 36, N 12, p. 402—409. D u n k l e D. H. and S c h a e f f e r B. 1956. Preliminary description of a palaeoniscoid fish from the Late Paleozoic of Brazil. Bol. Fac. filos., etc. Univ. São Paulo, geol., N 13, p. 5—22. D y n e B. 1939. The skull of *Amphicentrum granulosum*. Proc. Zool. Soc. London, v. 109, B, pt. 2, p. 195—210.

E a s t m a n C h. R. 1907a. Devonian fishes of Iowa. Annual Rept. Iowa Geol. Surv., v. 18, p. 29—386.— 1907b. Devonian fishes of the New York formation. Mem. N. Y. State Mus., p. 1—235.— 1911. Triassic fishes of Connecticut. Bull. Connect. State Geol. Natur. Hist. Surv., v. 18, p. 1—77.— 1914. Notes on Triassic fishes belonging to the families Catopteridae and Semionotidae. Ann. Carnegie Mus., v. 9, p. 139—148. E a t o n T h. H. 1939a. The fossil fishes of the Yorkshire coalfields. Nature, v. 144, N 3655, p. 876.— 1939b. A palaeoniscid brain case. J. Washington Acad. Sci., v. 29, N 10, p. 441—451. E g e r t o n P. de M. G. 1850. in: King W. A monograph of the Permian fossils of England. Palaeontogr. Soc. London, p. 221—236.— 1859—1858. Palaeontological notes. Supplemental to the works of Prof. Agassiz. 2. On the affinities of the genus *Platysomus*. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 5 (1849), p. 329—332. 3. On the Ganoidei heterocerchi. Ibid., v. 6 (1850), p. 1—10. 10. On *Palaeoniscus superstes*. Ibid., v. 14 (1858), p. 164—165.— 1852—1872. Fish, in: Figures and descriptions of British organic remains. Mem. Geol. Surv. U. Kingdom, 6 dec. (1852); 8 dec. (1855); 9 dec. (1858);

- 10 dec. (1861); 13 dec. (1872).—1858. On *Chondrosteus*, an extinct genus of the Sturionidae, found in the Lias formation at Lyme Regis. Phil. Trans. Roy. Soc. London, p. 871—886.
- Fowler H. W. 1958. Some new taxonomic names of fishlike vertebrates. Notulae naturae. Acad. Natur. Sci. Philad., N 310, p. 1—16.
- Gardiner B. G. 1961. A revision of certain Actinopterygian and Coelacanth fishes chiefly from the Lower Lias. Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geol., v. 4, p. 239—384.—1962. *Namaichthys schroederi* Gürich and other Palaeozoic fishes from South Africa. Palaeontology, v. 5, pt. 1, p. 9—22.—1963. Certain palaeoniscoid fishes and the evolution of the snout in Actinopterygians. Ibid., v. 8, N 6, p. 258—325. Gill E. L. 1923a. An undescribed fish from the Coal Measures of Lankashire. Ann. Mag. Natur. Hist. (9), v. 11, N 64, p. 465—471.—1923b. The Permian fish *Dorypterus*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 53, N 31, p. 643—661. Goodrich E. S. 1908. On the systematic position of *Polypterus*. Rep. Brit. Assoc. Advanc. Sci., meet. 77, 1907, p. 545—546.—1928. *Polypterus* a Palaeoniscid? Palaeobiologica, Bd. 1, N 1, S. 87—92. Gorjanovič-Kramberger K. 1905. Die obertriadische Fischfauna von Hallein in Salzburg. Beitr. Paläontol. Geol. Österr.-Ungarns, Bd. 18, S. 193—224. Griffith I. 1958a. On the anatomy of two saurichthyid fishes, *Saurichthys striolatus* (Bronn) and *S. curioni* (Bel'otti). Proc. Zool. Soc. London, v. 132, p. 587—606.—1958b. The systematic position of *Browniechthys ornatus* Woodward (Pisces, Actinopterygii). Ibid., v. 131, N 2, p. 157—161.—1962. The Triassic fish *Saurichthys krambergeri* Schlosser. Palaeontology, v. 5, N 2, p. 344—354. Gross W. 1950. Umbenennung von *Aldingeria* Gross (Palaeoniscidae, Oberdevon) in *Moythomasia* n. nom. Neues Jahrb. Geol. Palaeontol., Monatsh., N 5, S. 145.—1953. Devonische Palaeoniscidenreste in Mittel- und Osteuropa. Paläontol. Z., Bd. 27, S. 85—111. Gürich G. 1923. *Acrolepis lotzi* und andere Ganoiden aus den Dwyka-Schichten von Ganikobis, Südwestafrika. Beitr. geol. Erforsch. dtsh. Schutzgeb., N 19, S. 26—74. Guttormsen S. E. 1937. Beiträge zur Kenntnis des Ganoidengebisses, insbesondere des Gebisses von *Colobodus*. Abhandl. Schweiz. Palaeontol. Ges., Bd. 60, N 2, S. 1—40.
- Hall T. S. 1900. A new genus and a new species of fish from the Mesozoic rocks of Victoria. Proc. Roy. Soc. Victoria, v. 12, pt. 1, p. 147—151. Hancock A. and Atthey T. 1848. Notes on the remains of some reptiles and fishes from the shales of the Northumberland coalfield. Ann. Mag. Natur. Hist. (4), v. 1, N 4, p. 266—278; N 5, p. 346—378. Hauff B. 1953. *Ohmdenia multidentata* nov. gen. et nov. sp. Ein neuer grosser Fischfund aus den Posidonienschiefen des Lias von Ohmden-Holzmaden in Württemberg. Neues Jahrb. Geol. Paläontol., Abhandl., Bd. 97, N 1/3, S. 39—50. Houghton S. H. 1934. On some Karroo fishes from Central Africa. Ann. S. African. Mus., v. 31, p. 97—104.—1936. On some Karroo fishes from East Africa. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 92, pt. 1, p. 58—61. Heintz A. 1934. Fischreste aus dem Unterperm Norwegens Norsk. Geol. Tidsskr., v. 14, p. 176—194. Hennig E. 1919. Über *Ptycholepis bollensis* Ag. Jahresh. Vereins Naturk. Württemberg, Bd. 74, S. 173—182.—1925. *Chondrosteus hindenburgi* Pomp., ein «Stör» des Württemberg-Oelschiefers (Lias E). Palaeontographica, Bd. 67, S. 115—133. Hintze E. 1933. Ein Palaeoniscide aus dem Rotliegenden von Meisdorf-Oppenrode am Harz. Z. Naturwiss., Halle, Bd. 90, N 4—6, S. 53—60. Hirtz P. et Lehman J. 1952. Quelques précisions sur les calcaires de Vohitolia (Madagascar). Compt. rend. Soc. géol. France, N 9, p. 157—159. Hunger R. 1939. Über Otolithen bei *Palaeoniscus*. Paläontol. Z., Bd. 21, S. 167—170. Husakof L. 1916. Note on a palaeoniscid fish from a Permian formation in South Dakota. Amer. J. Sci., v. 41, p. 347—350.
- Jarvik E. 1947. Notes on the pit-lines and dermal bones of the head in *Polypterus*. Zool. Bidr. Uppsala, v. 25, p. 60—78. Jordan D. S. 1907. The fossil fishes of California with supplementary notes on other species of extinct fishes. Univ. Calif. Publ., Bull. Dept. Geol., v. 5, N 7, p. 95—144.
- Konta I. 1956. Crystal orientation of two phosphates in the scales of Permian fish of the group Palaeoniscidae. Acta Geol. Acad. Sci. Hung., v. 4, N 1, p. 113—121. Kner R. 1866. Die Fische der bituminösen Schiefer von Raibl in Kärnten. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Bd. 53, N 1, S. 152—197. Kuh n E. 1947. Über einen Fund von *Birgeria* aus der Trias des Monte San Giorgio (Kt. Tessin). Eclogae geol. Helvetiae, v. 39, p. 363—364.—1948. Über einen Ganoidfisch aus der Val Tantermozza (Kt. Graubünden). Ibid., v. 40, p. 384—390.
- Laatsch W. 1931. Die Biostratonomie der Ganoidfische des Kupferschiefers. Palaeobiologica, Bd. 6, N 3—5, S. 175—238. Lamb e L. M. 1910. Palaeoniscid fishes from the Alberta shales of New Brunswick. Mem. Geol. Surv. Canada, N 3, p. 1—69.—1914. Description of a new species of *Platysomus* from the neighbourhood of Banff, Alberta. Trans. Roy. Soc. Canada, v. 8, p. 17—23.—1916. Ganoid fishes from near Banff, Alberta. Ibid. (3), v. 10, sect. IV, p. 35—44. Lehman J.-P. 1947. Description de quelques exemplaires de *Cheirolepis canadensis* (Whiteaves). Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. (3), v. 24, p. 1—40.—1948. Sur la présence du genre *Birgeria* (Palaeoniscidé) dans l'Eotrias de Madagascar. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, v. 226, p. 426—428.—1952. Étude complémentaire des Poissons de l'Eotrias de Madagascar. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. (4), v. 2, N 6, p. 1—201.—1953. Étude d'un *Perleidus* du Trias de Madagascar. Ann. Paléontol., v. 39, p. 1—17.—1956. Complément à l'étude des genres *Ecrinosomus* et *Bobasatrania* de l'Eotrias de Madagascar. Ibid., v. 42, p. 1—30.
- Mac Alpin A. 1947. *Palaeopsephurus wilsoni*, a new polyodontid fish from the Upper Cretaceous of Montana, with a discussion of allied fish, living and fossil. Contr. Mus. Paleontol., Univ. Michigan, v. 6, N 8, p. 167—234. Maldonado-Koerdell M. 1949. Peces fósiles de México. II. Dipnoos, Ganoides y Teleosteos. Rev. Soc. Mexico hist. natur., v. 10, N 1—4, p. 241—246. Martini K. 1873. Ein Beitrag zur Kenntnis fossiler Euganoiden. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 25, S. 699—735. Martini G. P. R. und Weiler W. 1954. Fisch-otolithen aus dem deutschen Mesozoikum (Dogger bis Wealden). Senckenberg. Lethaea, Bd. 35, N 3—4, S. 119—192. Moodie R. L. 1931. On a new specimen of a palaeoniscid brain from Iowa. Rep. Geol. Surv. Iowa, v. 35, p. 489—498.—1915. A new fish brain from the Coal Measures of Kansas with a review of other fossil brains. J. Compar. Neurol., v. 25, N 2, p. 135—181. Moy-Thomas J. A. 1934. The structure and affinities of *Tarrasius problematicus* Traquair. Proc. Zool. Soc. London, pt. 2, p. 367—376.—1937. The palaeoniscids from the Cement Stones of Tarras Waterfoot, Eskdale, Dumfriesshire. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 20, p. 345—356.—1938a. A revision of the fishes referred to the genus *Canobius* from Lower Carboniferous localities other than Glencartholm. Ibid. (11), v. 2, p. 291—299.—1938b. Carboniferous palaeoniscids from Northumberland and Berwickshire. Geol. Mag., v. 75, N 7, p. 308—318.—1938c. The problem of the evolution of the dermal bones in fishes. In: Essays on evolution, Oxford, p. 305—319.—1939a. Notes on some Carboniferous palaeoniscids. Ann. Mag. Natur. Hist. (11), v. 3, p. 622—625.—1942. Carboniferous palaeoniscids from East Greenland. Ibid., v. 9, p. 737—759. Moy-Thomas J. A. and Dwyne B. 1938. The Actinopterygian fishes from Lower Carboniferous of Glencartholm, Eskdale,

- Dumfriesshire. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 59, pt. 2, N 17, p. 437—480. M o y - T h o m a s J. A. and W h i t e E. I. 1939. Notes on some Carboniferous Palaeoniscidae. Ann. Mag. Natur. Hist. (11), v. 3, N 18, p. 622—625.— M ü l l e r A. H. 1962. Körperlich erhaltene Fische (Palaeoniscidae) aus dem Zechstein (Kupferchiefer) von Ilmenau (Thüringen). Geologie, Bd. 11, N 7, S. 845—856.
- N i e l s e n E. 1942. Studies on Triassic fishes from East Greenland. I. *Glaucolepis* and *Boreosomus*. Palaeozool. Groenland., v. 1, p. 1—403.— 1949. Idem. II. *Australosomus* and *Birgeria*. Ibid., v. 3, p. 1—309.— 1952. A preliminary note on *Bobasatrania groenlandica*. Medd. Dansk. geol. Foren., v. 12, fa c. 12, p. 1—197.— 1955. Notes on Triassic fishes from Madagascar. Ibid., fasc. 6, p. 563—578.
- O e r t l e G. F. 1929. Das Vorkommen von Fischen in der Trias Württemberg. Neues Jahrb. Mineral., etc., Beil.-Bd. 60, B., S. 325—472.— 1931. *Cleithrolepis brückneri* n. sp., der erste Vertreter der Gattung aus der europäischen Trias. Ibid., Beil.-Bd. 66, B., p. 297—300. Ø r v i g T. 1957. Palaeontological notes. I. On the structure of the bone tissue in the scales of certain Palaeonisciformes. Arkiv Zool. (2), v. 10, N 12, p. 481—490.
- P i v e t e a u J. 1930. Contribution à l'étude des Poissons ganoides fossiles, la famille Catopteridés. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, v. 191, N 13.— 1932. Remarque sur la structure et les affinités d'un Poisson du Trias de Madagascar. Compt. rend. Soc. géol. France— 1934. Paléontologie de Madagascar, 21. Les Poissons du Trias inférieur. Contribution à l'étude des Actinopterygiens. Ann. Paléontol., v. 23, p. 81—180.— 1935. Ressemblance des faunes ichtyologiques du Groenland et du Spitzberg avec celle de Madagascar au Trias inférieur. Compt. rend. Soc. géol. France.— 1937. Remarques sur les Poissons du Trias inférieur de Madagascar appartenant à la famille des Paléoniscidés. Ibid.— 1941. Paléontologie de Madagascar, 24. Nouvelles recherches sur les Poissons du Trias inférieur. Ann. Paléontol., v. 28, p. 69—88.— 1946. Idem. 25. Les Poissons du Trias inférieur. La famille des Saurichthyidés. Ibid., v. 31, p. 79—87. P o l l a r d H. B. 1892. On the anatomy and phylogenetic position of *Polypterus*. Zool. Jahrb. (Anat.), v. 5, p. 387—428. P o w r i e J. 1867. On the genus *Cheirolepis* from the Old Red Sandstone. Geol. Mag. (1), v. 4, p. 147—152. P r i e m F. 1901. Sur les Poissons de l'Eocène inférieur des environs de Reims. Bull. Soc. géol. France (4), v. 1, p. 477—504.— 1907. Note sur les Poissons fossiles de Madagascar. Ibid., v. 7, p. 462—465.— 1908. Étude des Poissons fossiles du bassin parisien. Ann. Paléontol., p. 1—144.— 1911. Idem (supplément). Ibid., v. 6, p. 1—44.— 1924. Paléontologie de Madagascar, 12. Les Poissons fossiles. Ibid., v. 13, p. 105—132.
- R a y n e r D. H. 1948. The structure of certain Jurassic holostean fishes, with special reference to their neurocrania. Philos. Trans. Roy. Soc., (B), v. 233, N 601, p. 287—345.— 1951. On the cranial structure of an early palaeoniscid, *Kentuckia* gen. nov. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 62, pt. 1, N 3, p. 53—83. R e g a n C. T. 1923. The skeleton of *Lepidosteus*, with remarks on the origin and evolution of the lower neopterygian fishes. Proc. Zool. Soc. London, p. 445—461. R e i s O. M. 1892a. Anhang über *Dorypterus*. Geognost. Jahre h., Bd. 3, S. 1—43.— 1892b. Zur Osteologie und Systematik der Belonorhynchiden und Tetragonolepiden. Ibid., v. 4, p. 143—166. R o h o n J. V. 1889. Über fossile Fische vom oberen Jensei. Mém. Acad. Imper. Sci. St.-Péterb. (7), v. 36, N 13, p. 1—17.— 1890. Die Jura-Fische von Ost-Balei in Ost-Sibirien. Ibid., v. 38, N 1, p. 1—15.— 1892. Über einen meozoi chen Fisch vom Altai. Bull. Soc. Imper. Natur. Mo cou, v. 6, N 1, S. 76—85. R u s c o n i C. 1945. Peces triásicos de Mendoza. An. Soc. cient. argent., v. 141, p. 148—153.— 1946a. Nuevos peces triásicos de El
- Challao, Mendoza. Rev. Soc. Hist. Geogr., v. 1, p. 1—15.— 1946b. Un pez jurásico de Mendoza. Divis. Geol. Mineral., N 32, p. 1—8.— 1946c. Nuevos peces triásicos de Uspalta. An. Soc. cient. argent. v. 141, p. 185—190.— 1947. Más peces triásicos de Mendoza. Ibid., v. 143, p. 21—24.— 1948. Dos nuevos especies de peces triásicos del Cerro Bayo. Rev. Mus. Hist. natur. Mendoza, v. 2, p. 241—244.— 1949a. Sobre un pez permico de Mendoza. Ibid., v. 3, N 4a, p. 221—230.— 1949b. Acerca del pez permico *Neochallala minor* y otras especies. Ibid., p. 231—236. R u s s e l l L. S. 1928. A new fossil fish from the Paskapoo beds of Alberta. Amer. J. Sci. (5), v. 15, N 86, p. 103—107.— 1951. *Bobasatrania* ? *canadensis* (Lambe), a giant chondrichthyan fish from the Rocky Mountains. Bull. Nat. Mus. Canada, v. 123, p. 218—224.
- S a u v a g e H. E. 1868. Catalogue des Poissons des formations secondaires du Boulonnais. Mém. Soc. Acad. Boulogne, v. 2, p. 53—152. S e v e r t z o f f A. N. 1923. The place of the cartilaginous ganoids in the system and the evolution of the Osteichthyes. J. Morphol., v. 38, N 1, p. 105—146.— 1934a. Evolution der Bauchfloßen der Fische. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 58, N 3, S. 303—500.— 1934b. The development of the dorsal fin of *Polypterus delheisi*. J. Morphol., v. 38, p. 551—580. S c h a e f f e r B. 1952. The palaeoniscoid fish *Turseodus* from the Upper Triassic Newark group. Amer. Mus. Novit., N 1581, p. 1—24.— 1955. *Mendocinia*, a subholostean fish from the Triassic of Argentina. Ibid., N 1737, p. 1—23. S t e i n m a n n G. 1927. Über Ganoiden und Knochenfische. Palaeontol. Z., Bd. 9, N 1—3, S. 9—89. S t e n s i ö E. A. 1919. Einige Bemerkungen über die systematische Stellung von *Saurichthys mougeoti* Agassiz. Senckenbergiana, Bd. 1, N 6, S. 177—181.— 1921. Triassic fishes from Spitzbergen. Pt. 1, Vienna, p. 1—307.— 1925. Idem, Pt. 2, Ugl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. (3), v. 2, N 1, p. 1—261.— 1932. Triassic fishes from East Greenland collected by the Danish expeditions in 1929—1931. Medd. Groenland, v. 83, N 3, p. 1—305. S t o l l e y E. 1920. Beiträge zur Kenntnis der Ganoiden des deutschen Murchelkalks. Palaeontogr., Bd. 63, S. 25—96. S u T e t s a o. 1959. Triassic fishes from Szechow, South-West China. Vertebr. palaeiat., v. 3, N 4, p. 205—212.
- T e i x e i r a C. 1947. État actuel de nos connaissances sur la paléontologie du harro de l'Angola. Brotéria, Sér. cienc. natur., v. 16, (43), fa c. 1—2.— 1949. La faune des Poissons du harro de l'Angola et du Congo Belge. Bol. Mus. Lab. geol. Univ. Lisboa, v. 17, p. 27—41. T h e o b a l d N. 1958. Les Poissons fossiles du Permien inférieur de la Sarre. Ann. Univ. Saravien i -Scientia, v. 7, N 2, p. 211—214. T h o m a s e t J. J. 1930. Le Bone-bed rhétien de la Vallée de la Dheune. Bull. Soc. Géol. France (4), v. 30, p. 1115—1120. T r a q u a i r R. H. 1867. Description of *Pygopterus greenockii* etc. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 24, p. 701—714.— 1875. On the structure and systematic position of the genus *Cheirolepis*. Ann. Mag. Natur. Hist. (4), v. 15, p. 237—249.— 1877—1914. The ganoid fishes of the British Carboniferous formations. Palaeontogr. Soc., p. 1—186.— 1877a. On the Agassizian genera *Amblypterus*, *Palaeoniscus*, *Gyrolepis* and *Pygopterus*. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 33, p. 548—578.— 1877b. On new and little known fossil fishes from the Edinburgh district. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, v. 9, N 3, p. 427—445.— 1879. On the structure and affinities of the Platyomidae. Trans. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, v. 29, p. 343—391.— 1881. Report of fossil fishes collected by the Geological Survey of Scotland in Eskdale and Liddendale. Pt. 1. Ganoides. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 30, p. 15—71.— 1887. Notes on *Chondrosteus acipenseroides* Agassiz. Geol. Mag. (3), v. 4, N 276, p. 248—257.— 1890a. List of fossil Dipnoi and Ganoides of Fife and Lothian. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, v. 17, p. 385—400.— 1890b. Observation on some fossil fishes from the Lower Carboniferous rocks of Eskdale,

Dumfriesshire. Ann. Mag. Natur. Hist. (6), v. 6, N 36, p. 491—494.— Twelvetrees W. 1882. On organic remains from the Upper Permian strata of Kargalin k, in Eastern Russia. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 38, p. 490—501.

Van der Heid S. 1943. La faune ichthyologique du Carbonifère supérieur des Pays-Bas. Meded. geol. Stichting (c-IV-3), N 2, p. 65.

Wade R. T. 1933. On a new Triassic catopterygid fish from New South Wales. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 12, N 67, p. 121—125.— 1935. The Triassic fishes of Brookvale, New South Wales. Brit. Mus. (Natur. Hist.), XIV + 110 p.— 1940. The Triassic fishes of Goxford, New South Wales. J. Proc. Roy. Soc. N. S. Wales, v. 13, p. 206—217.— 1941a. Australian Triassic fishes. Ibid., v. 74, p. 377—396.— 1941b. The Triassic fishes of New South Wales. Ibid., v. 75, p. 71—84. Wagner A. 1863. Monographie der fossilen Fische aus den lithographischen Schiefer Bayern's. Abt. II. Ganoidei. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., Bd. 9, S. 611—748. Waterlot G. 1934. Étude de la faune continentale du terrain houiller Sarro-Lorrain. Études Géol. France. II. Faune foss., v. 6 A, p. 1—317. Watson D. M. S. 1925. The structure of certain palaeonichthys and the relationships of that group with other bony fish. Proc. Zool. Soc. London, pt. 3, p. 815—870.— 1928. On some points in the structure of palaeonichthys and allied fish. Ibid., pt. 1, N 4, p. 49—70. Weigelt J. 1930. Wichtige Fischreste aus dem Manfelder Kupferchiefer. Leopoldina, Bd. 6, S. 601—624. Wellburn E. D. 1900. On *Rhadinichthys monensis* Egerton, and its distribution in the Yorkshire Coalfield. Geol. Mag. (4), v. 7, N 6, p. 260—263. Wenz S. 1960. Étude de *Ptycholepis bollenensis*; poisson du Lias supérieur de l'Yonne et du Württemberg. Bull. Soc. géol. France (7), v. 1, p. 916—928.— 1962. A propos de l'évolution de la joue des Actinoptérygiens. Colloq. Intern. Centre Nat. Rech. Sci., N 104, p. 103—108. Weston T. S. 1936. The Permian palaeonichthys fauna of Northumberland and Durham. Abs. theses, Durham Univ., 1935—1936, p. 14—15.— 1937. On a remarkable fish from the Lower Permian of Austria, France. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 19, p. 553—578.— 1941a. The age of certain Permian fish-bearing strata. Geol. Mag., v. 78, p. 37—44.— 1941b. The Permian fishes *Dorypterus* and *Lekanichthys*. Proc. Zool. Soc. London (B), v. 3, p. 39—58.— 1944. The Haplolepididae, a new family of late Carboniferous bony fishes. A study in taxonomy and evolution. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., v. 83, art. 1, p. 1—122. White E. I. 1927. The fish-fauna of the Cementstones of Foulden, Berwickshire. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 55, pt. 1, N 11, p. 255—286.— 1932. On a new Triassic fish from Northeast Madagascar. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 10, p. 80—83.— 1933. New Triassic palaeonichthys from Madagascar. Ibid. (10), v. 11, N 61, p. 118—128.— 1934. On a new palaeonichthys from Turkestan. Ibid. (10), v. 14, p. 396—399.— 1937. The fish fauna of the 'Crangopsis'-beds, at Ardross, Fifeshire. Geol. Mag., v. 74, p. 411—428.— 1939. A new type of palaeonichthys fish with remarks on the evolution of the actinopterygian pectoral fins. Proc. Zool. Soc. London (B), v. 109, p. 41—61. Willimovsky N. J. 1956. *Protoscaphirhynchus squamosus*, a new sturgeon from the Upper Cretaceous of Montana. J. Paleontol., v. 30, N 5, p. 1205—1208. Woodward A. S. 1889a. On the Palaeontology of sturgeons. Proc. Geol. Assoc., v. 11, p. 24—44.— 1889b. Triassic fish-scales from Siberia. Ann. Mag. Natur. Hist. (6), v. 4, p. 107.— 1889c. On *Atherstonia*, a new genus of palaeonichthys fishes from the Karoo formation, and on a tooth of *Ceratodus* from the Stormberg beds of the Orange Free State. Ibid. (6), v. 4, p. 239—243.— 1889d. Palaeoichthyological notes. 4. On a maxilla of *Saurichthys* from the Rhaetic of Aust. Cliff, near Bristol. Ibid. (6), v. 3, p. 297—302.— 1890. The fossil fishes of the Hawkebury series at Goxford. Mem. Geol. Surv. N. S. Wales, Palaeont., N 4, p. 1—55.— 1893a. Further notes on fossil fishes from the Karoo formation of South Africa.

Ann. Mag. Natur. Hist. (6), v. 12, p. 393—398.— 1893b. Palaeoichthyological notes. 3. On a new palaeonichthys fish from Siberia. Ibid., N 70, p. 181—187.— 1895. The fossil fishes of the Talbragar Bed (Jurassic?). Mem. Geol. Surv. N. S. Wales, Palaeont., N 9, p. 1—27.— 1903. On a new species of *Acrolepis* obtained by Mr. Molyneux from the Sengwe Coalfield. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 59, p. 285—286.— 1906a. On a Carboniferous fish fauna from the Manfield district, Victoria. Mem. Nat. Mus. Melbourne, N 1, p. 1—32.— 1906b. On *Myriolepis hibernica*, a palaeonichthys fish from the Irish Coal-Measures. Ann. Mag. Natur. Hist. (7), v. 18, p. 416—419.— 1908. The fossil fishes of the Hawkebury series at St. Peter's. Mem. Geol. Surv. N. S. Wales, Palaeont., N 10, p. 1—29.— 1910a. On some Permo-Carboniferous fishes from Madagascar. Ann. Mag. Natur. Hist. (5), v. 8, p. 1—6.— 1910b. Note on palaeonichthys fish-scales from the Eccashales, near Lady Smith. Ann. Natal. Mus., v. 2, p. 229—231.— 1912. Notes on some fish-remains from the Lower Trias of Spitzbergen. Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, v. 2, p. 291—297.— 1931. On *Urostheneis*, a fossil fish from the Upper Coal-Measure of Lithgow, New South Wales. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 8, p. 365—367.— 1940. A palaeonichthys fish (*Elonichthys davidi* sp. n.) from the Newcastle Coal-Measure, New South Wales. Ibid., v. 6, N 35, p. 462—464. Woodward A. S. and White E. I. 1926. The fossil fishes of the Old Red Sandstone of the Shetland Islands. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 54, pt. 3, N 12, p. 567—572.

Young J. 1866a. On the affinities of *Chondrosteus* Ag., and notice of new genera of Carboniferous Glyptodipterines. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 22, p. 596.— 1866b. On the affinities of *Platysomus* and allied genera. Ibid., v. 22, p. 301—317.

Zigno A. 1894. Pesci fossili di Lumezzane in val Trompia. Atti Reale accad. Sci. Linc. (4), v. 7 (1891), p. 51—59.

См. также в общем списке по позвоночным: Goodrich, 1930; Säve-Söderbergh, 1934; в списке по бесчелюстным и рыбам: Берг Л. С., 1955; Никольский Г. В., 1954; Eastman, 1917; Goodrich, 1930; Gross, 1933a, 1935; Holmgren u. S'enjö, 1936; William on W. C., 1849; Woodward, 1891; Miller, 1844; Pander, 1860; no Teleostei: Gardiner, 1960; Holmgren, 1942; Saint-Seine, 1949; Woodward, 1942a, 1942b; no Acanthodei: Nielsen, 1932; Fritsch, 1893; no Sarcopterygii: Nielsen, 1936; Dipnoi: Lehman, Chateau, Laurain, Nauch, 1959; Hora and Menon, 1952; no Elasmobranchii: Fritsch, 1883—1893; Woodward, 1915.

2. Holostei, Teleostei

Алеев Ю. Г. 1957. Ставриды (*Trachurus*) морей СССР. Тр. Севаст. биол. станции, т. 9, стр. 167—232. Андрияшев А. П. 1954. Рыбы северных морей СССР. Опред. по фауне СССР. Изд. АН СССР, стр. 1—566.

Берг Л. С. 1909. Рыбы бассейна Амура. Зап. Имп. АН (8), т. 24, № 9, стр. 1—270.— 1948a. О нижнемеловой рыбе *Lycoptera* (сем. Lycoperteridae). Тр. Зоол. ин-та, т. 7, в. 3, стр. 58—75. Богачев В. В. 1908. Пресноводная плиоценовая фауна Западной Сибири. Изв. Геол. ком-та, т. 27, стр. 259—299.— 1933. Материалы по изучению третичной икhtiофауны Кавказа. Тр. Азерб. нефт. ин-та, в. 15, геол. отд., стр. 1—60.— 1938a. Рыбы Северо-Кавказского олигоцена. Изв. Азерб. фил. АН СССР, № 1, стр. 35—44. 1938b. Новый род и вид рыбы из палеогена Абхазии. Булл. Гос. музея Грузии, т. 9A, стр. 1—5.— 1938b. Рыбы из палеогеновых отложений Кировского района. Тр. Азерб. фил. АН СССР, т. 9/39, стр. 37—49.— 1942. Материалы к икhtiофауне мезотического моря. Докл. АН СССР, т. 37, № 2, стр. 89—92.— 1955a. Амвросиевские нижнеарматские рыбы. Там же, т. 105, № 3, стр. 570—572.— 1955b. Остатки

рыб с острова Челекена. Изв. АН Туркм. ССР, № 4, стр. 23—27.—1955в. Рыбы акчагыльского моря (Манжуклы). Там же, № 3, стр. 25—32.—1957. Новые данные об акчагыльских рыбах Манжуклы. Там же, № 1, стр. 103—104.

Васнецов В. В. 1936. Пути филогенетических исследований костистых рыб. Изв. АН СССР, сер. биол., в. 5, стр. 999—1014. Вахрушев Г. В. 1960. О находках отпечатков рыб в плиоценовых отложениях Башкирского Предуралья. Вопр. геол. вост. окр. Русск. платф. и Ю. Урала, в. 5, стр. 87—92. Владимиров В. И. 1946. Форель из диатомитовых отложений плиоцена Армении. Докл. АН СССР, т. 4, № 4, стр. 123—128.

Геккер Р. Ф. и Мерклин Р. Л. 1946. Об особенностях захоронения рыб в майкопских глинистых сланцах Северной Осетии. Изв. АН СССР, отд. биол., № 6, стр. 647—671. Горбач Л. П. 1957. Об олигоценых *Macruridae* Восточных Карпат. Ежегодн. Всесоюзн. палеонтол. о-ва, т. 16, стр. 286—289.—1961а. Остатки рыб семейства *Stenopterychiidae* из менилитовых сланцев Карпат. Палеонтол. ж., № 4, стр. 168—170.—1961б. Ископаемые рыбы верхнего горизонта нижнеменилитовой свиты на р. Чеве в Восточных Карпатах. Геол. сбор. Львов. геол. о-ва, № 7—8, стр. 421—426. Гориздро З. Ф. 1915. Материалы к изучению фауны третичных отложений Туркестана. Тр. Петрогр. о-ва естествоисп., т. 37, в. 5, стр. 1—7. Гофштейн И. Д. 1953. О чешуе *Meletta* из черных сланцев Закарпатья. Тр. Львов. геол. о-ва, палеонтол. сер., в. 2, стр. 99—110.

Данильченко П. Г. 1947а. Рыбы семейства *Mustorphidae* из Кавказского олигоцена. Докл. АН СССР, т. 106, № 2, стр. 193—196.—1947б. Новый род семейства тресковых из среднего миоцена Крыма. Там же, т. 108, № 9, стр. 2053—2054.—1949. Род *Merluccius* в майкопских отложениях Кавказа. Тр. Палеонтол. ин-та, т. 20, стр. 130—140.—1950. Род *Palaeogadus* и его развитие. Там же, т. 25, стр. 1—24.—1953. Ископаемые предки современных *Moridae*. Вопр. ихтиол., в. 1, стр. 117—127.—1960. Костистые рыбы майкопских отложений Кавказа. Тр. Палеонтол. ин-та, т. 78, стр. 1—208.—1962. Рыбы дабаханской свиты Грузии. Палеонтол. ж., № 1, стр. 111—126.

Ионко В. И. 1954. О находке ископаемых рыб в нижнесарматских отложениях МССР. Тр. Одесского ун-та, сб. геол.-геогр. ф-та, т. 2, стр. 109—119.

Книпович Н. М. 1928. Определитель рыб Черного и Азовского морей. М., стр. 1—127. Козлов А. А. 1928. *Thrissops volgensis* p. sr. из нижневолжских отложений Ульяновской губ. Изв. геол. ком-та, т. 47, стр. 573—579. Краснополский А. 1880. Очерк ихтиологической фауны Ливанских гор. Зап. Имп. С.-П. Минерал. об-ва (2), ч. 15, стр. 8—24. Крыжановский С. Г. 1947. Система семейства карповых (*Cyprinidae*). Зоол. ж., т. 26, в. 53—64.

Лебедев В. Д. 1959. Неогеновая фауна пресноводных рыб Зайсанской впадины и Западно-Сибирской низменности. Вопр. ихтиол., в. 12, стр. 28—69.—1960. Остатки окуна *Perca fluviatilis* L. в четвертичных отложениях северо-востока Сибири. Там же, в. 14.—1960. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. Изд. МГУ, стр. 1—402. Леднев Н. М. 1914. Фауна рыбных пластов Апшерона. Тр. Геол. ком-та (н. с.), в. 80, стр. 1—65. Линдберг Г. У. 1948. О влиянии смены фаз трансгрессии и регрессии на эволюцию рыб и рыбообразных. Докл. АН СССР, т. 113, № 1, стр. 93—95.

Макушок В. М. 1958. Морфологические основы системы стихеевых и близких к ним семейств рыб (*Stichaeidae*, *Blennioidei*, *Pisces*). Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 25, стр. 3—129. Малышек В. Т. 1950. Чешуи рыб — корреляционный признак расчленения хадумских и кумских

слоев. Азерб. нефт. хоз-во, № 10, стр. 4—6. Меннер В. В. 1948а. Ихтиофауна майкопских отложений Кавказа. 1) Морские щукообразные рыбы. Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, в. 98, геол. сер. (30), стр. 51—62.—1948б. Спиена из киммерийских отложений Керченского полуострова. Вопр. теор. и приклад. геол., сб. № 5.—1949. Класс *Pisces*. Рыбы. Атлас руков. форм иск. фаун СССР, т. 13, стр. 346—360. Меннер В. В. и Рябинин А. Н. 1949. Класс *Pisces*. Рыбы. Атлас руков. форм иск. фаун СССР, т. 12, стр. 300—311.

Новицкая Л. И. 1960. Род *Palaeogadus* (тресковые) из хадумского горизонта Кавказа. Палеонтол. ж., № 4, стр. 120—130.

Победина В. М. 1954. Ископаемые отолиты рыб миоценовых отложений Азербайджана и их стратиграфическое значение. Изв. АН Азерб. ССР, № 10, стр. 237—3.

Рейс О. 1910. Фауна рыбных сланцев Забайкальской области. Геол. иссл. развед. раб. линии Сиб. ж. д., в. 29, стр. 1—68. Рогович А. С. 1870. Ископаемые костистые рыбы Киевского третичного бассейна и прилегающих к нему формаций. Тр. II съезда русск. естествоиспыт. в Москве, 1869, стр. 20—54. Рождественский А. К. 1949а. Новый вид *Centriscus* из менилитовой свиты Восточных Карпат. Докл. АН СССР, т. 56, № 6, стр. 1167—1169.—1949б. Распределение *Centriscus* в майкопских отложениях Кавказа. Докл. АН Азерб. ССР, т. 5, № 9, стр. 368—369.—1950. Род *Centriscus* из майкопских отложений Кавказа. Труды Палеонтол. ин-та, т. 25, стр. 26—55. Романовский Г. Д. 1905. Заметки об ископаемой рыбе *Lyrolepis caucasicus* Rom. Зап. Имп. С.-Пб. Минерал. о-ва (2), ч. 42, стр. 1—8. Рябинин А. Н. 1938. Некоторые результаты изучения верхнемеловой динозавровой фауны из окрестностей станции Сара-агач, Южный Казахстан. Пробл. палеонтол., № 4, стр. 125—135.

Световидов А. Н. 1948. Трескообразные. Зоол. ин-т АН СССР. Фауна СССР, т. 9, в. 4, стр. 1—221.—1952. Сельдевые (*Clupeidae*). Фауна СССР. Рыбы, т. 2, в. 1, стр. 1—331. Свищенская А. А. 1954. *Lycoptera fragilis* из нижнемеловых отложений Монголии. Тр. Палеонтол. ин-та, т. 48, стр. 195—198.—1957. Новый вид кефали нижнего миоцена Кавказа. Материалы осн. палеонтол., в. 1, стр. 61—62.—1959а. Ископаемый представитель семейства *Mullidae*. Там же, в. 3, стр. 117—118.—1959б. Новый вид атерины из среднего миоцена С. Кавказа. Там же, в. 3, стр. 119—120.—1959в. Кефаль из сармата Молдавии. Палеонтол. ж., № 1, стр. 98—99.—1960. Новые кефалевые среднего плиоцена Абхазии. Палеонтол. ж., № 3, стр. 109—112. Смирнов В. П. 1936. Рыбы северо-кавказского олигоцена. Чернореченский р-н. Тр. Узб. ун-та, в. 1, стр. 10—1939а. Чешуеперые олигоцена (рыбное кладбище на Черной речке). Там же, т. 13, в. 4, стр. 140—142.—1939б. *Amphisile* из чернореченских сланцев С. Кавказа. Там же, стр. 128—139. Солдатов В. К. и Линдберг Г. У. 1930. Обзор рыб дальневосточных морей. Изв. Тихоокеан. науч. рыбохоз. ин-та, т. 5, стр. 1—576. Стоянов А. А. 1915. Об остатках *Amia* из третичных отложений системы хребта Манрак в Зайсанском уезде Семипалатинской области. Изв. Геол. ком-та, т. 34, стр. 487—507. Сычевская Е. К. и Девяткин Е. В. 1962. Первые находки рыб из неогеновых и нижнечетвертичных отложений Алтая. Докл. АН СССР, т. 142, № 1, стр. 173—176.

Таращук В. И. 1957. Решетки пагра (*Pagellus*, род. *Sparidae*, *Pisces*) з неогенових відкладів в Тернопольській області. Доп. АН УССР, № 5, стр. 619—623.

Хабаров А. В. 1927. О некоторых закономерностях видообразования у меловых костистых рыб. Зап. Российск. минерал. о-ва, ч. 56, в. 1, стр. 214—224.

Шерстюков Н. М. и Лотиев Б. К. 1953. Новая находка ископаемой рыбы *Lyrolepis caucasica* Rom. среди отложений верхнего эоцена Северного Дагестана. Докл. АН Азерб. ССР, т. 9, № 6, стр. 231—234. Ш т л ь к о Б. А. 1928. Об одном методе определения ископаемых остатков костистых рыб. Докл. АН СССР (А), № 23, стр. 491—496.— 1934. Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири. Тр. Всес. геол.-разв. объедин., в. 359, стр. 1—93.

Яковлев В. Н. 1959а. *Barbus orientalis* — новый вид усача из верхнего миоцена Кавказа. Материалы осн. палеонтол., в. 3.— 1959б. Рыбы из миоценовых отложений Киргизии. Палеонтол. ж., № 3, стр. 107—111.— 1960. О систематическом положении пресноводных рыб из неогена Западной Сибири. Там же, № 3, стр. 102—108.— 1961. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование. Вопр. ихтиол., т. I, в. 2 (19), стр. 209—220.— 1962. Рыбы отряда Pholidophoriformes юры Каратау. Палеонтол. ж., № 3, стр. 90—101.

A g a s s i z L. 1832. Untersuchungen über die fossilen Fische der Lias-Formation. Neues Jahrb. Mineral., Geol., Palaeontol., 1832, Bd. 3, S. 139—149. A r a m b o u r g C. 1921. Sur un Scopélidé fossile à organes lumineux: *Myctophum prolaternatum* n. sp. du Sahélien oranais. Bull. Soc. géol. France (4), v. 20, p. 233—239.— 1925. Révision des Poissons fossiles de Licata (Sicile). Ann. Paléontol., v. 14, p. 1—96.— 1927а. Les Poissons fossiles d'Oran. Matér. Carte géol. Algérie (paléontol.), N 6, p. 1—298.— 1927b. Notes sur les Poissons fossiles. Bull. Soc. géol. France (4), v. 27, p. 355—359.— 1928. Les Poissons de la Méditerranée à la fin du Miocène. La Nature, v. 56, N 2779, p. 15—148.— 1929. *Argyrolepeus logearti*, un nouveau Poisson bathypélagique du Sahélien. Bull. Soc. géol. France (4), v. 29, p. 11—15.— 1934. Description de Vertébrés fossiles (Poissons et Reptiles) provenant de la Mission du Tibesti (1930—1931). Mém. Acad. Sci. Paris (2), v. 61, N 1, p. 1—7.— 1935а. Contribution à l'étude des Poissons du Lias supérieur. Ann. Paléontol., v. 24, p. 1—32.— 1935b. Observations sur quelques Poissons fossiles de l'ordre des Halécostomes et sur l'origine des Clupeidés. Compt. Rend. Acad. Sci., Paris, v. 200, p. 2110—2112.— 1936. Nouvelles observations sur les faunes et la stratigraphie des Phosphates du Moras. Bull. Soc. géol. France (5), v. 6, p. 1—211.— 1943. Les Poissons de la «Faune Paléoméditerranéenne». Bull. Soc. zool. France (3), v. 68, p. 79—85.— 1943. Note préliminaire sur quelques Poissons fossiles nouveaux. Bull. Soc. géol. France (5), v. 13, p. 281—288.— 1950. Nouvelles observations sur les Halécostomes et l'origine des Clupeidae. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, v. 231, N 6, p. 416—418.— 1950. Résultats généraux de l'étude des variétés fossiles des phosphates du Maroc. Compt. rend. Soc. Sci. Nat. Maroc, N 5, p. 70—72.— 1952. La Paléontologie des vertébrés en Afrique du Nord Française. XIX Congr. géol. Int., Monogr. Régionales, p. 1—62.— 1954. Les Poissons crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). Notes et Mém. Serv. mines et Carte géol. Maroc, Algérie, Tunisie, N 118, p. 1—188. A r a m b o u r g C. et J o l e a u d L. 1943. Vertébrés fossiles du bassin du Niger. Bull. Dir. Mines Afrique Ouest Franc., v. 7, p. 31—84. A r a m b o u r g C. et P i v e t e a u J. 1929. Les vertébrés du Pontien de Salonique. Ann. Paléontol., v. 18, p. 3—82. A r l d t T. 1928. Sind die Fische wirklich die Stammformen aller Wirbeltiere? Umschau, Bd. 32, S. 745—748. A s t r e G. 1927. Les Carangidae des phosphates tunisiens. Bull. Soc. Hist. natur. Toulouse, v. 56, p. 501—504. A u g u s t a D. J. 1938. O ry b i c h k o p r o l i t e c h z k l a d e n s k e K r i d y. Příroda, v. 31, N 6, p. 173—176.

B a s s a n i F. 1874. Annotazioni sui pesci fossili del calcare eocene di Monte Bolca. Atti Accad. sci. Veneto-Trentino-Istria, v. 3, p. 169—191.— 1876. Pesci fossili nuovi del calcare eocene di Monte Bolca. Ibid., v. 5, p. 143—154. B e r e g o v R. 1934. *Properca angusta* Ag. du Miocène

des environs d'Euxinograd. Geol. Balkan., v. 1, p. 41—45.— 1936. *Smerdis macrurus* Ag. de l'Oligocène de la Bulgarie du Sud-Ouest. Ibid., v. 2, N 2, p. 96—100.— 1938. Poissons fossiles du Pliocène inférieur des environs de Vidin. Ibid. v. 3, N 1, p. 18—22. B e r g L. S. 1941. *Eobothus via'oui* n. sp., an Eocene flatfish from the Western Tian-Shan.— Изв. АН СССР, сер. биол. N 3, стр. 480—485. B l a i n v i l l e H. D. 1818. Sur les ichthyolithes ou les Poissons fossiles. Paris. Nouv. Dict. Hist. natur., v. 37, p. 310—395. B ö h m J. 1941. Die fossilen Fische von Kovaszna und Kommando in Siebenbürgen. Mitt. Jahrb. Kgl. Ungar. geol. Anst., Bd. 35, N 5, S. 5—27.

C a s i e r E. 1943а. Contributions à l'étude des Poissons fossiles de la Belgique. II. Quelques espèces nouvelles ou peu connues du Landénien marin. Bull. Mus. Roy. Hist. natur. Belg., v. 19, N 35, p. 1—16.— 1943b. Idem. IV. Observations sur la faune ichthyologique du Landénien. Ibid., N 36, p. 1—16.— 1944. Idem, V. Les genres *Trichiurides* Winkler et *Eutrichiurides* nov. Leurs affinités respectives. Sur le *Sphyraenodus* de l'Éocène et sur la présence d'un sphyraenidé dans le Bruxellien (Lutétien inférieur). Ibid., v. 20, N 11, p. 1—16.— 1944b. Idem, VII. Morphologie du dentaire de *Sphyraenodus lerichei* Casier. Ibid., N 23, p. 1—8.— 1952. Deux Diodontidés éocènes nouveaux: *Progymnodon ba'aleri* n. s. du Bartonien de Belgique. Bull. Inst. Roy. Sci. natur. Belg., v. 28, N 4, p. 1—12.— 1957. Les faunes ichthyologiques du Crétacé et du Cénozoïque de l'Angola et de l'Enclave de Cabinda. Comun. Serv. géol. Portugal, v. 38, p. 269—290.— 1961. Matériaux pour la faune ichthyologique Eocénique du Congo. Ann. Mus. Roy. Afrique Centr. Tervuren, Sci. géol., N 39, p. 1—96. C h a b a n a u d P. 1930. Sur un Poisson téléostéen du Turonien d'Indre-et-Loire. Bull. Soc. géol. France (4), v. 30, N 7, p. 645—652.— 1932. Affinités morphologiques, répartition stratigraphique et géographique des poissons fossiles et actuels de la famille des Gonorhynchidés, avec la description de deux genres nouveaux et d'une espèce nouvelle. Ibid. (5), v. 1, p. 497—517.— 1934а. Hétérogénéité des téléostéens dissymétriques. Bull. Soc. zool. France, v. 59, p. 275—284.— 1934b. Les Gonorhynchidés fossiles du Musée de Marseille et du Musée d'Aix-en-Provence. Ann. Mus. Hist. natur. Marseille, v. 26, Mém. 1, p. 1—16.— 1939. Nouveaux genres des Poissons fossiles du Sahélien d'Algérie. Compt. rend. Soc. géol. France, v. 6, pt. 12, p. 190—191.— 1940. Un nouveau Téléostéen dissymétrique fossile, originaire du Lutétien du Bassin de Paris. Arch. Mus. Paris (6), v. 16, p. 5—33.— 1943. Caractères ostéologiques et répartition géographique des Téléostéens vivants et fossiles, appartenants à la famille des Soleidae. Compt. rend. Soc. biogéogr., Ann. 20, N 171—172, p. 39—42. C o p e E. D. 1873. On the extinct Vertebrata of the Eocene of Wyoming etc. Ann. Rep. U. S. geol. geogr. Surv. Terr. (Hayden), v. 6, p. 545—649.— 1891. On Vertebrata from the Tertiary and Cretaceous rocks of the north-west Territory. I. The species from Oligocene or Lower Miocene beds of the Cypress Hills.— Contrib. Canad. Palaeont., v. 3, p. 1—25. C o r n u e l M. I. 1882. Nouvelle note sur Pycnodontes portlandiens de Neocomien de l'est du bassin de Paris, et sur des dents binaires de plusieurs d'entre eux. Bull. Soc. géol. France (3), v. 9, p. 18—28. C o s m o v i č i L. and P a u c á M. 1943. Ein neuer fossiler Fish mit erhaltenen Leuchtorganen: *Argyrolepeus cosmovičii*. Bull. Sect. scient. Acad. Roumaine, v. 26, N 4, p. 271—279. C o s t a O. G. 1853. Paleontologia del Regno di Napoli. Pt. I. Atti Accad. Pont. Napoli, v. 5, p. 233—433. 1855. Descrizione di alcuni pesci fossili del Libano. Mem. Reale Accad. Sci. Napoli, v. 2, p. 97—112.— 1856. Paleontologia del Regno di Napoli. Atti accad. Pont. Napoli, v. 7, pt. 2, p. 1—378. C r a m e r R. 1906. Über *Mene rhombeus* (Volta sp.). Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 58, S. 181—212. C u v i e r G. et V a l e n c i e n n e s M. 1828—1849. Histoire naturelle des Poissons. Paris, v. 22, p. 1—441. C u v i l l e r J. and J o l e a u d L. 1934. *Kemtichthys sadeki*, nouveau

Percoide fossile d'Égypte. Bull. Inst. Égypte, v. 16, p. 93—98.

D a m e s W. 1883. Über eine tertiäre Wirbelthierfauna von der westlichen Insel des Birket-e-Qurun im Fajum (Aegypten). Sitzungsber. Kgl. preuss. Akad. Wiss. Berlin, Bd. 6, S. 129—153. D a n t e J. H. 1942. Description of fossil fishes from the Upper Cretaceous of North America. Amer. J. Sci., v. 240, p. 339—348.— 1956. Otoliths of a new fish from the Miocene of Maryland. J. Paleontol., v. 27, N 6, p. 877—879. D a r t e v e l l e E. and C a s i e r E. 1943. Les Poissons fossiles du Bas-Congo et des régions voisines. Ann. Mus. Congo Belge (3A), v. 2, pt. 1, p. 1—200.— 1949. Idem., pt. 2, p. 201—256.— 1942. Les Poissons fossiles de l'Angola. Commun. Serv. géol. Portugal, v. 22, p. 99—109.— 1946. Idem., Ibid., v. 27, p. 85—90. D a v i d L. R. 1941. *Leptolepis nevadensis*, a new Cretaceous fish. J. Paleontol., v. 15, N 3, p. 318—319.— 1943. Miocene fishes of southern California. Spec. Pap. Geol. Soc. America, N 43, p. 1—193.— 1944. Reliability in determination of bathymetric conditions of deposition based on fossil fish remains (Abstract). Bull. Geol. Soc. America, v. 55, N 12, p. 1467—1468.— 1945. A Neogene stickleback from the Ridge formation of California. J. Paleontol., v. 19, N 3, p. 315—318.— 1946a. Fish remains in recent deposits off the Southern Californian coast. Rep. Commun. Marine Ecol. related Paleontol., N 6, p. 81—83.— 1946b. Some typical Upper Eocene fish scales from California. Contrib. Paleontol. Carnegie Inst. Washington, Publ. N 551, p. 45—79.— 1946c. Upper Cretaceous fish remains from the western border of the San Joaquin Valley, California. Ibid., p. 81—112.— 1946d. Use of fossil fish scales in micropaleontology. Ibid., p. 23—43.— 1948. Holosauridae from the California Tertiary. J. Paleontol., v. 22, N 1, p. 94—100.— 1956. Tertiary anacanthin fishes from California and the Pacific Northwest; their paleoecological significance. Ibid., v. 30, N 3, p. 568—607. D a v i s J. W. 1887. The fossil fishes of the Chalk of Mount Lebanon in Syria. Scient. Trans. Roy. Dublin Soc. (2), v. 3, p. 457—636. D u H. C. 1950. The discovery of the Cretaceous herrings from Nin-Hai (Chekiang). Geol. Rev. China (4—5), v. 15, p. 185—193. D u n c k e r C. 1912. Die Gattungen der Syngnathidae. Mitt. naturhist. (Zool.). Mus. Hamburg, Bd. 29, S. 2 1—272.— 1915. Revision der Syngnathidae. T. I. Ibid., Bd. 32, S. 9—120. D u n k l e D. H. 1940. The cranial osteology of *Notelopus brama* (Agassiz), an elopid fish from the Cretaceous of Brazil. Quart. J. Biol. Sci. Ohio, v. 3, N 3, p. 157—190.— 1946. Some comments upon the structure of a pycnodontid fish from the Upper Cretaceous of Kansas. Sci. Bull. Univ. Kans., v. 31, pt. 1, p. 161—181.

E a s t m a n C. R. 1904. Description of Bolca fishes. Bull. Mus. Compar. Zool., v. 46, N 1, p. 1—36.— 1911. Catalog of the fossil fishes in the Carnegie Museum. Part I. Fishes from the Upper Eocene of Monte Bolca. Mem. Carnegie Mus., v. 4, p. 349—391.— 1914. Idem. Part II, v. 6, p. 315—348.— 1912. Tertiary fish-remains from Spanish Guinea in West Africa. Ann. Carnegie Mus., v. 8, p. 370—378. E g e r t o n P. M. G. 1868. On the characters of some new fossil fish from the Lias of Lyme Regis. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 24, p. 499—505. E n g l i s h T. 1904. The Eocene and later formations surrounding the Dardanelle. Ibid., v. 55, p. 243—292. E r a s m o G. 1914. La fauna e l'età dei calcari a ittioliti di Pietrarola. Paleontogr. Ital., Pisa, v. 20, p. 29—86.— 1915. Idem., ibid., v. 21, p. 59—112.— 1922. Catalogo dei pesci fossili delle Tre Venezie. Mem. Inst. geol. Univ. Padova, v. 6, p. 1—181.— 1930. L'ittiofauna fossile del Gabbro. Atti Real. Accad. Sci. fis. mat. Napoli (2), v. 18, N 6, p. 1—118.— 1938. Ittioliti cretacei del Brasile. Atti Accad. Sci. Napoli (3), v. 1, N 3, p. 1—44.— 1946. L'ittiofauna cretacea dei dintorni di Comeno nel Carso Triestino. Ibid., v. 2, N 8, p. 1—136.— 1952a. Nuovi ittioliti cretacei del Carso Triestino. Atti Mus. civ. stor. natur., Trieste, v. 18, f. 4, p. 81—122.— 1952b. Revisione degli

ittioliti miocenici di Bra.— Rend. Accad. Sci. fis. mat. Sec. nat. Sci. Napoli (4), v. 19, p. 1—20.

F o r s t e r B. 1913. Die Versteinerungen aus der Tiefbohrung auf Kali im Oligocän des Oberelsass. Mitt. geol. Landesanst. Elsass-Lothringen, Bd. 8, H. 1, S. 1—49. F o w l e r H. W. 1944. Fishes obtained in the New Hebrides by Dr. Edward L. Jackson. Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, v. 96, p. 155—199. F r a s e r - B r u n n e r A. 1935. A synopsis of the genera of the family Balistidae. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 15, p. 658—663.— 1949. A classification of the fishes of the family Mactophidae. Proc. Zool. Soc. London, v. 18, pt. 4, p. 1019—1106.— 1950. The fishes of the family Scombridae.— Ann. Mag. Natur. Hist. (12), v. 3, N 26, p. 131—163. F r o s t G. A. 1931. Fish otoliths from Eocene strata below the London Clay. Vertebrate faunas of the English Eocene. Brit. Mus. (Natur. Hist.) p. 105—109.— 1932—1934. Otoliths from the Tertiary formations of New Zealand. Trans. Proc. New Zealand Inst., v. 63, p. 133—141.— 1933—1934. Otoliths of fishes from the Lower Tertiary formations of Southern England. Pt. 1—5. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 12, p. 387—396; v. 13, p. 380—386, 426—433; v. 14, p. 442—446, 500—505.

G a r d i n e r B. G. 1960. A revision of certain actinopterygian and coelacanth fishes chiefly from the Lower Lias. Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geology, v. 4, N 7, p. 240—383. G a s t a l d i B. 1861. Cenni sui vertebrati fossili del Piemonte. Mem. Accad. Sci. Torino (2), v. 19, p. 1—84. G i l b e r t J. Z. 1921. Family Muraenidae. Bull. S. Calif. Acad. Sci. (1), v. 21, p. 29—30. G i l d e r s l e e v e B. 1933. Pharyngeal plates of *Phyllodus* from the Virginia Eocene. J. Washington Acad. Sci., v. 23, N 8, p. 380—389. G o l d b a c h o v a L. 1931. Preliminary report on the otoliths from the Miocene of Lelezne. Vestnik stát. geol. Ústavu Ceskosl. Rep., v. 7, p. 52—55. G o o d G. and B e a n H. 1895. Oceanic ichthyology. A treatise on the deep sea and pelagic fishes of the World. Spec. Bull. U. S. Nat. Mus., p. 1—553. G r a b a u A. W. 1923. Cretaceous fossils from Shantung. Bull. geol. Surv. China, N 5, pt. 2, p. 143—181. G r e e n w o o d P. H. 1951. Fish remains from Miocene deposits of Rusinga Island and Kavirondo Province, Kenya. Ann. Mag. Natur. Hist. (12), v. 4, p. 1192—1211.— 1960. Fossil denticipid fishes from East Africa. Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geology, v. 5, N 1, p. 3—11. G r e g o r y J. T. 1950. A large pycnodont from the Niobrara Chalk. Postilla Yale Peabody Mus. Natur. Hist., N 5, p. 1—10. G r e g o r y W. K. 1928. Studies on the body-forms of fishes. Zool. Sci. Contrib. New York City, v. 8, p. 325—421.— 1930. A fossil teleost fish of the snapper family (Lutianidae) from the Lower Oligocene of Florida.— Florida State Geol. Surv. Bull., N 5, p. 7—17. G ü n t h e r A. 1878. Preliminary notes of deep-sea fishes collected during the voyage of H.M.S. «Challenger». Ann. Mag. Natur. Hist. (5), v. 2, p. 17—28, 179—187, 248—251.

H a y O. P. 1903. On a collection of Upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon, Syria, with descriptions of four new genera and nineteen new species. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., v. 19, art. 10, p. 395—452.— 1903. On certain genera and species of North American Cretaceous actinopterygian fishes. Ibid., p. 1—95. H e c k e l J. 1850. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Fische Oesterreichs. Denkschr. Acad. Wiss. Wien, Bd. 1, S. 201—243.— 1853. Bericht über die vom Herrn Cavaliere Achille de Zigno hier angelangte Sammlung fossiler Fische. Ibid., S. 122—138.— 1854. Über fossile Fische aus Chiavon und das geologische Alter der sie enthaltenden Schichten. Sitzungsber. Acad. Wiss. Wien, Bd. 11, S. 322—334.— 1856. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Fische Oesterreichs. Denkschr. Acad. Wiss. Wien, Bd. 11, S. 187—274. H e c k e l J. und K n e r R. 1861. Neue Beiträge zur Kenntnis der fossilen Fische Oesterreichs. Ibid., Bd. 19, T. I, S. 49—76. H e n n i g E. 1912. Die

Fischfauna der Kreidezeit. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, N 9, S. 483—493. Hibbard C. W. and Dunkle D. H. 1942. A new species of cyprinodontid fish from the Middle Pliocene of Kansas. Bull. Geol. Surv. Kansas, v. 42, pt. 7, p. 270—276. Hibbard C. W. and Graffham A. 1941. A new pycnodont fish from the Upper Cretaceous of Rooks County, Kansas. Univ. Kansas Sci. Bull., v. 27, p. 71—77. Hills E. Sh. 1934. Tertiary freshwater fishes from Southern Queensland. Mem. Queensland Mus., v. 10, pt. 4, p. 154—174. Hora S. L. 1939. On some fossil fish-scales from the inter-trappean beds at Deothan and Kheri, Central Provinces. Rec. Geol. Surv. India, v. 73, (1938), N 2, p. 267—294.— 1939. On two small collections of fossil fish remains from Balasore, Orissa. Ibid., v. 74, N 2, p. 19—215. Huang Wei-lung. 1957. Early Pleistocene fish remains from Sahmen area, Honan. Verteb. palasiat., v. 1, N 4, p. 313—319. Husakof L. 1917. Fossil fishes collected by the American Museum Congo Expedition. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., v. 37, p. 761—767.— 1929. A new teleostean fish from the Niobrara of Kansas.— Amer. Mus. Novit., N 357, p. 1—4.— 1932. The fossil fishes collected by the central Asiatic expedition. Ibid., N 553, p. 1—19.

Jaroš Z. 1937. Paleogene Fischfauna von Linhartse Vazany bei Slavkov bei Brünn. Časop. Vlasteneckí Spolek Mus. Olomouc, v. 50, p. 99—106. Jerzmanská A. 1958. *Scorpaena eniger* (Jordan et Gilbert) z miocenu Pinczowa. Acta palaeontol. Polonica, v. 3, N 2, p. 151—159.— 1958. Stan badań nad rybami trzeciorzędowymi w Polsce. Kwartalnik geol., v. 2, N 1, p. 177—186.— 1960. Ichtiofauna łupków jaselskich z Sobniowa. Acta palaeontol. Polonica, v. 5, N 4, p. 367—419. Jones S. 1949a. La faune paléoméditerranéenne et la présence du genre *Bregmaceros* dans l'Oligocène de Roumanie. Ann. Soc. belge Géol., Paléont., Hydrol., v. 73, p. 96—97.— 1949b. Quelques Poissons nouveaux de l'oligocène de Roumanie. Bull. Soc. belge Géol. Paléontol. Hydrol., v. 58, p. 159—162.— 1950. *Amphileteia enis*, nouvelle espèce de téléostéens oligocène des Carpathes Roumaines. Ibid., v. 58, fasc. 3, p. 360—367 (1949). Jordan D. S. 1907. The fossil fishes of California with supplementary notes on other species of extinct fishes. Bull. Dept. Geol. Univ. California, v. 5, N 7, p. 95—145.— 1921. The fish fauna of the California Tertiary. Stanford Univ. Publ., Univ. Ser., Biol. Sci., v. 1, N 4, p. 237—300.— 1925. A collection of fossil fishes in the University of Kansas from the Niobrara formation of the Cretaceous. Kansas. Univ., Sci. Bull. (2), v. 15, p. 219—234.— 1927. The fossil fishes of the Miocene of Southern California. Stanford Univ. Publ., Univ. Ser., Biol. Sci., v. 5, N 2, p. 85—100. Jordan D. S. and Branner J. C. 1908. The Cretaceous fishes of Ceara, Brazil. Smithsonian misc. Coll., v. 52, p. 15—25. Jordan D. S. and Gilbert J. Z. 1919. Fossil fishes of southern California. Stanford Univ. Publ. Univ. Ser., N 38, p. 13—64.— 1920. Fossil fishes of the Diatom beds of Lompoc, California, Ibid., N 42, p. 1—45.

Kahsbauer P. 1951. Beitrag zur Systematik der Centriscidae (Pisces). Ann. Naturh. Mus. Wien, Bd. 58, S. 118—121. Kalabis W. 1938. *Amphileteia heinrichi* Heckel aus den Menilitischefern von Mähren. Příroda (Brno), v. 30, N 8, p. 8.— 1938—1940. Fische mit Leuchtorganen aus den Menilitischefern von Mähren und die Lebensweise ihrer rezenten Formen im Mittelmeer. Vestník Klubu přírod v Prosejově, v. 26, p. 28—33.— 1948. Sur les Poissons fossiles aux organes lumineux du Palogène (schistes menilitiques) en Moravie (CSR). Cas. morav. Mus. zemsk., v. 32, p. 131—174.— 1957. Rad Syngnathiformes Berg, 1940 (Pisces) z moravského palogénu. Cas. mineral. geol., v. 2, N 3, p. 261—274. King L. 1953. A Miocene marine fauna from Zululand. Trans. Geol. Soc. S. Afr., v. 56, p. 59—91. Kishinouye K. 1923. Contributions to the comparative study of the so-called scombroid fishes. J. Coll. Agric. Tokyo, v. 8, N 3, p. 293—475. Kner R. 1862. Kleine Bei-

träge zur Kenntnis der fossilen Fische Oesterreichs. Sitzungsber. Acad. Wiss. Wien, Bd. 45, T. 1, S. 485—498.— 1863. Ueber einige fossile Fische aus der Kreide und den Tertiärschichten von Comen und Podused. Ibid., Bd. 48, S. 126—148. Kner R. und Steindachner F. 1863. Neue Beiträge zur Kenntnis der fossilen Fische Oesterreichs. Denkschr. Akad. Wiss. Wien (1), Bd. 21, S. 17—36. Koken E. 1884. Ueber Fisch-Otolithen, insbesondere über diejenigen der norddeutschen Oligocän-Ablagerungen. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 36, S. 500—565.— 1888. Neue Untersuchungen an tertiären Fisch-Otolithen, I. Ibid., Bd. 40, S. 274—305.— 1891. Idem. II. Ibid., Bd. 43, S. 77—170. Kramberger D. 1879. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Fische der Karpathen. Paleontogr., Bd. 26, T. 2, S. 51—68.— 1881. Studien über die Gattung *Saurocephalus* Harlan. Jahrb. geol. Reichsanst. Wien, Bd. 31, S. 371—379.— 1882. Die jungtertiäre Fischfauna Kroatiens. I. Beitr. Paläontol. Geol. Österr. Ungarns, Bd. 2, S. 86—135.— 1883. Idem. II. Ibid., Bd. 3, S. 65—86.— 1891. Palaeoichthyo ozki prilozhi (Collectae palaeoichthyologicae). Rad. jugoslav. Akad. Znan. Umjet., v. 106, p. 50—129. Kruižina G. P. 1924. *Apateodus corneti* (For.) in the Senonian beds of the southern part of Limburg (Netherlands). Proc. Sci. Acad. Wet. Amsterdam, v. 27, p. 293—313. Kühne W. G. 1941. A new xenomorph fish from the Paleocene Moler of Denmark. Ann. Mag. Natur. Hist. (11), v. 7, N 40, p. 374—386.

Laube G. C. 1897. Bericht über Siluridenreste aus der böhmischen Braunkohlenformation. Verhandl. geol. Reichsanst. Wien, S. 337—339.— 1901. Synopsis der Wirbelthierfauna der böhmischen Braunkohlenformation usw. Abhandl. Dtsch. naturwiss. ned. Ver. Böhmen «Iotos» (4), Bd. 2, S. 107—186. Leidenfrost J. 1925. Die fossilen Siluriden Ungarns. Mitt. Jahrb. Ungar. geol. Anst. Bd. 24, S. 117—123. Leriche M. 1900. Faune ichthyologique des Sables à Unios et Térédines des environs d'Épernay (Marne). Ann. Soc. géol. Nord., v. 29, p. 173—200.— 1901. Contribution à l'étude des siluridés fossiles. Ibid., v. 30, p. 165—175.— 1908. Note sur des Poissons paléocènes et éocènes des environs de Reims (Marne). Ann. Soc. géol. Nord., v. 37, p. 229—265.— 1909. Note préliminaire sur des Poissons nouveaux de l'Oligocène belge. Bull. Soc. belge. Géol. Paléontol. Hydrol., v. 22, p. 378—384.— 1915. Sur des vertébrés du Crétacé et de l'Éocène d'Égypte. Bull. Soc. géol. France (4), v. 14, p. 366—382.— 1922. Les Poissons paléocènes et éocènes du bassin de Paris (note additionnelle). Ibid. (4), v. 22, p. 177—200 — 1929. Les Poissons du Crétacé marin de la Belgique et du Limbourg hollandais. Bull. Soc. belge. Géol. Paléontol. Hydrol., v. 37, p. 199—286.— 1932. Les Poissons éocènes du bassin de Paris (deuxième note additionnelle). Bull. Soc. géol. France (5), v. 2, p. 357—374.— 1952. Les Poissons Tertiaires de la Belgique (supplement). Mem. Inst. Roy. Sci. natur. Belgique, N 118, p. 475—600.— 1957. Les Poissons néogènes de la Bretagne, de l'Anjou et de la Touraine. Mém. Soc. géol. France (n. s.), v. 36, f. 4, p. 1—64. Liu H. T. 1955. A new *Baleichthys* from Shensi. Acta palaeontol. Sinica, v. 3, N 4, p. 317—322.— 1957. A new fossil cyprinid fish from Maoming, Kwangtung. Vert. palasiat., v. 1, N 1, p. 151—153.— 1961a. A new amiid fish from Inner Mongolia, China. Ibid., N 2, p. 125—129.— 1961b. A new pholidophorid fish from Sinkiang, China. Acta palaeontol. Sinica, N 3, p. 266—268. Longman H. A. 1932. A new cretaceous fish. Mem. Queensland Mus., Brisbane, v. 10, p. 89—97.

Mark W. 1863—1865. Fossile Fische, Krebse und Pflanzen aus dem Plattenkalk der jüngsten Kreide in Westphalen. Palaeontogr., Bd. 11, S. 1—83. Mark W. und Schlüter C. 1868. Neue Fische und Krebse aus der Kreide von Westphalen. Ibid., Bd. 15, S. 269—305. Martin G. H. 1920. *Anguillavus hackberryensis*, a new species and genus of fish from the Niobrara Cretaceous of Kansas.

Sci. Bull. Univ. Kans., v. 13, N 7, p. 95. *M a s s a l o n g o* A. B. 1859. Specimen photographum animalium quorundam plantorumque fossilium agri Veronensis. Verona, p. 1—101. *M a t s u b a r a* K. 1938. Studies on the deep-sea fishes of Japan, VII. On some rare or imperfectly known lantern-fishes in Kumano-Nada. J. Imper. Fisheries Inst., v. 33, N 1, p. 37—66.

N i i n o H. 1951. Description of some fossil fishes and prawns from Japan. J. Tokyo College Fish., v. 38, N 1, p. 47—58. *N o r m a n* J. K. 1930. Oceanic fishes and flatfishes collected in 1925—1927. Discovery Reports 2, p. 278—301.—1934. A systematic monograph of the flatfishes (Heterosomata): Psettodidae, Bothidae, Pleuronectidae. Brit. Mus. (Natur. Hist.), p. 1—459.

O b r h e l o v a N. 1961. Vergleichende Osteologie der tertiären Süßwasserfische Böhmens (Gobioidei). Sborn. ústřed. ústavu geol. Svazek 26, odd. paleontol., p. 103—192.

P a r r A. E. 1946. The Macrouridae of the western North Atlantic and Central American seas. Bingham Oceanogr. Coll. Bull., v. 10, N 1, p. 1—99.—1951. Preliminary revision of the Alepocephalidae, with the introduction of a new family, Searsidae. Amer. Mus. Novit., N 1531, p. 1—21. *P a u c ä* M. 1929a. Fossile Fische aus dem rumänischen Tertiär. Bull. sect. Sci. Acad. Roumaine, v. 12, p. 206—212.—1929b. Vorläufige Mitteilung über eine fossile Fischfauna aus den Oligozänschiefern von Suslanesti (Muscel). Ibid., p. 112—120.—1930. Revision der fossilen *Leptidopus* und *Capros* Arten. Ibid., v. 13, p. 177—183.—1931. Zwei Fischfaunen aus den oligozänen Menilitschiefern von Mähren. Ann. Naturh. Mus. Wien., Bd. 46, S. 147—152.—1934a. Die Fossile Fauna und Flora aus dem Oligozän von Suslanesti (Muscel) in Rumänien. Ann. Inst. Geol. Romäniei, v. 15 (1931), p. 575—668.—1934b. Quelques remarques biologiques sur les faunes ichthyologiques oligocènes des Carpates. Bull. sect. Sci. Acad. Roumaine, v. 16, p. 1—8. 1934c. Über die fossile Fischgattung *Mrazecia* Paucä. Notationes Biol., v. 2, N 3, p. 90—91.—1935a. Fische aus dem miozänen Dazituff Siebenbürgens. Bull. Soc. Rom. Geol., v. 2, p. 222—230.—1935b. Poissons fossiles du Pontien de l'Olténie. Ibid., p. 98—103.—1938. Téléostéens fossiles du Tertiaire roumain. Compt. rend. Inst. Géol. Roumanie, v. 22, p. 121—135.—1957. Cercetări asupra faunei din sisturile menilitice. An. Rom. Sov. Serv. geol. geogr., v. 11, N 3, p. 27—39. *P e y e r* B. 1928. Die Welse des ägyptischen Alttertiär nebst einer kritischen Übersicht über alle fossilen Welse. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., Bd. 32, Abh. 3, S. 1—62.—1954. Ein Gebissfund von *Leptidotus* aus dem oberen weissen Jura von Thayngen, Kt. Schaffhausen (Schweiz.). Schweiz. Palaeontol. Abhandl., Bd. 70, S. 1—20. *P i e t s c h m a n n* V. 1934. *Lota hulai*, eine neue Fischart aus dem Wiener Becken. Palaeontol. Z., Bd. 16, N 1—2, S. 48—53. *P i n g* C. and *Y e n* T. C. 1933. Description of two new fossil fishes from Chekiang. Bull. Geol. Soc. China (2), v. 12, p. 269—273. *P r i e m* F. 1897. Sur les Poissons de l'Éocène du Mont Mokattam (Égypte). Bull. Soc. géol. France (3), v. 25, p. 212—227.—1899. Sur des Poissons fossiles éocènes d'Égypte et de Roumanie et rectification relative à *Pseudolaes herbsti* Gervais sp. Ibid., v. 27, p. 241—247.—1905. Sur les Poissons fossiles de l'Éocène moyen d'Égypte et de Tunisie. Ibid. (4), v. 5, p. 633—641.—1911. Sur les otolithes des Poissons fossiles des terrains tertiaires supérieurs de France. Bull. Soc. géol. France (4), v. 11, p. 39—46.—1914a. Sur des otolithes des Poissons fossiles des terrains tertiaires supérieurs du Sud-Ouest de la France. Ibid. (4), v. 14, p. 119—131, 244—278.—1914b. Sur les Vertébrés du Crétacé et de Eocène d'Égypte. Ibid., p. 366—382.

R a f i n e s q u e C. S. 1810. Indice d'ittologia Siciliana. Messina, p. 12—167. *R a y n e r* D. H. 1937. On *Leptolepis bronni* Agassiz. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 19, p. 46—74.—1941. The structure and evolution of the

holostean fishes. Biol. Rev. Cambridge, v. 16, p. 218—237. *R e g a n* C. T. 1903. On the systematic position and classification of the gadoid or anacanthine fishes. Ann. Mag. Natur. Hist. (7), v. 11, N 65, p. 459—466.—1911. The anatomy and classification of the teleostean fishes of the order Iniomii. Ibid. (8), v. 7, p. 120—133.—1917a. A revision of the clupeid fishes of the genera *Pellonula* and of related genera in the rivers of Africa. Ibid., v. 19, N 110, p. 198—207.—1917b. A revision of the clupeoid fishes of the genera *Brevortia*, *Pomolobus* and *Dorosoma*, and their allies. Ibid., N 112, p. 297—316.—1917c. A revision of the clupeid fishes of the genera *Sardinella*, *Harengula* etc. Ibid., N 113, p. 377—395.—1923. The classification of the stomiatoid fishes. Ibid. (9), v. 2, N 65, p. 612—614. *R i d e w o o d* W. G. 1905. On the cranial osteology of the clupeoid fishes. Proc. Zool. Soc. London, pt. 1, p. 448—493. *R o m e r* A. S. et *F r y x e l l* F. M. 1928. *Paramiatus gurleyi*, a deep-bodied amiid fish from the Eocene of Wyoming. Amer. J. Sci., v. 16, p. 519—527. *R y c h l i c k i* J. 1909. Beitrag zur Kenntnis der Fischfauna aus den karpathischen Menilitschiefern. Kosmos. Bd. 34, S. 749—764.

S a i n t - S e i n e P. 1949. Poissons des calcaires lithographiques de Cerin. Nouv. Arch. Mus. Hist. natur. Lyon, f. 2, p. 1—357.—1955. Poissons fossiles de l'étage de Stanleyville (Congo Belge) I. La Faune des argilites et schistes bitumineux. Ann. Mus. Congo Belg., v. 14, p. 1—126. *S a i t o* K. 1936. Mesozoic leptolepid fishes from Jehol and Chientao, Manchuria. Rep. Sci. exped. Manchoukuo, sec. 2, pt. 3, p. 1—15. *S a n d e r s* M. 1934. Die Fossilen Fische der Alttertiären Süßwasserablagerungen aus Mittel-Sumatra. Verhandl. geol.-minjb. Genoot. Nederland (1), v. 11, p. 1—143. *S a n t o s* R. S. 1955. Ocorrência de folhelho fossilífero Cretacico no Município de Presidente Olegario, Minas Gerais. Bol. Dir. Minas. Geol. Rio de Janeiro, v. 155, p. 1—27. *S a u v a g e* H. E. 1870. Recherches sur les Poissons fossiles des terrains crétacés de la Sarthe. Ann. Sci. géol. (Paris) (7), v. 2, p. 1—44.—1880. Notice sur les Poissons tertiaires de Céreste (Basses Alpes). Bull. Soc. géol. France (3), v. 8, p. 439—451.—1883. Notes sur les Poissons fossiles. Ibid., v. 11, p. 475—492.—1883. Note sur le genre *Pleuropholis*. Ibid., p. 496—503.—1907. Sur des Poissons de la famille des cichlidés trouvés dans le terrain tertiaire de Guelma. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, v. 145, p. 360—361. *S c h a e f f e r* B. 1947a. Cretaceous and Tertiary Actinopterygian fishes from Brazil. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., v. 89, art. 1, p. 1—39.—1947b. The Eocene serranid from Patagonia. Amer. Mus. Novit., N 1331, p. 5—9.—*S c h l a i k j e r* E. M. 1937. New fishes from the continental Tertiary of Alaska. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., v. 74, N 1, p. 1—23. *S c h u l t z* L. P. 1946. A revision of the genera of mullet fishes of the family Mugilidae, with descriptions of three new genera. Proc. U. S. Nat. Mus., v. 96, N 3204, p. 377—395.—1948. A revision of six subfamilies of atherine fishes with descriptions of new genera and species. Ibid., v. 98, N 3220, p. 1—48. *S i e g f r i e d* P. 1954. Die Fisch-Fauna des Westfälischen Ober-Senons. Palaeontogr., Bd. 106, A, S. 1—36. *S i g n e u x* J. 1949. Notes paléontologiques. Bull. Mus. Nation. Hist. Natur (2), v. 21, p. 633—638. *S i m i o n e s c u* J. 1905. Sur quelques Poissons fossiles du Tertiaire roumain. Ann. Sci. Univ. Jassy (2), v. 3, p. 108—120. *S m i t h* J. L. B. 1950. The sea fishes of southern Africa. Cape Town, p. 1—550. *S p r i n g e r* V. G. 1957. A new genus and species of elopid fish (*Laminospondylus transversus*) from the Upper Cretaceous of Texas. Copelia, N 2, p. 135—140. *S t a r k s* E. C. 1911. Osteology of certain scombroid fishes. Stanford Univ. Publ. Univ. Ser., v. 5, p. 4—49. *S t e i n d a c h n e r* F. 1859—1863. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Fische Oesterreichs. Sitzungsber. Akad. Wiss., Wien, Bd. 37, N 21, S. 673—703; Bd. 38, S. 763—788; Bd. 40, N. 12, S. 552—575; Bd. 47, S. 128—142.—1956. Fish otoliths from the London clay of Bognor Regis, Sussex. Proc. Geol. Assoc., v. 62, N 1—2, p. 15—31.—1958. Fish otoliths from

the Tertiary strata of Victoria, Australia. Proc. Roy. Soc. Victoria, v. 70, N 1, p. 81—93. S u l c Y. 1932. Les ofolithes du Paléogène des environs de Biarritz. Rozpr. statn. geol. Ústav. Českoslov., v. 7, p. 1—93. S u n A i - l i n g. 1956. *Paraclupea* — a genus of double-armoured herrings from Chekiang. Acta paleontol. Sinica, v. 4, N 3, p. 413—418.

T a k a i F. 1942. *Avitolabrax denticulatus*, a new seranid fish from the Early Miocene of the Jōban coal-field, Japan. J. Fac. Sci. Imper. Univ. Tokyo, sect. 2, v. 6, pt. 9, p. 135—139.— 1943. A monograph on the lycopterid fishes from the Mesozoic of Eastern Asia. Ibid., pt. 11, p. 207—270. T a n n e r V. M. 1936. A study of Utah fossil fishes with description of a new genus and species. Proc. Utah. Acad. Arts a. Letters, v. 13, p. 81—85. T h e n i u s E. 1952. Welsreste aus dem Unterpliocän des Wiener Beckens. Neues Jahrb. Geol. Paläontol., Monatsh., Bd. 2, S. 80—94.— 1956. Neue Fischfunde aus dem Eozän des Krappfeldes (Kärnten). Carinthia (2), v. 66, p. 38—41. T h e o b a l d N. 1934. Contribution a la paléontologie du bassin Oligocène du Haut-Rhin et du territoire de Belfort. Les Poissons Oligocène. Bull. Serv. Carte géol. Alsace, v. 2, p. 117—162. T h o r p e M. R. 1934. A newly mounted specimen of *Porthueus molossus* Cope. Amer. J. Sci., v. 28, p. 121—126.— 1938. Wyoming Eocene fishes in the Marsh Collection. Ibid., v. 36, p. 279—295. T r e w a v a s E. 1932. A contribution to the classification of the fishes of the order Apodes, based on the osteology of some rare eals. Proc. Zool. Soc. London, p. 639—659.

U m b g r o v e J. H. F. 1926. Über die obersenone Gattung *Rhombodus*, einen durophagen Stachelrochen. Leidsche geol. Mededeel., v. 2, p. 15—22. U y e n o T. 1961. Late Cenozoic cyprinid fishes from Idaho with notes on other fossil minnows in North America. Papers Michigan Acad. Sci., v. 46, p. 329—344.

V o i g t E. 1926. Über ein bemerkenswertes Vorkommen neuer Fischotolithen in einem Senongeschiebe von Cöthen in Anhalt. Z. Geschiebeforsch., Bd. 2, S. 172—187.— 1934. Die Fische aus der mittelmiozänen Braunkohle des Geiseltales. Nova Acta Leopoldina, Bd. 2, H. 1—2, S. 21—146.

W a d e R. T. 1941. The Jurassic fishes of New South Wales. J. Proc. Roy. Soc. N. S. Wales, v. 75, p. 71—84. W a l t e r s V. 1957. *Protolophotus*, a new genus of allotriognath fish from the Oligocene of Iran. Copeia, p. 60—61. W e b e r M. and B e a u f o r t L. 1911—1940. The fishes of the Indo-Australian archipelago. Leiden, v. 1—8. W e i l e r W. 1922. Beiträge zur Kenntnis der tertiären Fische des Mainzer Beckens. Abhandl. Hessisch. geol. Landesanst., Bd. 6, S. 69—135.— 1923. Die Fischreste aus den bituminösen Schiefen von Ibando bei Bata (Spanish Guinea). Paläontol. Z., Bd. 5, S. 148—160.— 1926. Mitteilungen über die Wirbeltiere aus dem Mittelpliozän des Natrontales (Ägypten). Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., 1926, S. 317—340.— 1928. Beiträge zur Kenntnis der tertiären Fische des Mainzer Beckens. II. 3 Teil. Die Fische des Septarientones. Abhandl. Hessisch. geol. Landesanst., Bd. 8, H. 3, S. 1—61.— 1929. Die mittel- und obereocäne Fischfauna Ägyptens mit besonderer Berücksichtigung der Teleostomi. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss. (n. s.), S. 1—57.— 1930a. Fischreste aus dem nubischen Sandstein von Mahamid und Edfu und aus den Phosphaten Oberägyptens und der Oase Baharije. Ibid., Bd. 7, S. 12—36.— 1930b. Über einige Fischreste aus den Braunkohlenlagern bei Leoben (Steinmark). Senckenbergiana, Bd. 12, S. 57—64.— 1931. Revision der Fischfauna des Septarientones von Wiesloch bei Heidelberg. Sitzungsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Bd. 11, S. 1—15.— 1932a. Die Fischfauna der unteren und oberen Meeresmolasse Oberbayerns. Neues Jahrb. Mineral. Geol. Paläontol., Bd. 68, B, S. 305—352.— 1932b. Über die fossile Fischgattung *Neocybium* Leriche. Zbl. Mineral. Geol. Paläontol., B, S. 287—303.— 1933. Zwei oligocäne Fischfaunen aus dem Kö-

nigreich Ungarn. Geol. Hungarica (Ser. palaeontol.), Bd. 11, S. 1—54.— 1934a. Die Fische des Steinheimer Beckens. Palaeontogr., Bd. 8, S. 1—20.— 1934b. Ein fossiler Cybide mit Mageninhalt. Palaeobiol., Bd. 6, S. 17—24.— 1935a. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in Wüsten Ägyptens. Neue Untersuchungen an den Fischresten. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss. (n. s.), Bd. 32, S. 1—57.— 1935b. *Nemopteryx kubacskai* n. sp. aus dem Kleinzeller Tegel bei Budapest, zugleich ein Beitrag zur Geschichte der Gattung *Nemopteryx* Ag. und *Merluccius* L. Paläontol. Z., Bd. 17, N 1—2 S. 27—44.— 1938. Neue Untersuchungen an mitteloligozänen Fischen Ungarns. Geol. Hungarica (Ser. palaeontol.), Bd. 15, S. 1—31.— 1939. Eozäne Fischreste aus Portugiesisch Angola (S. W. Afrika). Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 91, H. 4, S. 305—313.— 1939. Über die systematische Stellung der fossilen Gattung *Smerdis* auf Grund neuerer Funde im Alttertiär Süd-Ost Bulgariens. Zbl. Mineral. Geol. Paläontol., Bd. 6, S. 245—250.— 1942. Die Otolithen des rheinischen und nordwestdeutschen Tertiärs. Abhandl. Reichsamt. Bodenf. Berlin, Bd. 206, S. 5—140.— 1943a. Die Otolithen aus dem Jungtertiär Süd-Rumäniens, I. Buglow und Sarmat. Senckenbergiana, Bd. 26, S. 87—115.— 1943b. Fischreste aus dem Ober-Oligozän Nordwestdeutschlands und dem Mittelmiozän von Velno in Holland. Ber. Reichsamt. Bodenf. Berlin, T. 5—8, S. 74—80.— 1943b. Über einen pliozänen Fischrest aus Mazedonien. Z. Dtsch. geol. Ges. Bd. 95, H. 5—6, S. 210—214.— 1955a. Untersuchungen an der Fischfauna von Unter- und Oberkirchberg bei Ulm vornehmlich an Hand von Otolithen in situ. Paläontol. Z., Bd. 29, N 1—2, S. 88—102.— 1955b. Untersuchungen an Fischen aus dem Alttertiär der Umgebung von Basel. Eclogae geol. Helvetiae. Bd. 48, S. 427—447.— 1960a. Die Fischreste aus Ziegeleiton von Ravolzhausen bei Hanau (Hessen). Notizbl. Hessisch. Landesamt. Bodenf., Bd. 88, S. 20—28.— 1960b. Fischreste aus der Cocobeach Formation (untere Kreide) in Nord-Gabun, Äquatorial-Africa. Paläontol. Z., Bd. 35, N 3—4, S. 191—199. W e i n f u r t e r E. 1949. Eine neue Otolithenfauna aus dem Miozän von Mühldorf in Kärnten. Anz. Österr. Akad. Wiss., Bd. 86, S. 171—173.— 1950. Die oberpannonische Fischfauna von Eichkogel bei Mödling. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Abt. I, Bd. 159, S. 37—50.— 1952a. Die Otolithen aus dem Torton (Miozän) von Mühldorf in Kärnten. Ibid., Bd. 161, H. 2—3, S. 149—172.— 1952b. Die Otolithen aus miozänen Brack- und Süßwasserschichten des Lavantales in Kärnten. Ibid., S. 141—148. W e i t z e l K. 1930. Drei Riesenfische aus den Solnhofener Schiefen Langenaltheim. Abhandl. Senckenberg. naturforsch. Ges., Bd. 42, S. 85—113.— 1933. *Pachythrissops macrolepidotus* n. sp., ein neuer Leptolepide aus den Solnhofener Schiefen. Paläontol. Z., Bd. 15, S. 22—30.— 1933. *Amphiperca multiformis* n. g. n. sp. und *Thaumaturus intermedius* n. sp., Knochenfische aus dem Mitteleozän von Messel.— Notizbl. Ver. Erdk. u. Hess. Geol. Landesanst. Darmstadt (5), H. 14, S. 89—97. W e t t s t e i n A. 1886. Ueber die Fischfauna des tertiären Glarnerschiefers. Abhandl. Schweiz. paläontol. Ges., Bd. 13, N 2, S. 1—103. W h i t e E. I. 1926. Eocene fishes of Nigeria. Bull. Geol. Surv. Nigeria, N 10, p. 1—87.— 1931. The vertebrate faunas of the English Eocene. Brit. Mus. (Natur. Hist.), p. 1—121.— 1934. Fossil fishes of Sokoto Province. Bull. Geol. Surv. Nigeria, N 14, p. 1—78.— 1936. On certain Eocene percid fishes. Ann. Mag. Natur. Hist. (10), v. 18, N 103, p. 43—54. W o o d w a r d A. S. 1891. Notes on some fish-remains from the Lower Tertiary and Upper Cretaceous of Belgium. Geol. Mag. (3), p. 104—114.— 1894. A description of the so-called salmonoid fishes of the English Chalk.— Proc. Zool. Soc. London, p. 655—664.— 1906. The study of fossil fishes. Proc. Geol. Assoc., v. 19, p. 266—282.— 1942a. The beginning of the teleostean fishes. Ann. Mag. Natur. Hist. (11), v. 9, N 60, p. 902—911.— 1942b. Some new and little known Upper Cretaceous fishes from Mt. Lebanon. Ibid., N 56, p. 537—567.

Young C. C. and Chow M. M. 1956. Latest discoveries in vertebrate palaeontology in China. Acta sci. Sinica, v. 5, N 3, p. 603—610. Young C. C. et Liu H. T. 1954. *Tibetodus*, a new pycnodont fish from Changtu. Acta palaeontol. Sinica, v. 2, N 1, p. 96—102.

Zigno A. de. 1874. Annotazioni paleontologiche. Pesci fossili nuovi del calcare eocene dei Monti Bolca e Posfale. Mem. Real. Inst. Veneto Sci., v. 18, pt. 2, p. 287—301.
Zotz L. F. 1928. Die Fische der typischen Fischechiefer aus den Schächten der Kaliwerke Buggingen. Mitt. Badisch. geol. Landesanst., Bd. 10, S. 145—173.

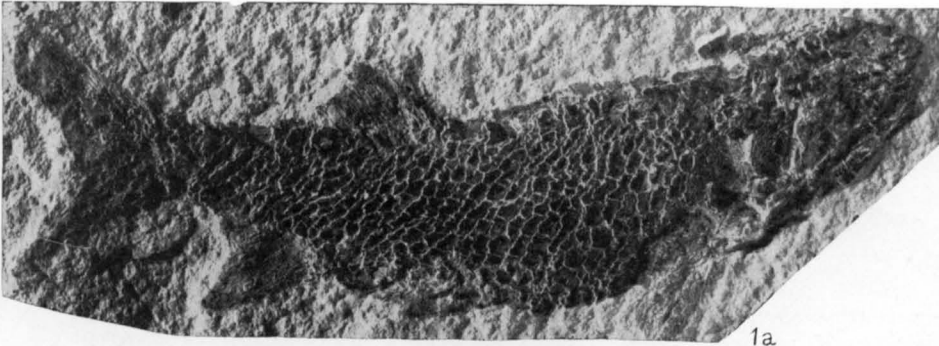
См. также в общем списке по позвоночным: Romer A. S. 1945; Woodward A. S. 1932; в списке по бесчелюстным и рыбам: Берг Л. С. 1948, 1955; Васнецов В. В. 1947; Никольский Г. В. 1954, 1961; Agassiz L. 1833—1843; Eastman C. R. 1917; Macfarlane J. M. 1923a; Hussakof L. and Bryant W. L. 1918; Woodward A. S. 1889—1901 (v. 3, 4), 1902—1912, 1916—1919 (v. 70); по Elasmobranchii: Arambourg K. 1952; Casier E. 1946; Davis J. W. 1890; Leriche M. 1902, a, b; 1905, 1906, 1910, 1913, 1926, 1938, 1942; Stromer E. 1905, 1910; Yabe H. a. Obata T. 1930; по Palaeonisci и Chondrostei: Piveteau J. 1941; Priem F. 1901, 1911.

ТАБЛИЦЫ I—XIV
К ПОДКЛАССУ АСТИНОПТЕРЫГИИ

ТАБЛИЦА I

- Фиг. 1. *Ganolepis gracilis* Woodward: *1a* — общий вид, $\times 1,5$; *1б* — две боковые чешуи, $\times 8$; *1в* — коньковая чешуя, $\times 8$; *1г* — хвостовая фулькра, $\times 8$; н. карбон (быстрианская свита), Минусинская котловина, р. Чулым (Матвеева, 1958)
- Фиг. 2. *Cycloptychius bidens* Matveeva, $\times 0,5$; н. карбон (быстрианская свита), Минусинская котловина, р. Чулым (голотип, Матвеева, 1958)
- Фиг. 3. *Gyrolepidotus schmidti* Rohon: *3a* — общий вид, $\times 1,5$; *3б* — верхняя челюсть, $\times 1$; н. карбон (быстрианская свита), Минусинская котловина, р. Чулым (Матвеева, 1958)
- Фиг. 4. *Oxypteriscus minimus* Matveeva, $\times 2$; н. карбон (быстрианская свита), Минусинская котловина, р. Чулым (голотип, Матвеева, 1958)
- Фиг. 5. *Palaeobergia microlepis* (Berg), $\times 1,5$; н. карбон (быстрианская свита), Минусинская котловина, р. Чулым (Матвеева, 1958)

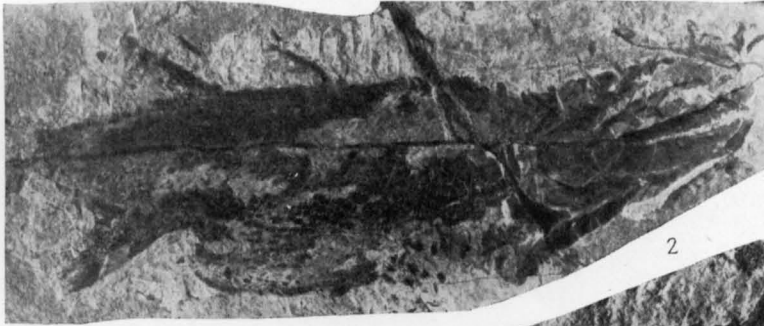
ТАБЛИЦА I



1а



1б



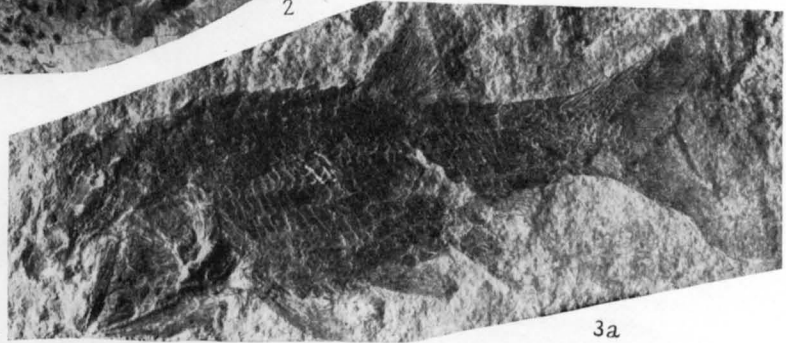
2



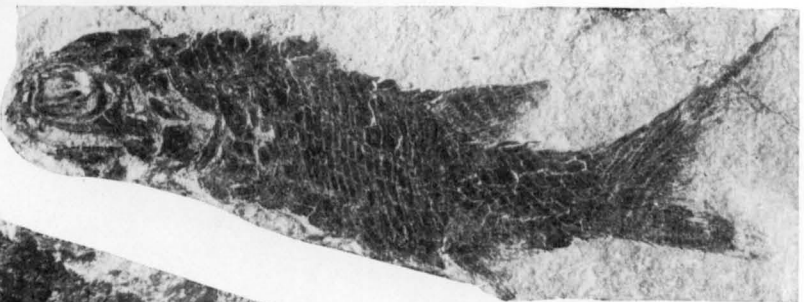
1в



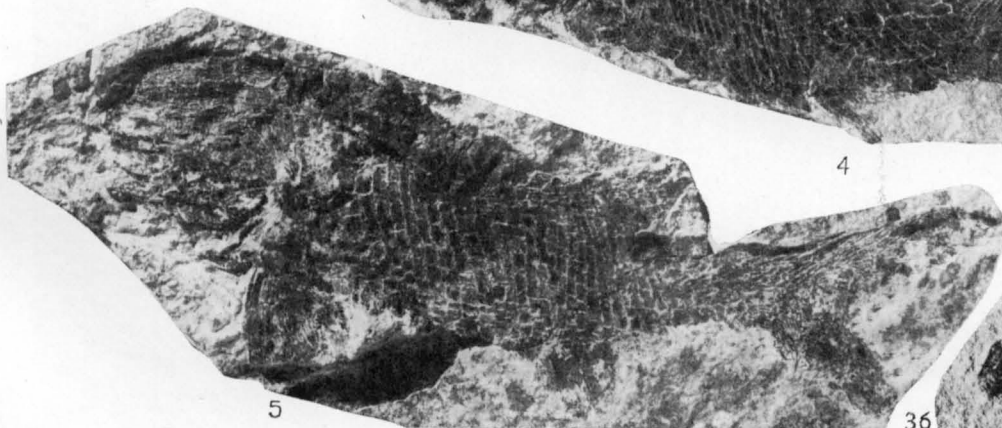
1г



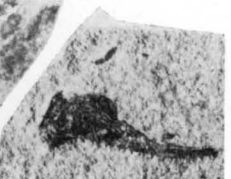
3а



4



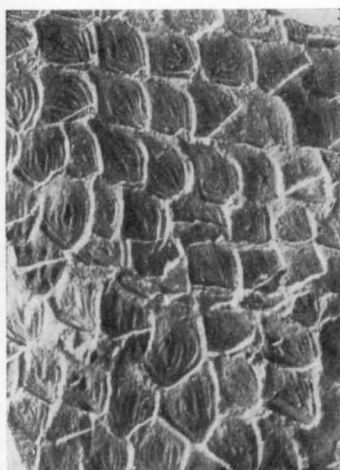
5



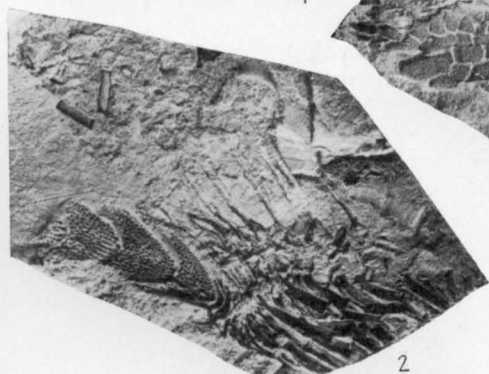
3б

ТАБЛИЦА II

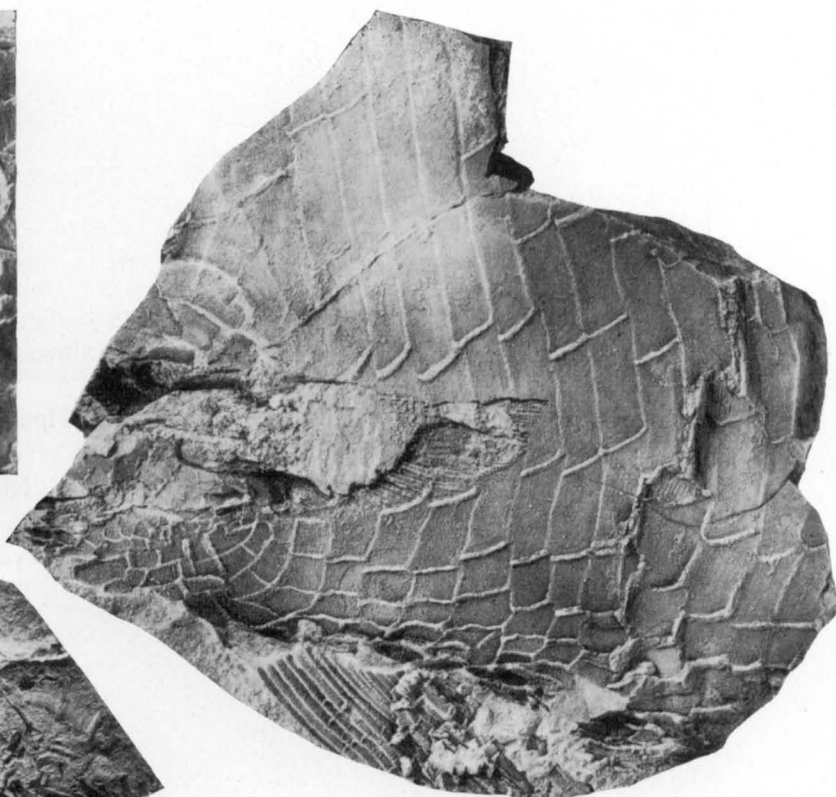
- Фиг. 1. *Tompoichthys abramovi* Obruchev, передняя часть туловища, × 1; н. триас, р. Колыма (голотип, колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 2. *Saurichthys* sp., жучки и осевой скелет, × 2; н. триас, Фергана, Мадьген (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 3. *Acrolepis macropoma* Berg: 3а — чешуя боковой части туловища; × 1; 3б — то же, × 4; в. пермь, Тунгусский бассейн (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 4. *Amblypterus orientalis* Agassiz, чешуя боковой части туловища, × 3; в. пермь, Приуралье, Каргалинские рудники (Eichwald, 1860)



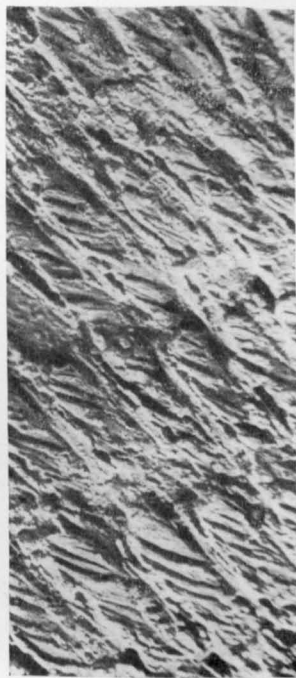
4



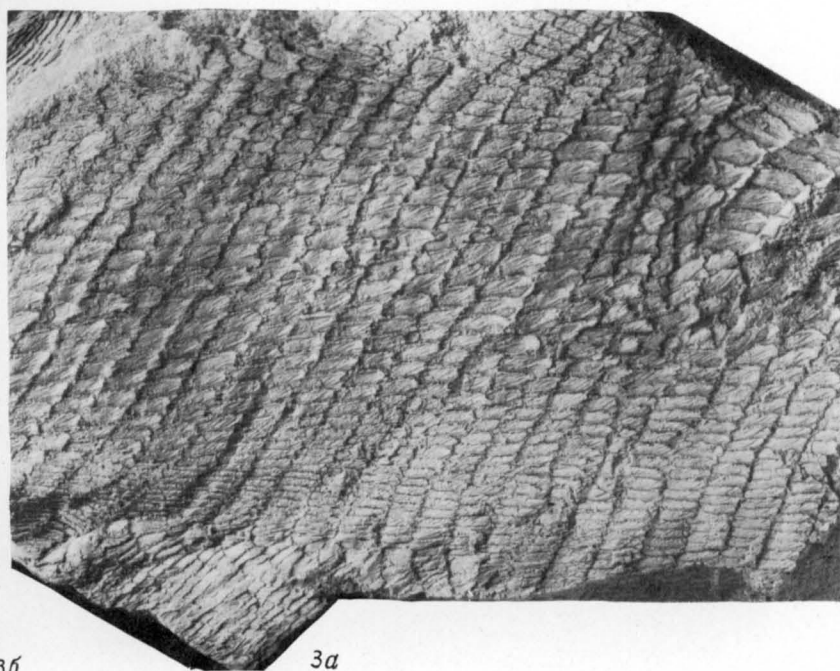
2



1



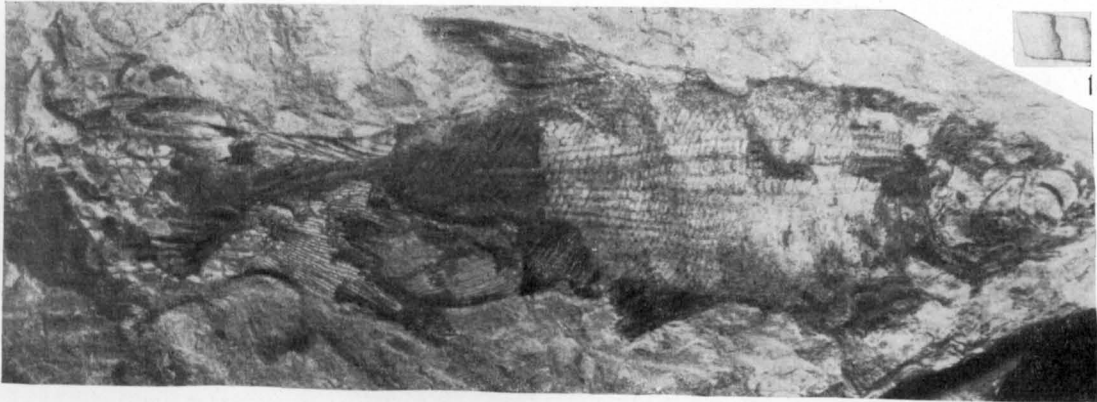
3б



3а

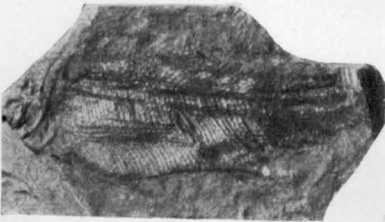
ТАБЛИЦА III

- Фиг. 1. *Amblypterus tuberculatus* (Eichwald): 1a — общий вид, $\times 1$; 1б — две чешуи, $\times 4$; в. пермь, Приуралье, Каргалинские рудники (Eichwald, 1860)
- Фиг. 2. *Eurynotoides cyprinion* Berg, $\times 1$; в. пермь, Приуралье, Каргалинские рудники (голотип, Берг, 1940)
- Фиг. 3. *Birgeria* sp., $\times 0,75$; н. триас, низовья р. Лены (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 4. *Pteroniscus turkestanensis* (Gorizdro-Kulczycka), $\times 1$; в. юра, Ср. Азия, хр. Каратау (колл. Палеонтол. ин-та)

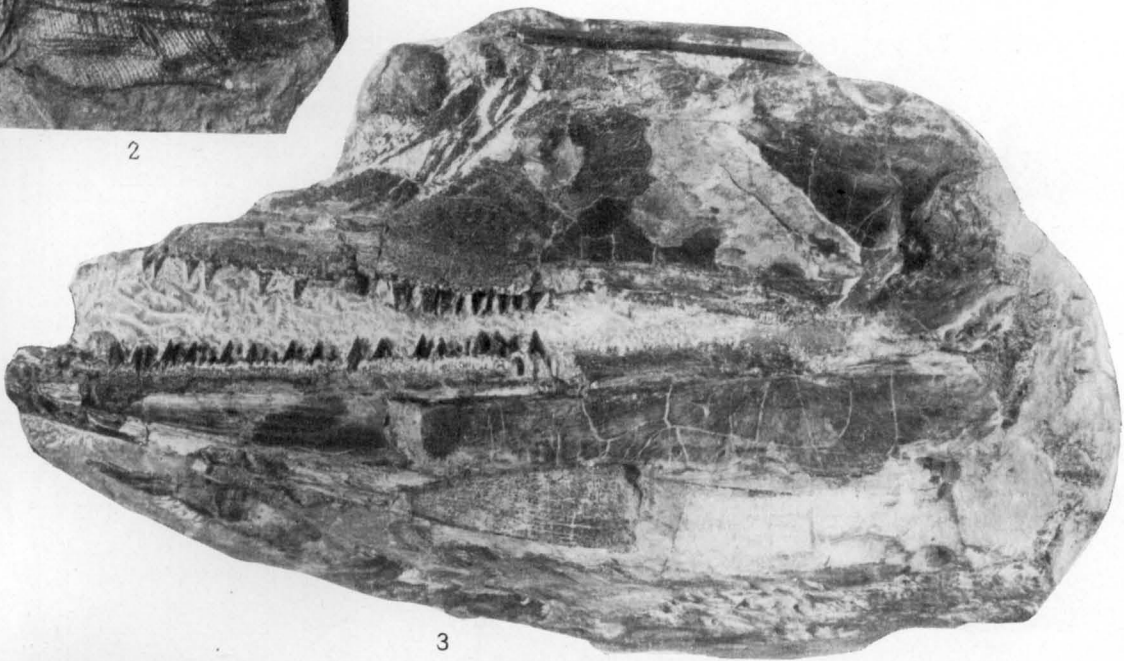


1б

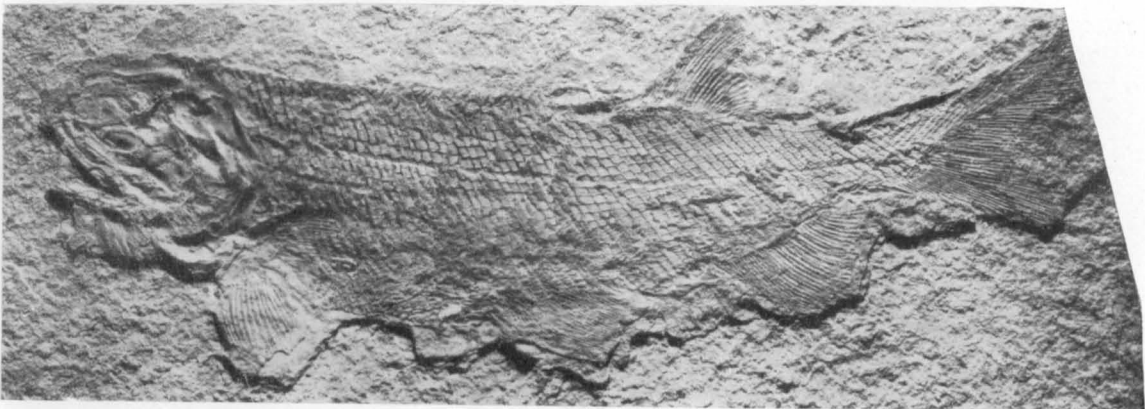
1а



2



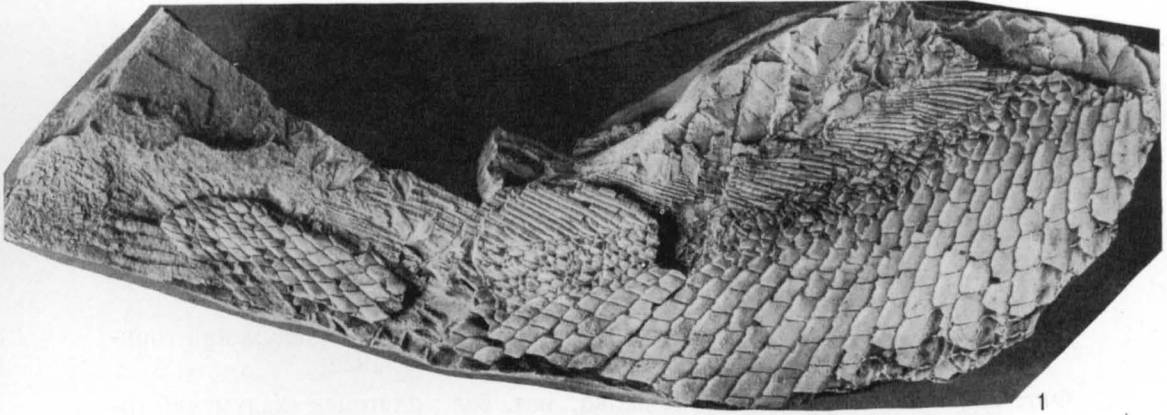
3



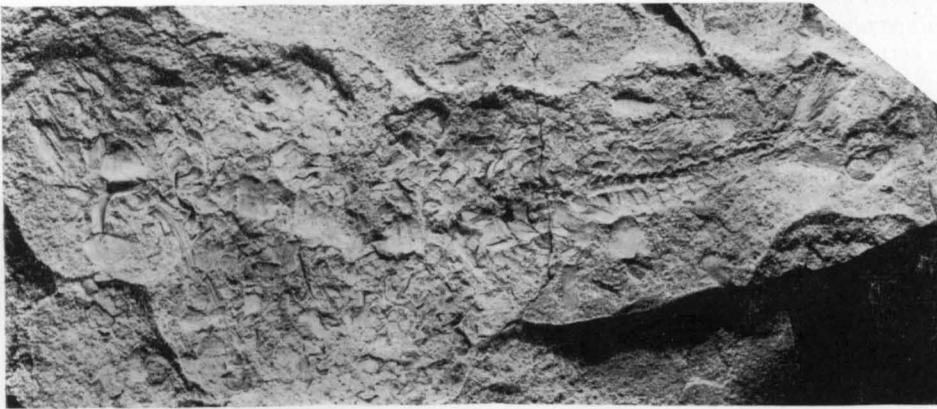
4

ТАБЛИЦА IV

- Фиг. 1. *Evenkia eunoptera* Berg, спинная часть тела, $\times 1$; н. триас, Н. Тунгуска (голотип, Берг, 1941)
- Фиг. 2. *Arctosomus sibiricus* Berg, $\times 1$; н. триас, Н. Тунгуска (голотип, Берг, 1941)
- Фиг. 3. *Holuropsis yavorskii* Berg, $\times 1$; в. пермь, Кузнецкий бассейн, р. Сарбала (колл. Палеонтол. ин-та)
- Фиг. 4. *Palaeoniscus kazanensis* Vetter, $\times 1$; в. пермь (казанский ярус), р. Волга, Печищево (Geinitz, 1880)
- Фиг. 5. *Palaeoniscinotus czekanowskii* Rohon, $\times 1$; ср. юра, Усть-Балей близ Иркутска (Берг, 1945)
- Фиг. 6. *Lepidotes* sp., зубы: 6а — вид сверху, $\times 1$; 6б — вид сбоку, $\times 1$ юра, Подмосковье (колл. Палеонтол. ин-та)



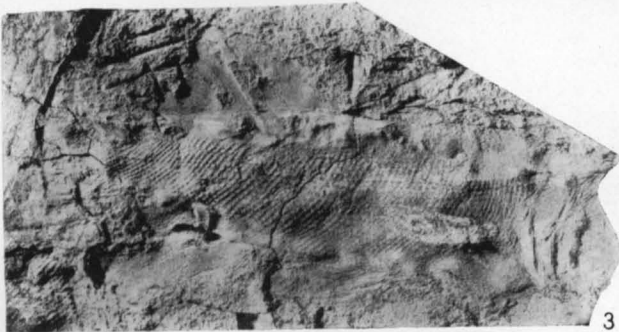
1



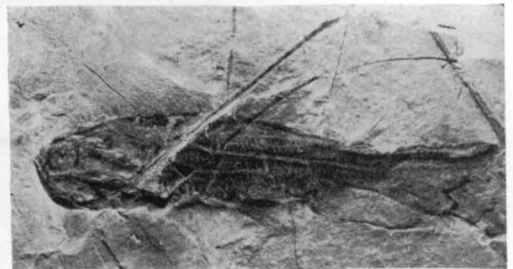
2



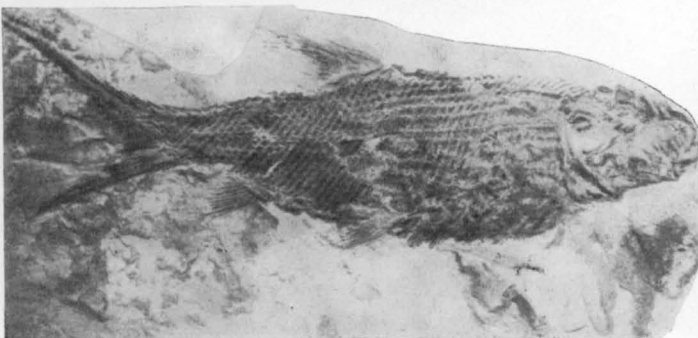
6б



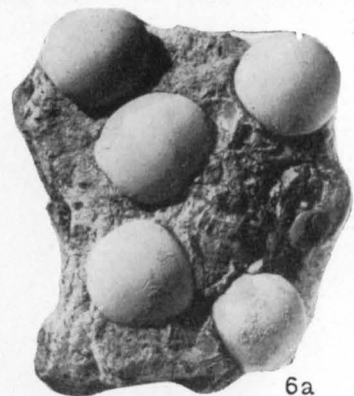
3



5



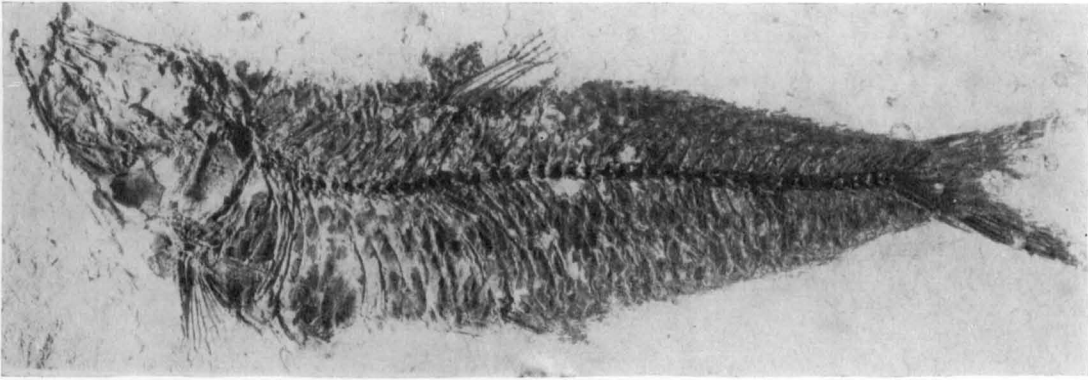
4



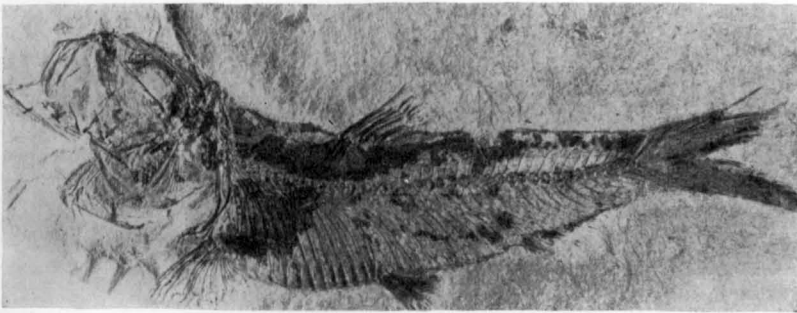
6а

ТАБЛИЦА V

- Фиг. 1. *Sardinella rata* Daniltshenko, нат. вел.; олигоцен (хадумский горизонт), С. Кавказ, р. Белая (Данильченко, 1959)
- Фиг. 2. *Pomolobus facilis* Daniltshenko, нат. вел.; олигоцен (хадумский горизонт), С. Кавказ, р. Белая (Данильченко, 1960)
- Фиг. 3. *Palaeomolva tarchanica* Daniltshenko, $\times 2$; миоцен (тарханский горизонт), Керченский полуостров (Данильченко, 1960)
- Фиг. 4. *Aeoliscus apscheronicus* (Lednev), нат. вел.; миоцен (зурамакентский гор.), С. Кавказ, Черная речка (Данильченко, 1960)
- Фиг. 5. *Lednevia oligocenica* (Smirnov), $\times 2$; миоцен (зурамакентский гор.), С. Кавказ, Черная речка (Данильченко, 1960)



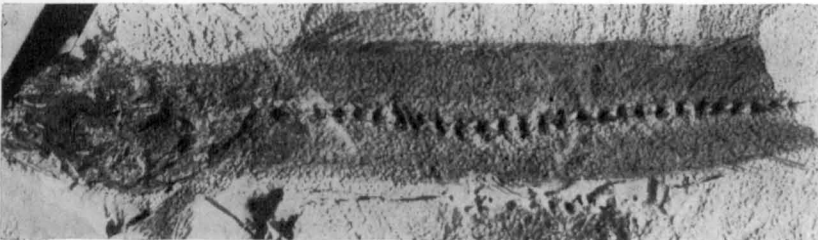
1



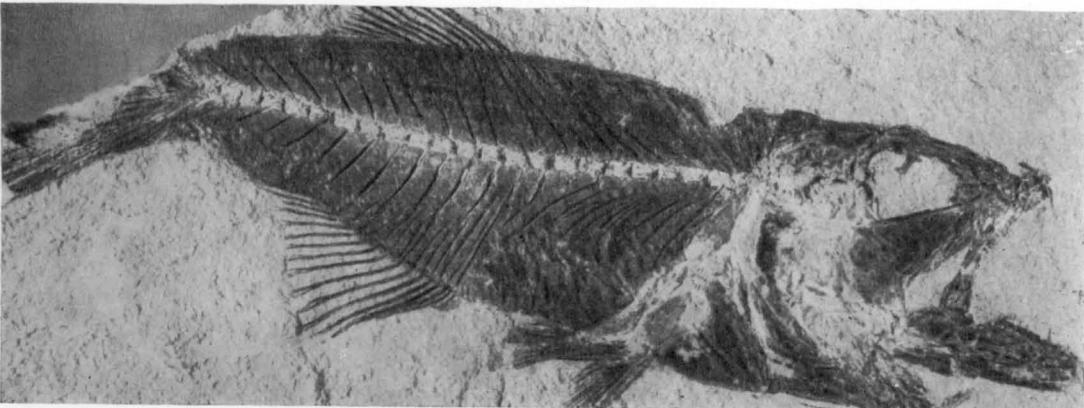
2



4



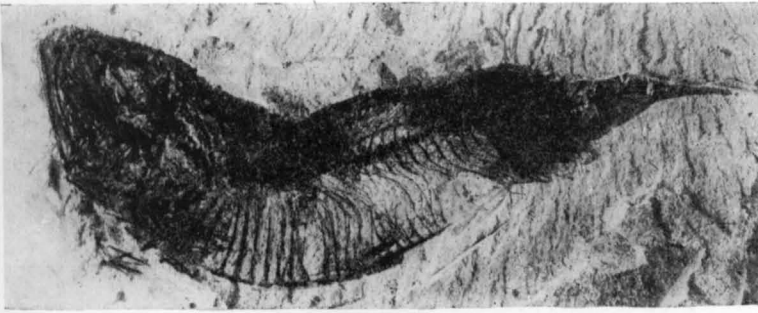
3



5

ТАБЛИЦА VI

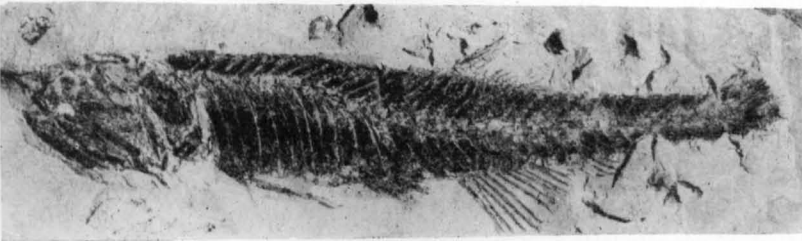
- Фиг. 1. *Alosa genuina* Daniltshenko, нат. вел.; миоцен (зурамакентский гор.), Закавказье, р. Гумиста (Данильченко, 1960)
- Фиг. 2. *Scopeloides glarianus* (Agassiz), нат. вел.; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, р. Белая (Данильченко, 1960)
- Фиг. 3. *Vinciguerrria talgiensis* Daniltshenko, $\times 2$; олигоцен (хадумский гор.) С. Кавказ, р. Талги (Данильченко, 1946)
- Фиг. 4. *Echeneis urupensis* Daniltshenko, $\times 1,5$; миоцен (зурамакентский гор.), С. Кавказ, р. Уруп (Данильченко, 1958)
- Фиг. 5. *Bregmacerina antiqua* (Smirnov), $\times 1,2$; миоцен (зурамакентский гор.) С. Кавказ, Черная речка (Смирнов, 1936)



1



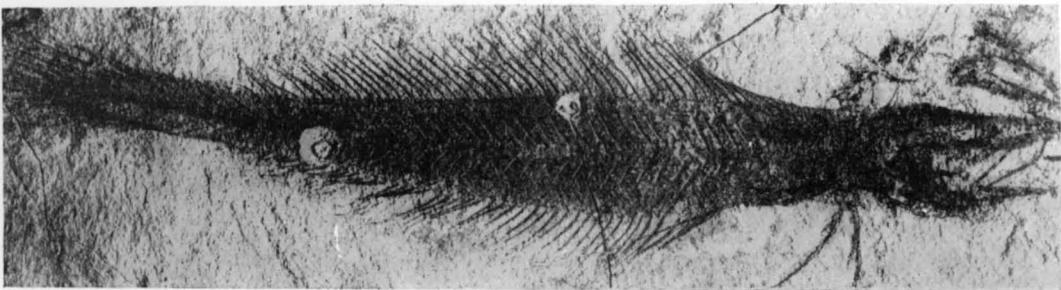
4



2



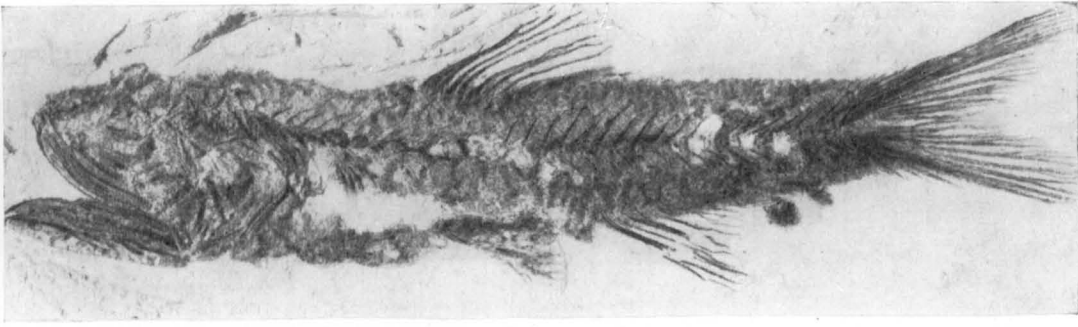
3



5

ТАБЛИЦА VII

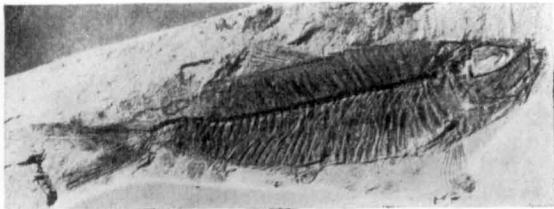
- Фиг. 1. *Eomyctophum limicola* Daniltshenko, $\times 3$; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, р. Лаба (Данильченко, 1960)
- Фиг. 2. *Serranus budensis* (Heckel), нат. вел.; олигоцен (миатлинский гор.) Закавказье, окр. г. Сухуми (Данильченко, 1960)
- Фиг. 3. *Pomolobus antiquus* (Smirnov), нат. вел.; миоцен (зурамакентский гор.), С. Кавказ, Черная речка (Данильченко, 1960)
- Фиг. 4. *Priacanthus longispinus* Lednev, $\times 1,5$; миоцен (зурамакентский гор.), С. Кавказ, р. Уруп (Данильченко, 1960)
- Фиг. 5. *Palimphyes chadumicus* Daniltshenko, нат. вел.; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, Осетия (Данильченко, 1960)



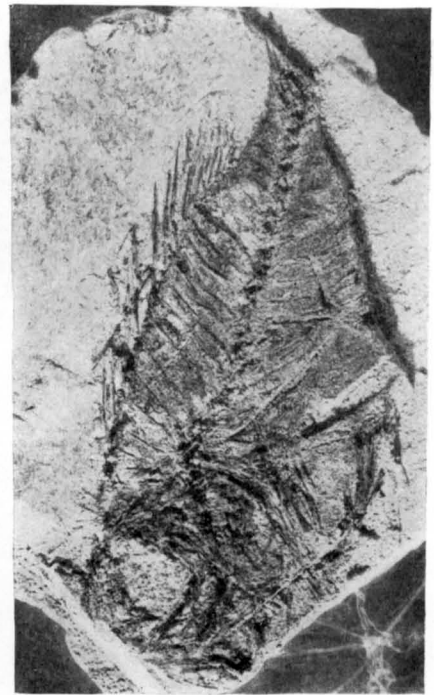
1



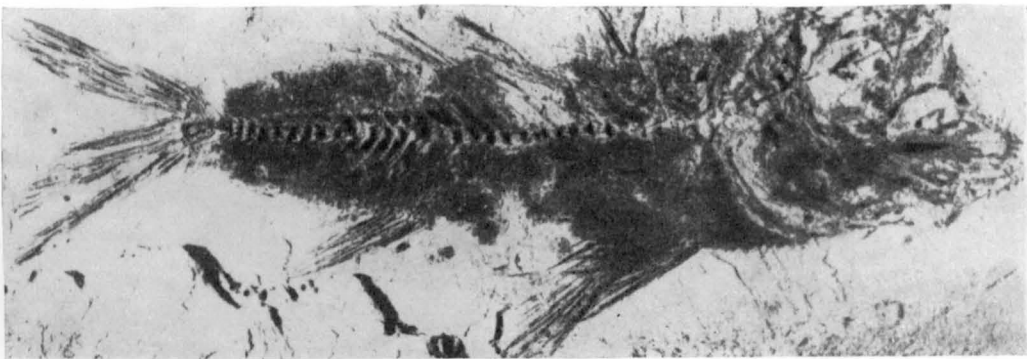
2



3



4



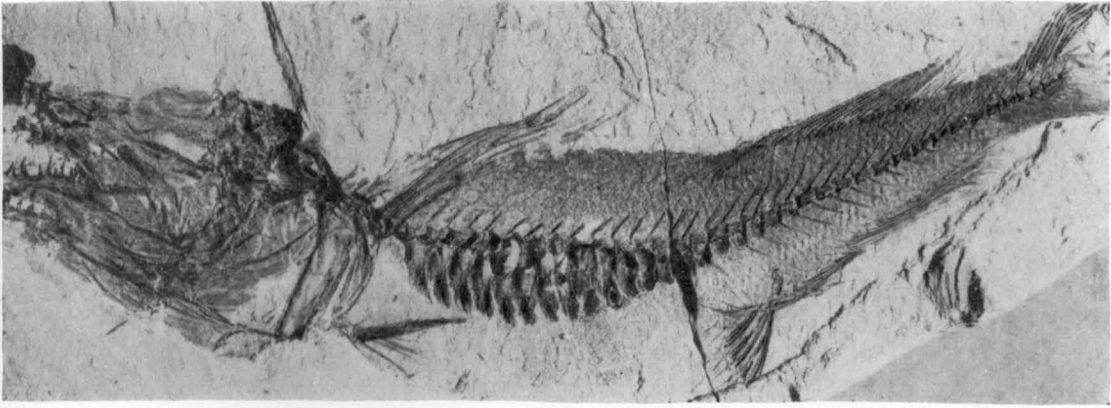
5

ТАБЛИЦА VIII

- Фиг. 1. *Palaeogadus intergerinus* Daniltshenko, $\times 0,7$; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, Осетия (Данильченко, 1960)
- Фиг. 2. *Merluccius errans* (Smirnov), нат. вел.; миоцен (зурамакентский гор.), С. Кавказ, Черная речка (Данильченко, 1960)
- Фиг. 3. *Holosteus mariaae* (Meyner), $\times 0,7$; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, р. Белая (Данильченко, 1960)
- Фиг. 4. *Mugil demissus* Switchenska, $\times 1,5$; плиоцен, Закавказье, Абхазия (Свиченская, 1960)
- Фиг. 5. *Raniceps parvus* Daniltshenko, нат. вел.; миоцен (зурамакентский гор.), С. Кавказ, р. Белая (Данильченко, 1960)



1



2



3



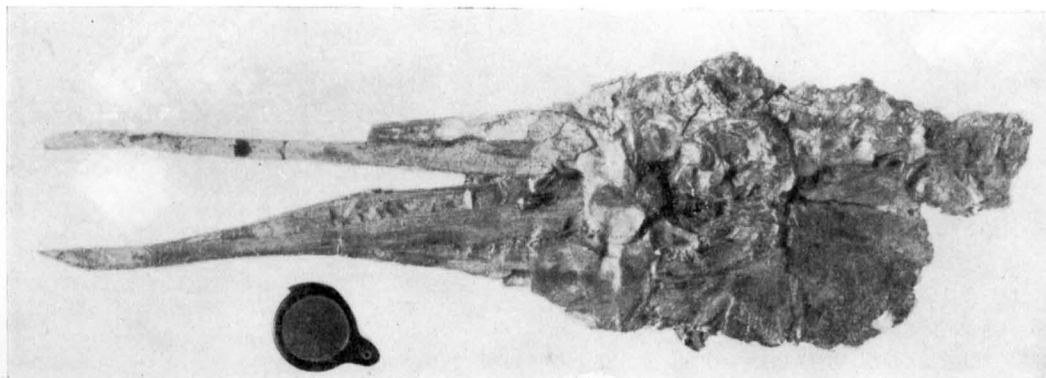
4



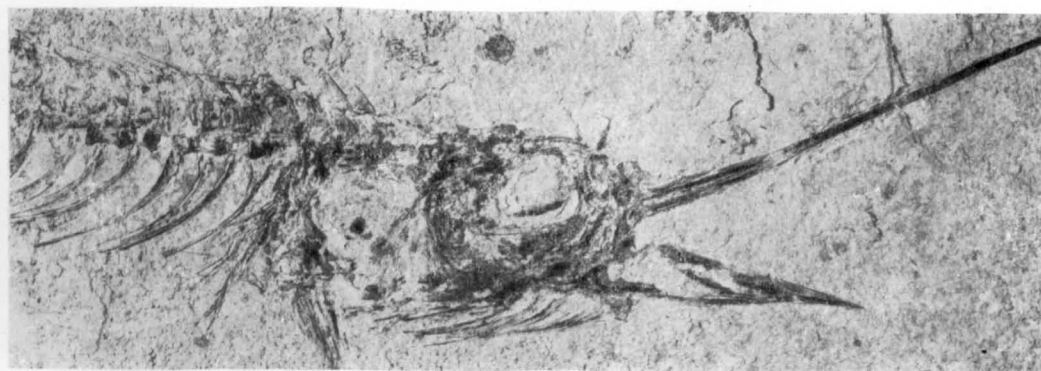
5

ТАБЛИЦА IX

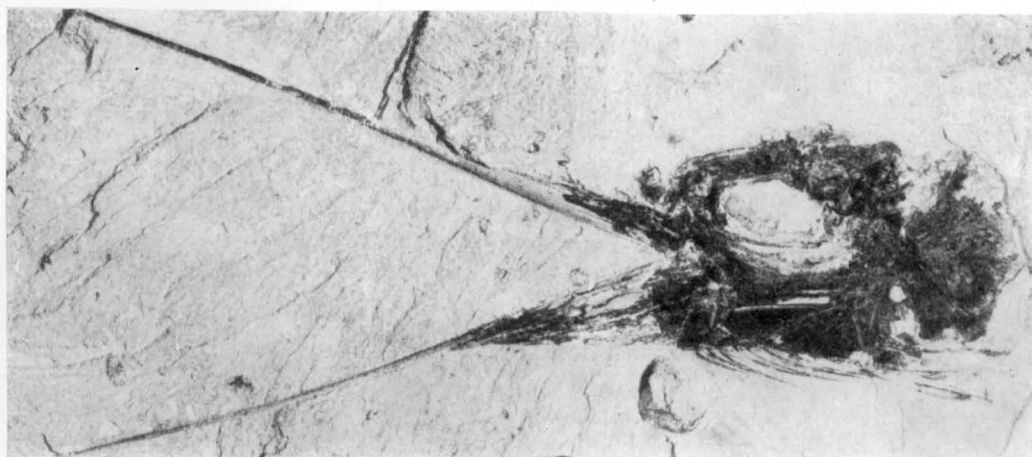
- Фиг. 1. *Pseudotetrapturus luteus* Daniltshenko, $\times 0,2$; олигоцен — миоцен (гор. реки), С. Кавказ, р. Сулак (Данильченко, 1960)
- Фиг. 2. *Homorhynchus colei* (Agassiz), нат. вел.; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, р. Белая (Данильченко, 1960)
- Фиг. 3. *Palaeorhynchus zitteli* (Kramberger), нат. вел.; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, р. Белая (Данильченко, 1960)
- Фиг. 4. *Syngnathus altus* Daniltshenko, нат. вел.; миоцен (зурамакентский гор.), С. Кавказ, Черная речка (Данильченко, 1960)



1



2



3

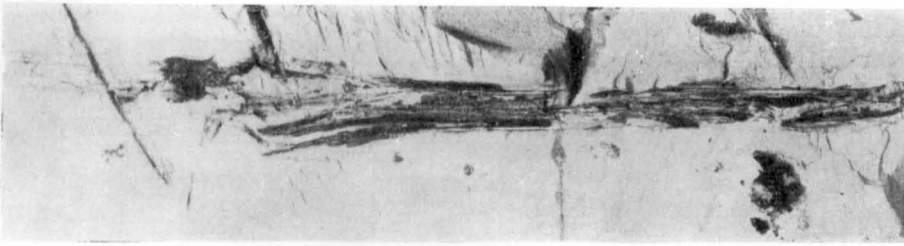


4

ТАБЛИЦА X

- Фиг. 1. *Fistularia contermina* Daniltshenko, $\times 0,7$; олигоцен (хадумский гор.)
С. Кавказ, р. Белая (Данильченко, 1960)
- Фиг. 2. *Acanthognathus squalidus* Daniltshenko, $\times 1,5$; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, Осетия (Данильченко, 1960)
- Фиг. 3. *Oligoplites spinosus* (Smirnov), нат. вел.; миоцен (зурамакентский гор.), С. Кавказ, Черная речка (Смирнов, 1936)
- Фиг. 4. *Myersiscus grossheimi* Daniltshenko, $\times 2$; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, р. Сулак (Данильченко, 1960)
- Фиг. 5. *Gephyroberyx robustus* (Bogatshov), нат. вел.; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, р. Белая (Данильченко, 1960)
- Фиг. 6. *Palaeotroctes strictus* Daniltshenko, $\times 2$; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, р. Белая (Данильченко, 1960)
- Фиг. 7. *Hemithyrsites maicopicus* Daniltshenko, $\times 2$; миоцен (зурамакентский гор.), С. Кавказ, р. Курджипс (Данильченко, 1960)

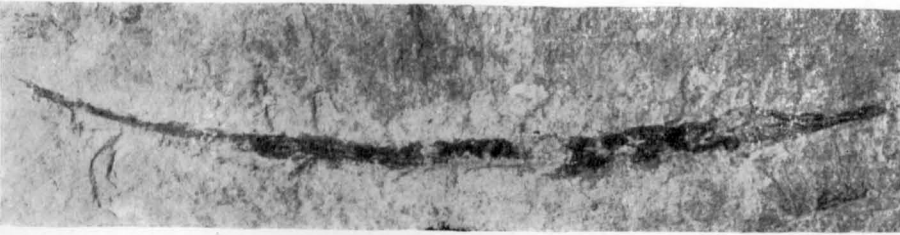
ТАБЛИЦА X



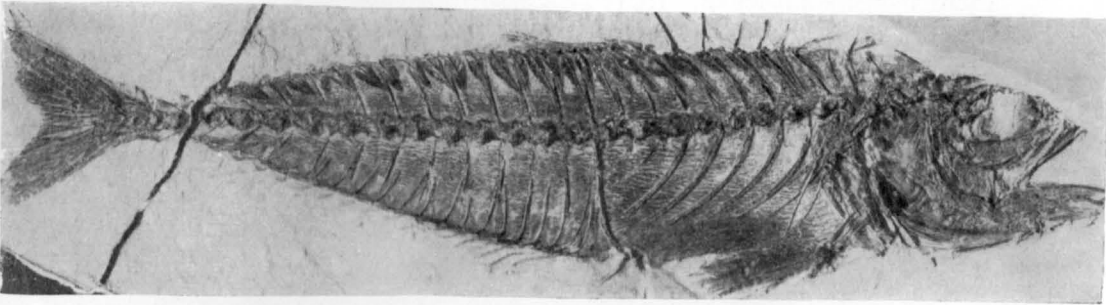
1



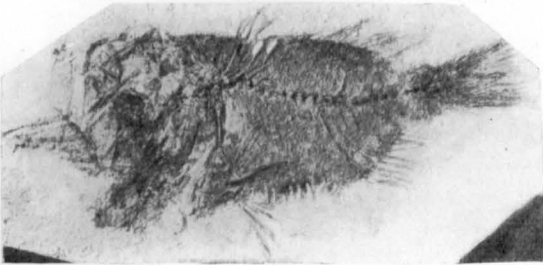
4



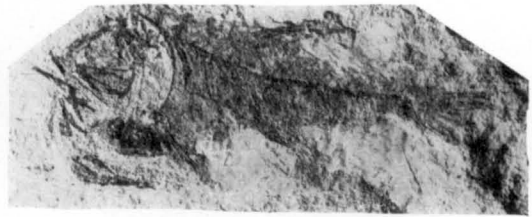
2



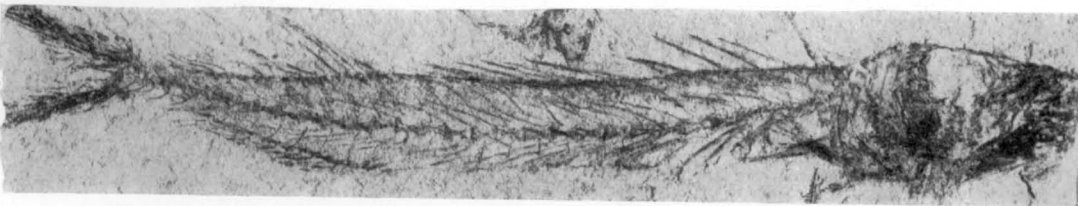
3



5



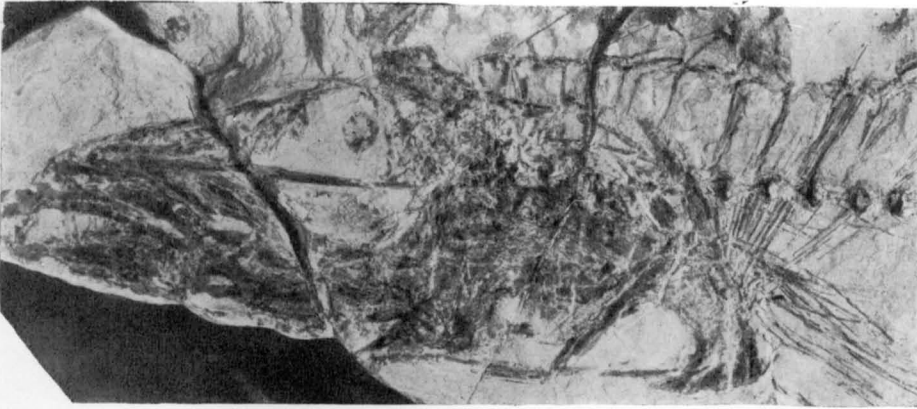
6



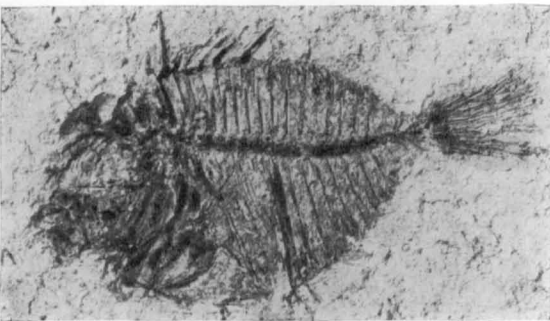
7

ТАБЛИЦА XI

- Фиг. 1. *Lepidopus glarisianus* (Blainville), нат. вел.; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, р. Белая (Данильченко, 1960)
- Фиг. 2. *Caprovesposus parvus* Daniltshenko, $\times 3$; олигоцен (хадумский гор.), Закавказье, р. Гумиста (Данильченко, 1960)
- Фиг. 3. *Argyropelecus cosmovičii* Cosmoviči et Raucă, $\times 2,5$; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, р. Сулак (Данильченко, 1960)
- Фиг. 4. *Tunnus abchasicus* Daniltshenko, $\times 0,1$; в. эоцен, Закавказье, р. Гумиста (Данильченко, 1951)
- Фиг. 5. *Capros longispinatus* Daniltshenko, нат. вел.; олигоцен — миоцен (гор. рики), Закавказье, р. Гумиста (Данильченко, 1960)
- Фиг. 6. *Scomber cubanicus* Daniltshenko, нат. вел.; олигоцен — миоцен (гор. рики), С. Кавказ, ст. Хадыженская (Данильченко, 1960)



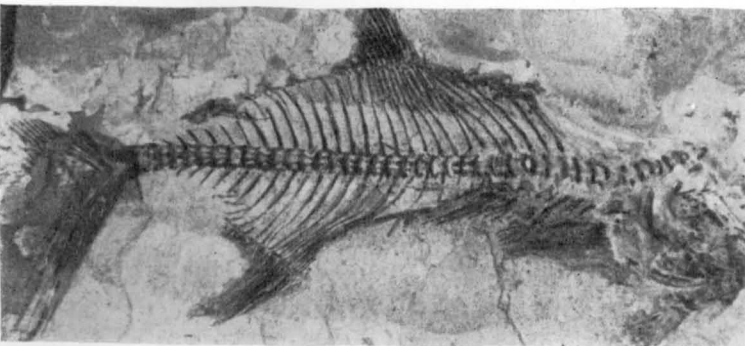
1



2



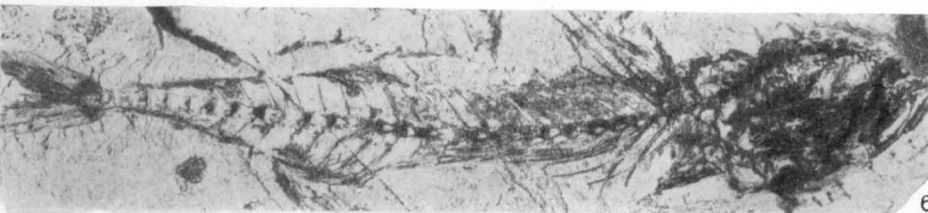
3



4



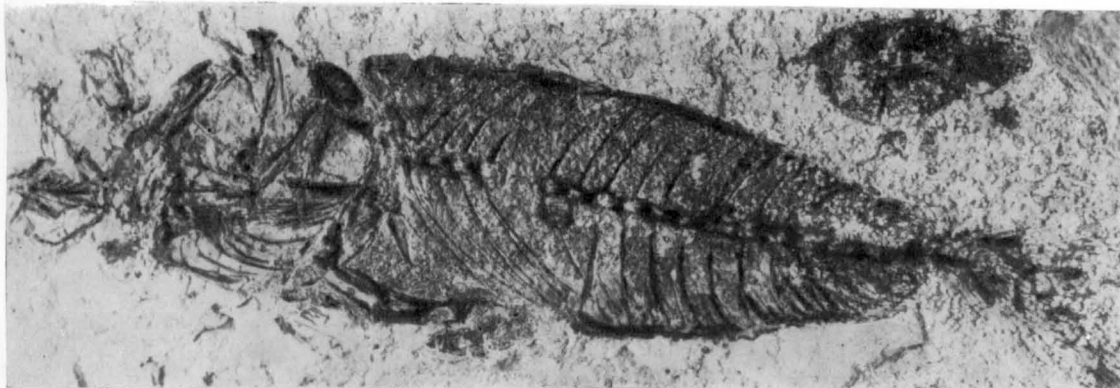
5



6

ТАБЛИЦА XII

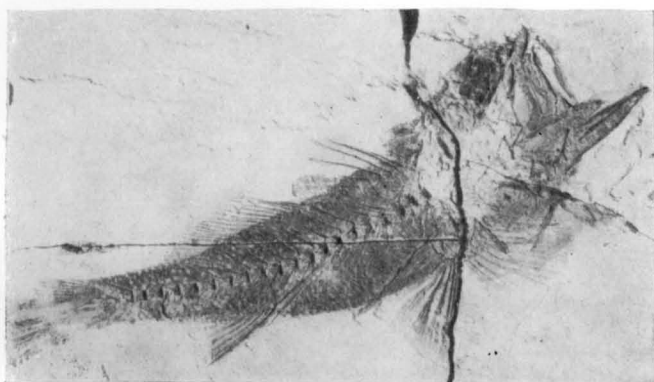
- Фиг. 1. *Caranx gracilis* Kramberger, $\times 2$; миоцен (тарханский гор.), Керченский полуостров (Данильченко, 1960)
- Фиг. 2. *Leiognathus altapinnus* (Weiler), нат. вел.; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, р. Белая (Данильченко, 1960)
- Фиг. 3. *Larimus ignotus* (Smirnov), нат. вел.; миоцен (зурамакентский гор.) С. Кавказ, Черная речка (Данильченко, 1960)
- Фиг. 4. *Aulostoma fracta* Daniltshenko, нат. вел.; олигоцен—миоцен (горрики), С. Кавказ, р. Белая (Данильченко, 1960)



1



2



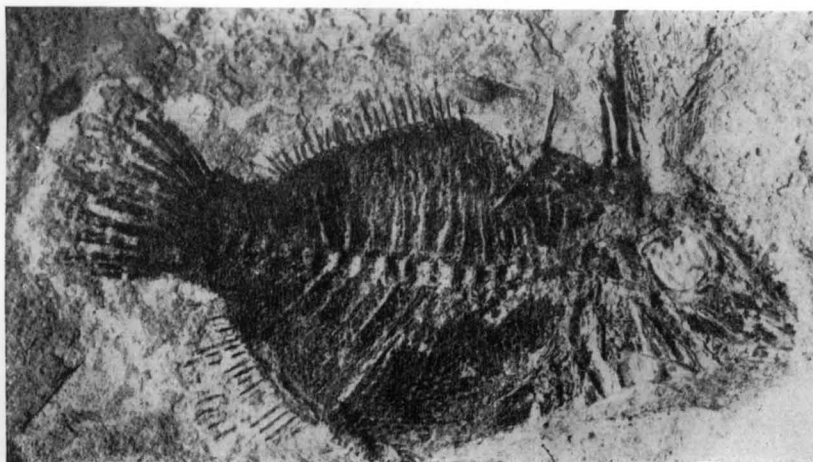
3



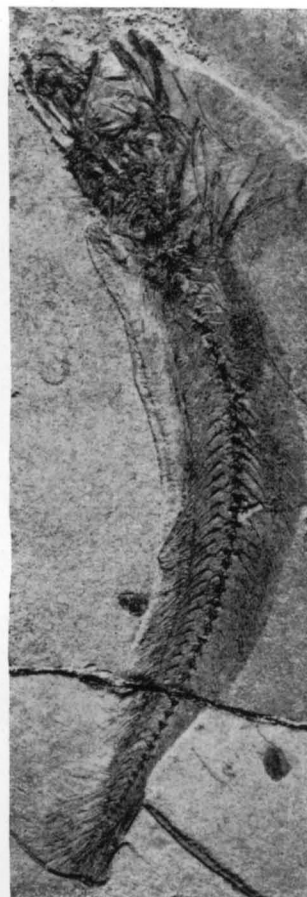
4

ТАБЛИЦА XIII

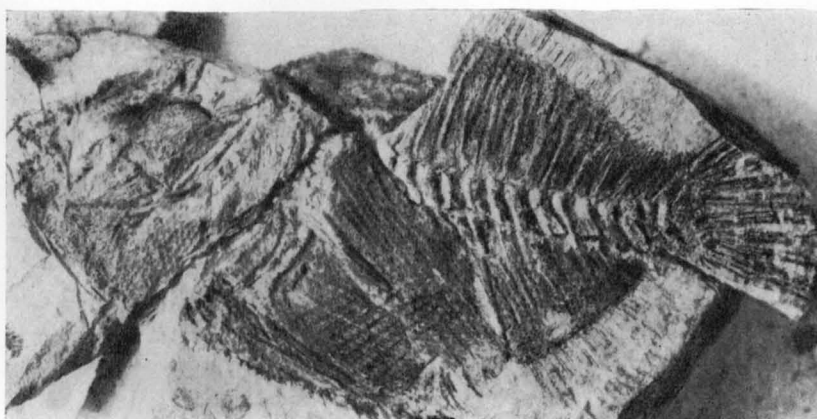
- Фиг. 1, 2. *Oligobalistes robustus* Daniltshenko, $\times 1,5$; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, р. Белая (Данильченко, 1960)
- Фиг. 3. *Lotella smirnovi* Daniltshenko, нат. вел.; миоцен (зурамакентский гор.), С. Кавказ, Черная речка (Данильченко, 1953)
- Фиг. 4. *Proargentina inclinata* Daniltshenko, нат. вел.; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, р. Белая (Данильченко, 1960)
- Фиг. 5. *Zenopsis clarus* Daniltshenko, $\times 2$; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, р. Белая (Данильченко, 1960)
- Фиг. 6. *Bregmaceros filamentosus* (Priem), $\times 2$; олигоцен (хадумский гор.), С. Кавказ, р. Кубань (Данильченко, 1960)



1



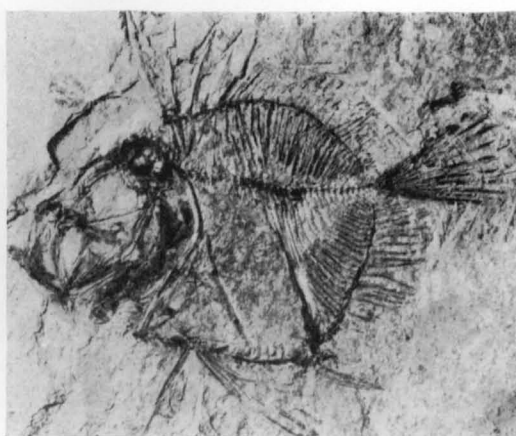
3



2



4



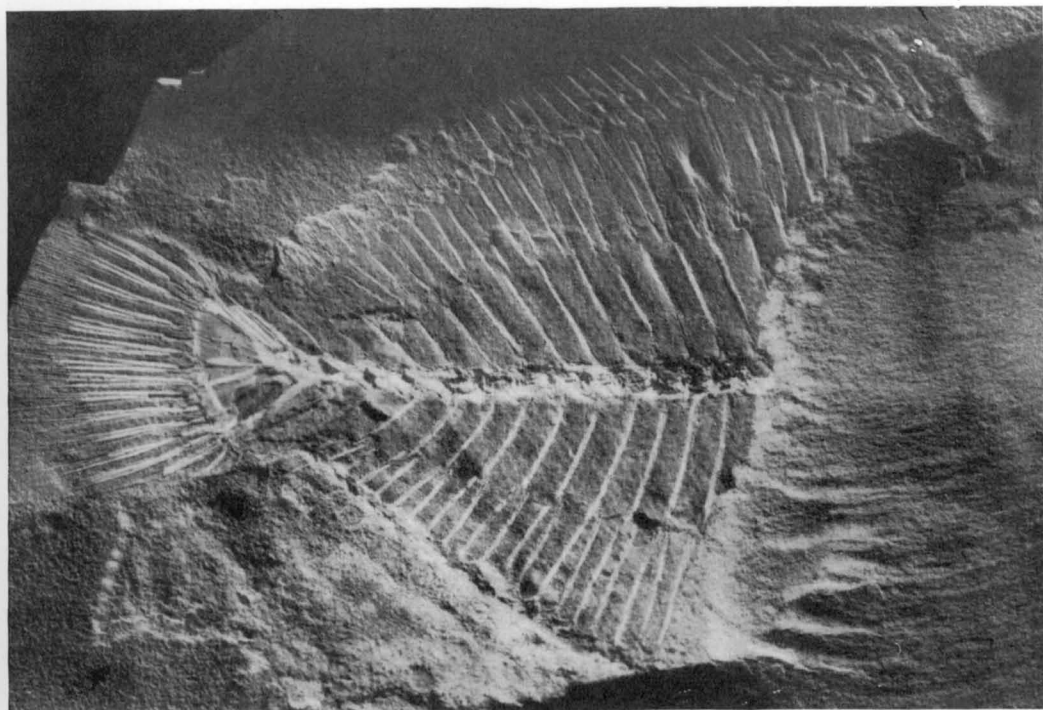
6



5

ТАБЛИЦА XIV

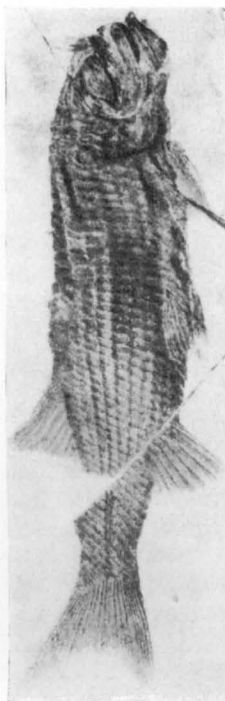
- Фиг. 1. *Eobothus vialovi* Berg, $\times 1,5$; эоцен, З. Тянь Шань (Берг, 1941)
Фиг. 2. *Protobrotula sobijevi* Daniltshenko, $\times 1,5$; олигоцен (хадумский гор.),
С. Кавказ (Данильченко, 1960)
Фиг. 3. *Pholidophorus sibiricus* (Rohon), нат. вел.; н. юра, Усть-Балей (Rohon,
1890)
Фиг. 4. *Baleiichthys graciosus* Rohon, нат. вел.; н. юра, Усть-Балей (Rohon,
1890)
Фиг. 5. *Gyronchus* sp., нат. вел.; в. юра, (болжский ярус), С. Кавказ (колл.
Палеонтол. ин-та)



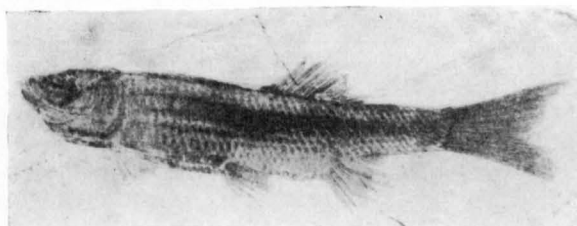
1



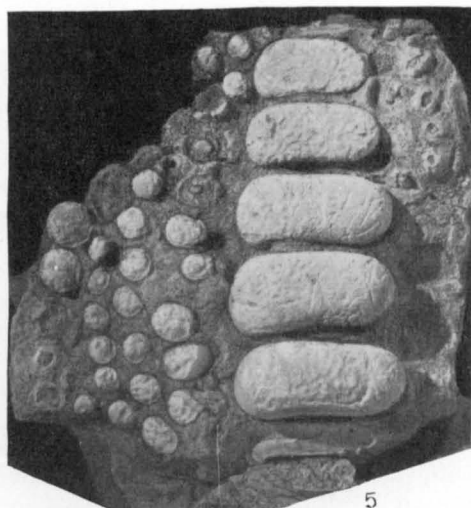
2



3



4



5

INCERTAE SEDIS

ОТРЯД CONODONTI. КОНОДОНТЫ

С. П. Сергеева

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

История изучения

В истории изучения конодонтов намечаются четыре периода. Первый начался с 1844 г., когда Х. Пандер нашел в нижнем ордовике окрестностей Павловска многочисленные зубоподобные окаменелости и отнес эти микроскопические остатки, названные им конодонтами, к рыбам (Pander, 1856). Вскоре конодонты были найдены и в других странах: Англии (Harley, 1861; Volborth, 1861), Северной Америке (Newberry, 1875), Германии (Krause, 1877).

Второй период (1879—1926) характеризуется спорадическим появлением новых данных и попытками установить природу организмов, имевших конодонты. Особо выделяются исследования Г. Хайнда (Hinde, 1879), И. Рогона и К. Циттеля (Rohon und Zittel, 1886), Дж. Смита (Smith, 1907) и В. Брайанта (Bryant, 1921). Работы этого времени имеют в основном описательный характер. Они расширили представление о границах распространения конодонтов.

Третий период (1926 — начало пятидесятих годов) характеризуется появлением новых данных в связи с разработкой методов извлечения конодонтов из известняков. Из многочисленных работ этого периода особенно важны исследования Э. Ульриха и Р. Басслера (Ulrich a. Bassler, 1926), а также Э. Брэнсона и М. Мела (Branson a. Mehl, 1933—1934), которые вызвали новый

интерес к конодонтам. К 30-м годам относятся первые находки аппаратов организмов, имевших конодонты: Х. Скотт (Scott, 1934) и Х. Шмидт (Schmidt, 1934). Позднее появляются новые данные о структуре (Hass, 1941), химических и физических свойствах (Ellison, 1941; Hass a. Lindberg, 1946).

Из работ, в которых данные, полученные при изучении конодонтов, используются в стратиграфии, следует отметить П. Раунди (Roundy, 1925), Г. Холмса (Holmes, 1928), С. Кёрка (Kirk, 1929), И. Хаддла (Huddle, 1934), К. Штауффера (Stauffer, 1932—1940), С. Эллисона (Ellison, 1946), Т. Амсдена и А. Миллера (Amsden a. Miller, 1942), Р. Бонда (Bond, 1947). Общим недостатком этого периода являлось отсутствие единой систематики, вызывавшее появление иногда совершенно необоснованных новых видов. Ревизия некоторых верхнекаменноугольных конодонтов Северной Америки (Ellison, 1941) показала, что необходим пересмотр многих родов и видов.

Современный этап характеризуется главным образом широким использованием конодонтов в стратиграфии палеозоя. Наиболее важны работы: Х. Бекмана (Beckmann, 1949, 1953), Д. Заннемана (Sannemann, 1955), В. Циглера (Ziegler, 1959, 1961), Г. Бишофа (Bischoff, 1956), И. Хелмса (Helms, 1959, 1961), К. Мюллера (Müller, 1959, 1960), К. Дибеля (Diebel, 1956),

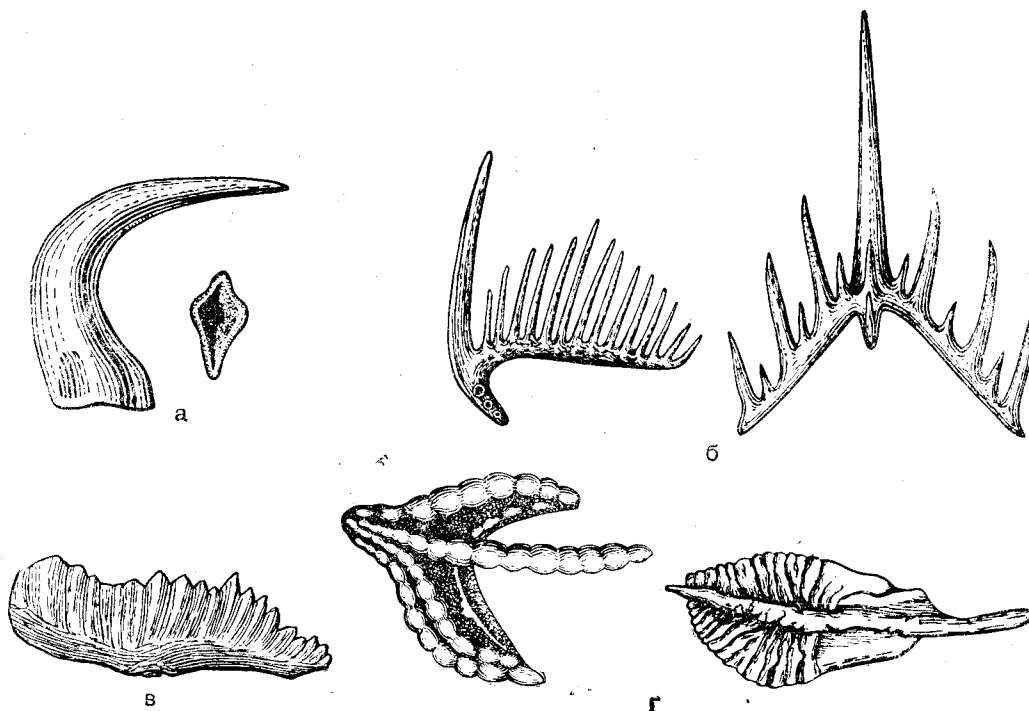


Рис. 1. Морфологические группы конодонтов

а₁ — простые конусовидные; б — сложные стержнеобразные; в — сложные листообразные; г — плоские

А. Фогеса (Voges, 1958, 1960), [А. Хиггинса (Higgins, 1961), В. Свита (Sweet, 1955), Р. Этингтона (Ethington, 1959), В. Хасса (Hass, 1959).

Среди работ общего характера важны исследования Ф. Родса (Rhodes, 1954), В. Покорного (Pokorný, 1958), К. Фей (Fay, 1952, 1958), С. Аша (Ash, 1961), К. Мюллера (Müller, 1956).

Однако, несмотря на изучение конодонтов в разных странах, природа конодонтоносителей остается неясной. Это затрудняет создание естественной систематики и вызывает трудности в практической работе.

Морфология

Конодонты — зубоподобные ископаемые остатки неизвестных организмов. Одни исследователи связывают их с рыбами; другие сравнивают с челюстями полихет; некоторые — с вымершими моллюсками.

Конодонты состоят из фосфорно-кислой извести. В их состав входят минералы группы апатита и минеральное вещество, подобное кости и зубам позвоночных (Ellison, 1944). Исследования Р. Филлипса (Phillips in Rhodes, 1954) позволили установить, что кристаллическая решетка конодонтов такая же, как у изоморфного ряда апатита, т. е. соответствует минеральному веществу кости и зуба. Удельный вес конодонтов колеблется от 2,84 до 3,1; размеры — от

долей мм до 2—3 мм. Они обычно прозрачные или матовые, цвет от светло-желтого до темно-коричневого.

По внешнему виду конодонты весьма разнообразны и их можно разделить на три основные группы (рис. 1): 1. Простые — конусовидные, прямые или изогнутые, с несколько расширенным основанием (1а). 2. Сложные — имеющие форму изогнутых стержней или сучков («bar», 1б), или зазубренных листов («blade», 1в). 3. Плоские («platform») — низкие с широким плоским основанием (1г).

Конодонты, по-видимому, располагались в теле животного в определенном порядке, образуя так называемый аппарат (рис. 2). Этот аппарат, состоящий из отдельных элементов — конодонтов, число которых по данным К. Мюллера (Müller, 1956) не превышает 22, имеет билатерально-симметричное устройство.

В практической работе палеонтолог имеет дело с разрозненными конодонтами. В настоящее время нет единообразия в морфологической терминологии и у отдельных авторов можно встретить различные обозначения одних и тех же элементов. При определении главных направлений и сторон конодонта можно использовать буквенные обозначения (рис. 3—6): А — нижняя сторона с основанием или полостью основания. В — верхняя сторона, с острием, зубцами или бугорками. С — передняя

сторона (в простых конусовидных формах — выпуклая сторона; в стержнеобразных — тот конец, где располагается главный зубец; в листообразных — направление, обратное наклону главного зубца или второстепенных зубцов; в плоских — в направлении свободного листа, в сторону от разделения плиты на лопасти и т. п.). D — задняя сторона, в направлении которой

зубцы обычно наклонены или изогнуты. L — боковая сторона, вогнутая — L₁, несущая второстепенные отростки, выпуклая — L₂.

Применяются следующие главные измерения: высота — расстояние по прямой от основания до вершины острия в направлении A—B; длина — расстояние по прямой между крайними точками в направлении C—D.

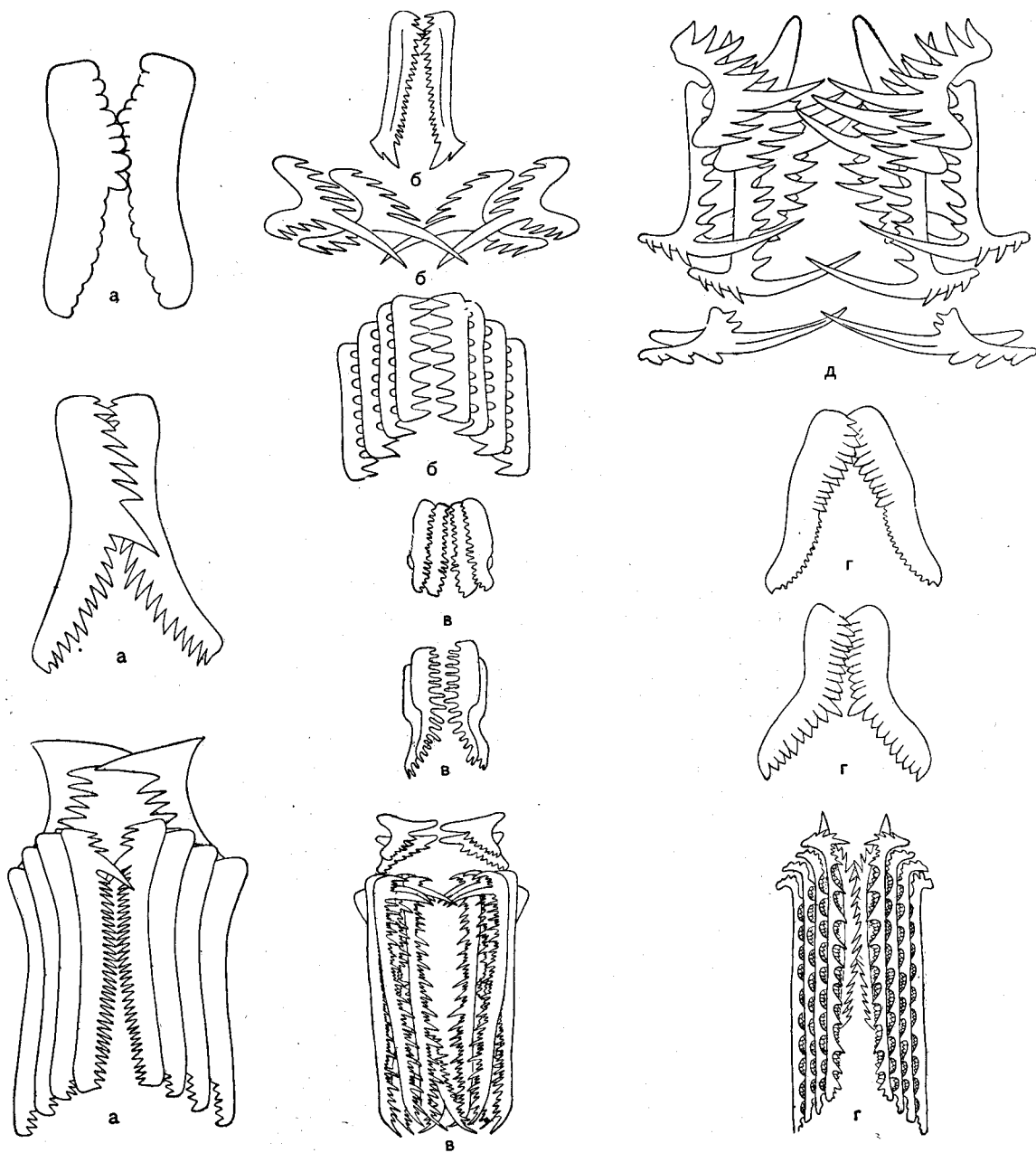


Рис. 2. Аппараты конодентов

а — *Lewisstownella agnewi* Scott, × 30; б — *Illinella typica* Rhodes, × 20; в — *Lochriea montanaensis* Scott, × 17; г — *Scottognathus typicus* (Rhodes); д — *Duboisella typica* Rhodes, × 20 (Rhodes, 1952)

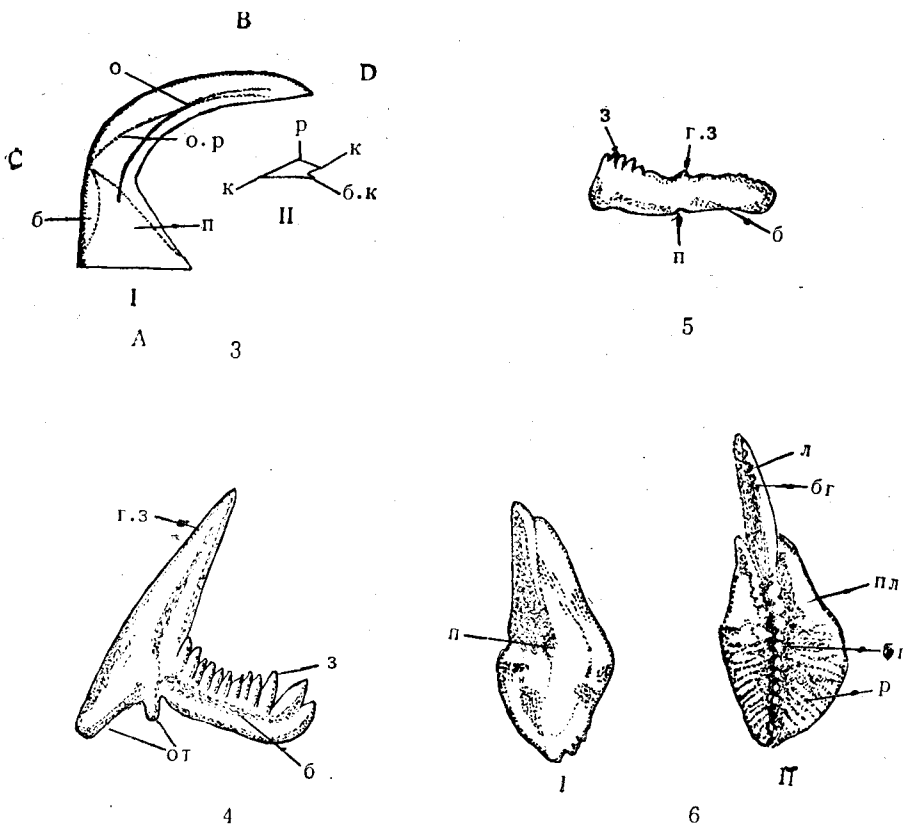


Рис. 3—6. Обозначение главных направлений и морфологических признаков конодонтов, $\times 50$

з — простой конусовидный конодонт: I — вид сбоку; II — поперечное сечение остря; б — основание; о — остря; п — полость основания; к — большие кили; б. к — боковой киль; р — ребро; о. р — ось роста конодонта. 4 — сложный стержнеобразный конодонт, вид сбоку: б — стержень; г. з — главный зубец; от —

отростки; з — второстепенные зубцы. 5 — сложный листообразный конодонт, вид сбоку: б — опора; г. з — главный зубец; з — второстепенные зубцы; п — углубление. 6 — плоский конодонт: I — вид снизу; II — вид сверху; пл — плита; п — углубление; л — свободный лист; бг — бугорки; р — ребра

Ширина — расстояние между сторонами L_1 и L_2 .

Главными частями простых конодонтов (рис. 3) являются основание (б) и остря (о). В нижней трети конодонта находится полость основания (п), которая может быть заполнена особым веществом, именуемым базальным каллусом. Над основанием расположено остря, прямое или изогнутое. Конодонт несет продольные выступы — большие кили (к) спереди и сзади, менее ясно выраженные боковые кили (б. к) и ребра (р). В просвечивающем конодонте можно наблюдать ось роста (о. р).

Сложные стержнеобразные конодонты (рис. 4) имеют основание (б), которое представляет стержень или ветвь с зубцами первого и второго порядка. На нижней стороне находится полость основания, обычно располагающаяся под главным зубцом (г. з). От главного зубца отходит стержень с зубцами разной величины (з) и отростками (от). Сложные листообразные конодонты (рис. 5) состоят из основания или опоры (б), зазубренной сверху, где обычно расположены главный (г. з) и дополнительные зубцы (з); боковые отростки отсутствуют. На нижней стороне находится полость основания или углубление (п).

Плоские конодонты (рис. 6) состоят из основания — плиты (пл) с различными второстепенными образованиями. На нижней стороне имеется полость или углубление (п) различной формы. Плита бывает симметричная или асимметричная; она может быть клиновидной, сердцевидной или якоревидной. Когда на верхней стороне плиты имеется борозда, более высокие части плиты называются парпетом. На верхней стороне плиты может выступать вперед высокая зазубренная пластинка — свободный лист (л), оканчивающийся короткими утолщенными зубцами в виде бугорков (бг). В центре широкой части плиты может располагаться главный бугорок (обычно над углублением), а также второстепенные бугорки, бороздки, морщинки, кили и т. п.

По структуре конодонт разделяется на две части (рис. 7): собственно конодонт (I) и его базальный каллус (2), отделяющиеся друг от друга каллусовой контактной поверхностью (3) и отличающиеся лишь различным направлением concentрически наслаивающихся пластин. Кроме того, по-видимому, имеется небольшая группа конодонтов, у которых первоначальная структура превратилась в волокнистую.

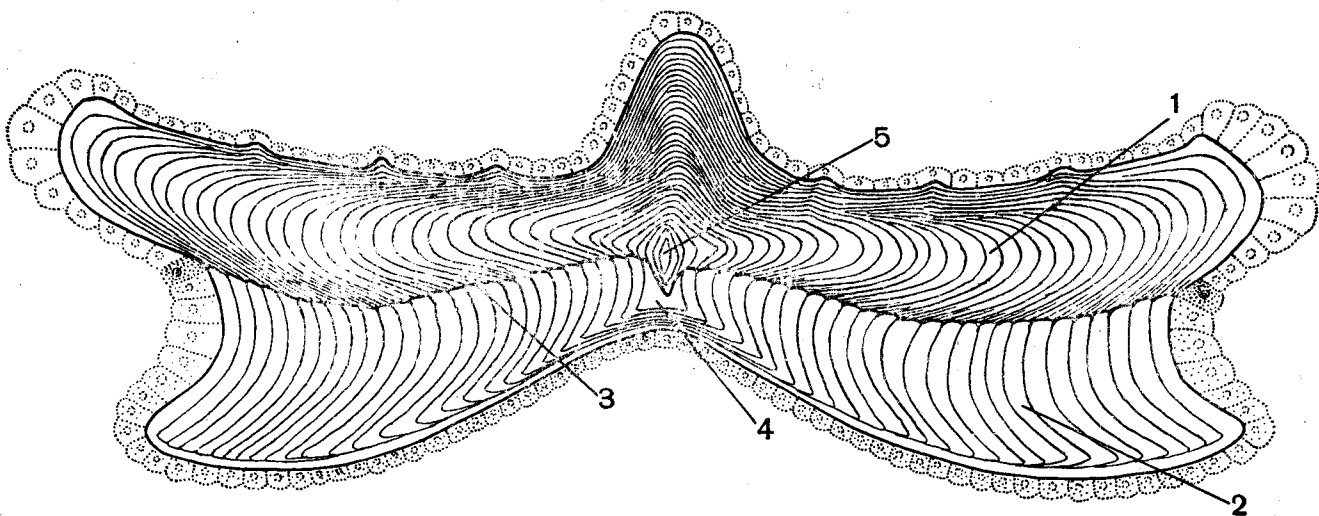


Рис. 7. Схема вертикального разреза плоского конодонта (*Palmatolepis*), $\times 150$

1 — пластины роста собственно конодонта; 2 — пластины роста базального каллуса; 3 — каллусовая контактная поверхность; 4 — первоначальное отложение каллуса; 5 — первоначальное отложение конодонта (Gross, 1960)

Принципы систематики

В течение долгого времени после первого описания конодонтов (Pander, 1856) большинство палеонтологов считало их изолированными элементами неизвестных животных и выделяло в те или иные роды и виды.

Найденные А. Скоттом (Scott, 1934), Х. Шмидтом (Schmidt, 1934), Ф. Деманэ (Demanet, 1939) большие скопления конодонтов, ориентированных определенным образом, показали, что последние составляют аппарат (рис. 2) с неизвестными функциями. Находки эти способствуют выделению естественных родов конодонтов; однако природа их все еще неясна.

Для конодонтных аппаратов предложены родовые и видовые названия, независимые от названий отдельных конодонтов (родов-форм, видов-форм), которыми пользуются все специалисты, описывающие их со стратиграфическими целями. Такая искусственная система (паратаксономия) существует независимо от естественной и в настоящее время нельзя предвидеть, сможет ли последняя когда-либо вытеснить первую.

Основа искусственной системы конодонтов была заложена в 1856 г. Х. Пандером, который разделил их по внешнему виду на две группы: простые и сложные, одновременно выделив ряд переходных форм между некоторыми родами этих двух групп. В основу своей системы Пандер взял общую форму конодонта и форму его поперечного разреза.

В 1926 г. Э. Ульрих и Р. Басслер (Ulrich a. Bassler, 1926) разделили конодонтов на четыре семейства: Distacodidae, Prioniodinidae, Prio-

nodidae, Polygnathidae. В основу первых трех положены форма главного зубца, наличие стержней и отростков; к четвертому отнесены плоские конодонты.

В. Эйхенберг (Eichenberg, 1930) объединил конодонтов в отряд Conodontophorida в классе рыб. Это название встретило возражение со стороны В. Гросса (Gross, 1954), который считает, что правильнее было бы их называть Conodontida.

Э. Брэнсон и М. Мел (Branson a. Mehl, 1944) разделили отряд Conodontophorida по внутренней структуре на два подотряда, Neurodontiiformes — волокнистые, с новыми семействами: Coleodontidae, Chirognathidae и Trucherognathidae, и Conodontiiformes — пластинчатые, с пятью семействами: Distacodidae, Prioniodidae, Prioniodinidae, Polygnathidae и Gnathodontidae.

Если пластинчатые конодонты изучены сравнительно детально, то волокнистые крайне слабо, и в отношении их гистологии имеется много спорных вопросов. В частности, мало обоснованно отнесение сем. Trucherognathidae к Neurodontiiformes, так как Ф. Родс (Rhodes, 1954) не нашел у рода *Ambalodus* и *Amorphognathus* волокнистой структуры; фотографирование *Amorphognathus* в рентгеновых лучах не показало различия с пластинчатыми конодонтами. М. Линдстрем (Lindström, 1959) также уверяет, что *Amorphognathus* относится к пластинчатым конодонтам.

В. Хасс (Hass, 1959) предложил новую искусственную систему. Он считает, что все конодонты имеют пластинчатое строение, а волок-

нистое является его видоизменением. В основу разделения отряда на семейства и подсемейства Хасс положил наличие, форму и расположение полости основания. Отряд Conodontophorida включает семейства Distacodontidae, Belodontidae, Coleodontidae, Prioniodinidae, Prioniodontidae, Polygnathidae, Idiognathodontidae.

К. и Е. Мюллеры (K. Müller a. E. Müller, 1957) внесли добавление к системе Брэнсона и Мела, объединив в надсемейство Polygnathaceae семейства Polygnathidae, Gnathodontidae и новое семейство Icriodontidae. Кроме того, К. Мюллер (Müller, 1959) установил новое семейство — Westergaardodinidae для своеобразных кембрийских конодонтов.

Таким образом, в настоящее время имеется несколько схем искусственной системы, которые и используются некоторыми палеонтологами при описании конодонтов; другие описывают роды просто в алфавитном порядке, без какой-либо системы.

Наиболее приемлема схема Хасса, так как волокнистая структура конодонтов, по всей вероятности, представляет результат изменения пластинчатой, и кроме того, в основу этой системы положено наличие полости основания, ее форма, величина и расположение, которые являются основными признаками всех конодонтов. Применительно к новым данным, схема искусственной системы представляется в следующем виде:

1. Семейство Distacodontidae
2. » Belodontidae
3. » Coleodontidae
 - а. Подсемейство Coleodontinae
 - б. » Hindeodellinae
 - в. » Neoprioniodontinae
 - г. » Cyrtoniodontinae
 - д. » Lygonodininae
 - е. » Hibbardellinae
 - ж. » Chirognathinae
 - з. » Lonchodininae
4. Семейство Prioniodinidae
5. » Prioniodontidae
 - а. Подсемейство Prioniodontinae
 - б. » Spathognathodontinae
6. Семейство Polygnathidae
7. » Idiognathodontidae
 - а. Подсемейство Idiognathodontinae
 - б. » Balognathinae
 - в. » Icriodontinae
8. Семейство Westergaardodinidae

Историческое развитие

В настоящее время ничего не известно об организмах — носителях конодонтов, не выяснены функции их и даже вопрос о принадлежности к позвоночным или беспозвоночным является спорным.

Большинство палеонтологов связывают конодонты с рыбами (Pander, 1856; Newberry, 1875; Branson, a. Mehl, 1933; Eichenberg, 1930; Schmidt, 1958, и др.). Беским доказательством этого является их химический состав, одинаковый с составом скелета позвоночных. Однако конодонты найдены в более древних отложениях, чем какие-либо достоверно известные позвоночные, и поэтому они не могут принадлежать ни к одной из известных групп последних.

Другие палеонтологи сравнивают конодонты с челюстями полихет (Owen, 1860; Hinde, 1879—1882; Rohon u. Zittel, 1886; Scott H., 1934—1942; Du Bois, 1943; Rhodes, 1954), так как по форме они очень похожи. Челюсти полихет состоят из хитина и в ископаемом состоянии известны под названием сколекодонтов.

Вероятнее всего конодонты были связаны с организмами, еще не известными палеонтологам. Разнообразие их говорит, видимо, о расположении в различных частях организма и выполнении разных функций.

Самые древние конодонты относятся к среднему и позднему кембрию и были найдены в немногих пунктах Европы и Северной Америки. Они простой конусовидной формы с широкой полостью основания или крайне длинные, узкие с очень простыми поперечными сечениями; сложные редки. Размеры кембрийских несколько меньше, чем ордовикских. Особый интерес представляет своеобразный род *Westergaardodina*, который является, по-видимому, боковой ветвью и почти не переходит в ордовик. Первый расцвет конодонтов отмечается в ордовике, когда они становятся массовыми, местами даже породообразующими. Простые конусовидные формы, как *Drepanodus*, *Ulrichodina*, *Scolopodus* и *Oistodus*, очень разнообразны. Вместе с ними уже в низах ордовика начинают быстро развиваться сложные, главным образом, стержнеобразные (*Cordylodus*, *Trichonodella*, *Prioniodus* и др.). Средний ордовик характеризуется расцветом «волоконистых» конодонтов, большинство которых заканчивает свое существование в позднем ордовике.

Конодонты силура изучены еще очень плохо. Можно отметить только, что в силуре продолжают существовать многие, перешедшие из ордовика, причем наиболее распространены такие роды, как *Acodus*, *Ozarkodina*, *Prioniodus*, *Plecto-*

spathodus, *Lonchodus*, *Polygnathellus* и др. Немножко лучше изучены конодонты позднего силура, для которого характерны *Spathognathodus* и *Hindeodella*.

В позднем девоне отмечается второй расцвет; наибольшее развитие получают плоские и стержнеобразные.

Конодонты карбона многочисленны, однако по сравнению с позднедевонскими менее разнообразны. В тонкозернистых сланцах карбона найдены целые аппараты животных, имевших конодонты. В самых низах карбона продолжает господствовать семейство Polygnathidae, в частности род *Siphonodella*. В середине позднего карбона появляется род *Gondolella*, дающий стратиграфически важные виды до позднего триаса.

В пермских отложениях до сих пор известны только некоторые угнетенные формы, перешедшие из карбона.

В триасе наблюдается вновь небольшой расцвет и, как указывает Р. Хукриде (Huckriede, 1958), в это время не замечается уменьшения размеров, за исключением форм, попавших в неблагоприятные условия, господствовавшие в позднем триасе.

Конодонты, описанные из верхнего мела Западной Африки, похожи на триасовых, но мельче. Трудно решить, действительно ли конодонты существовали до позднего мела, так как в юре и раннем мелу они не найдены.

Экология и тафономия

Восстановить образ жизни организмов, имевших конодонты, пока невозможно. Судить об условиях, в которых жили и умирали эти животные, можно лишь по литологии и остаткам ископаемых организмов, найденным вместе с ними.

Большинство конодонтов встречено в породах, образовавшихся в морских условиях, реже в отложениях лагунных и пресноводных. Они найдены в самых различных породах: конгломератах, песчаниках, сланцах, различного цвета известняках. Наиболее часто конодонты встречаются в известняках вместе с головоногими и остракодами. Они найдены также с остатками рыб, сколекодонтами, спикулами губок, хитинозными фораминиферами, гастроподами и радиоляриями. Рифы кораллов и строматопоридей бедны ими.

Некоторые виды конодонтов распространены очень широко, так, отдельные пластинчатые формы обнаружены в Австралии, Северной Америке и Европе. Подобное распространение, а также значительная независимость от фаций, указывает на нектонный образ жизни носителей коно-

донтов. Об этом же говорит и двухсторонняя симметрия, свидетельствующая об активной подвижности животных.

Биологическое и геологическое значение

Основной областью практического использования конодонтов является стратиграфия палеозойских отложений. Например, в позднем девоне видовой состав их настолько разнообразен и характерен, что в ряде случаев служит для определения возраста лучше, чем амmonoидеи.

Конодонты найдены во многих странах и поэтому их можно использовать для корреляции в самых широких пределах. Это особенно важно в тех случаях, когда имеется точная привязка их к стандартным разрезам или когда возрастные показания конодонтов могут быть сопоставлены с показаниями других стратиграфически важных групп, особенно головоногих, с которыми они встречаются довольно часто. Однако, широкая корреляция может проводиться только с определенными оговорками, поскольку конодонты изучены еще недостаточно и не всегда ясно стратиграфическое распространение тех или иных представителей их. Иногда имеется значительное различие в комплексах конодонтов из одновозрастных отложений удаленных друг от друга регионов. Это различие вряд ли можно объяснить только недостаточной изученностью или их перетолжением (перетолженные конодонты легко отличимы), а по всей вероятности связано с фациальными различиями. Таким образом, конодонты могут быть прекрасными руководящими ископаемыми для дробного подразделения разрезов и корреляции палеозойских отложений на ограниченных площадях. При сопоставлении разрезов стран, удаленных друг от друга, необходимо соблюдать большую осторожность.

Использовать конодонты для фациального анализа в настоящее время трудно.

Методика изучения ископаемого материала

Извлечение конодонтов из горных пород представляет трудности, так как для этого почти непригодны обычные методы прокалывания, применяемые при извлечении многих микроскопических ископаемых. Первые исследователи конодонтов изучали остатки, видимые на поверхности сланцев или частично отмытые из разрыхленных пород. В дальнейшем применялось вытравливание известняка слабой соляной кислотой, но в этом случае конодонты оказывались сильно изъеденными; употребление серной и азотной кислот было безуспешно. Лишь в

сороковых годах нашего столетия удалось получить конодонты из известняков путем растворения в уксусной кислоте. В последнее время разработан ряд новых методов растворения карбонатных пород, направленных, главным образом, к ускорению этого процесса. Так, в 1953 г. Х. Бекман (Beckmann, 1953) предложил способ получения конодонтов из мергелистых известняков путем растворения их в монохлоруксусной кислоте ($\text{CH}_2\text{ClCO}_2\text{H}$). Однако при сильной концентрации легко происходит протравливание конодонтов, кроме того, эта кислота ядовита и требует осторожности в обращении.

Для растворения доломитов и доломитизованных известняков употребляют муравьиную кислоту. Из сравнительно рыхлых пород конодонты выделяют отмучиванием или обработкой бензином или перекисью водорода.

Очень твердые черные сланцы можно обрабатывать бромом, для чего небольшие кусочки сланца покрываются жидким бромом на одну минуту, а затем бром смывается спиртом. Этот метод используется редко из-за высокой стоимости и ядовитости брома.

Самым надежным и дешевым способом выделения конодонтов из известняков и известковистых пород является растворение этих пород в уксусной кислоте. При этом следует учитывать концентрацию кислоты, так как сильное увеличение ее отрицательно сказывается на процессе растворения. Самой благоприятной является 15—20%-ная концентрация. Порода, взятая для исследования, измельчается до обломков размером в 1 см^3 (известковистые глинистые сланцы дробятся на более крупные кусочки) и заливается приготовленным раствором кальция и оставляет нерастворимые фосфористые пластинки конодонтов: $\text{CaCO}_3 + 2\text{CH}_3\text{COOH} = \text{Ca}(\text{C}_2\text{H}_3\text{O}_2)_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$. Углекислый газ улетучивается, а уксуснокислый кальций легко растворяется в воде. Через 1—6 дней (в зави-

симости от породы) необходимо заменить кислоту свежей. Через 10—15 дней некоторые породы, содержащие большое количество глинистых частиц, промываются теплой водой, а затем вновь заливаются кислотой. После окончательного растворения породы полученный осадок тщательно промывается в теплой воде до тех пор, пока вода не станет прозрачной. Промытый осадок сушится при комнатной температуре, так как значительное увеличение температуры отрицательно сказывается на структуре и цвете конодонтов. Высушенный осадок разделяется на фракции, если размер его зерен различен по величине, и затем производится отбор конодонтов из осадка. Для этого можно применять тяжелую жидкость, так как удельный вес конодонтов 2,84—3,1 несколько тяжелее вмещающей породы. Этот метод рекомендуется лишь для конодонтов, имеющих небольшую полость основания.

Изучение выделенных конодонтов производится под бинокулярным микроскопом МБС-1 при падающем свете.

Структура конодонтов изучается в прозрачных шлифах методом последовательных пришлифовок. Для этого необходимо хорошо прогреть предметное стекло с нанесенной каплей канадского бальзама, подложить плотный картон на столик бинокуляра, чтобы дольше сохранить тепло, а затем как можно быстрее препаровать иглой придать конодону требуемое положение. Дальнейший процесс осуществляется путем известного пришлифовывания.

При изучении конодонтов они должны быть ориентированы строго определенным образом — основанием или полостью основания вниз. Другая какая-либо ориентировка едва ли будет законной, так как гистологические исследования В. Гросса (Gross, 1954, 1960) показали, что рост конодонта шел от вершины полости основания путем последовательного нарастания концентрических пластинок вокруг одной или нескольких осей.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО DISTACODONTIDAE BASSLER, 1925

Простые, прямые или изогнутые конусовидные конодонты, гладкие, с ребрами или киялями, с глубокой, реже мелкой полостью основания. Ордовик — силур, девон?, карбон?

Distacodus Hinde, 1879. Тип рода — *Machairodus incurvus* Pander, 1856; н. ордовик Прибалтики. Почти симметричные конодонты с острием, ромбовидным в поперечном сечении, с киялями сзади и спереди и боковыми ребрами, расположенными посредине боковых сторон или ближе кпереди (рис. 8). Более 25 видов. Н. ордовик Ленинградской обл., Прибалтики, Швеции, Польши, С. Америки.

Acodus Pander, 1856. Тип рода — *A. erectus* Pand., 1856; н. ордовик Прибалтики. Несимметричные конодонты с одним ребром на левой или правой стороне (рис. 9). Более 25 видов. Ордовик Прибалтики, Швеции, С. Америки.

Acontiodus Pander, 1856 (*Acodina* Stauffer, 1940). Тип рода — *A. latus* Pand., 1856; н. ордовик Прибалтики. Симметричные конодонты с гладкими боковыми сторонами и килеватыми передней и задней; сзади у кияля два ребра (рис. 10). Более 25 видов. Ордовик Ленинградской обл., Прибалтики, Швеции, Польши, Германии, С. Америки.

Drepanodus Pander, 1856. Тип рода — *D. arcuatus* Pand., 1856; н. ордовик Прибалтики. Симметричные конодонты с гладкими боковыми сторонами и килеватыми передней и задней (рис. 11). Более 35 видов. Ордовик Ленинградской обл., Швеции, Польши; ордовик, девон? Германии, С. Америки.

Oistodus Pander, 1856. Тип рода — *O. lancoelatus* Pand., 1856; н. ордовик Прибалтики.

Симметричные конодонты с длинным основанием, округлым ребром на одном или обоих боках острия; угол между нижней и задней сторонами основания менее 45° (рис. 12). Много видов. Ордовик Ленинградской обл., Прибалтики, Швеции, Польши, Германии, С. Америки.

Paltodus Pander, 1856. Тип рода — *P. subaequalis* Pand., 1856; н. ордовик Прибалтики. Несимметричные конодонты, округлые или слабо заостренные спереди и сзади, с ребрами и нешироким основанием (рис. 13). 35 видов. Ордовик Ленинградской обл., Прибалтики, Швеции, С. Америки.

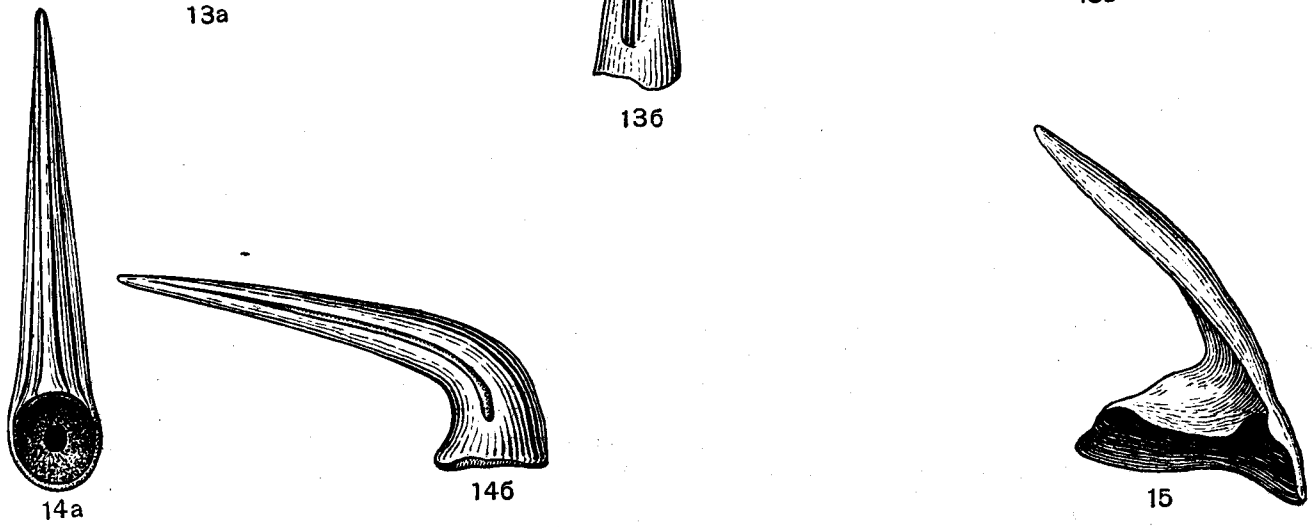
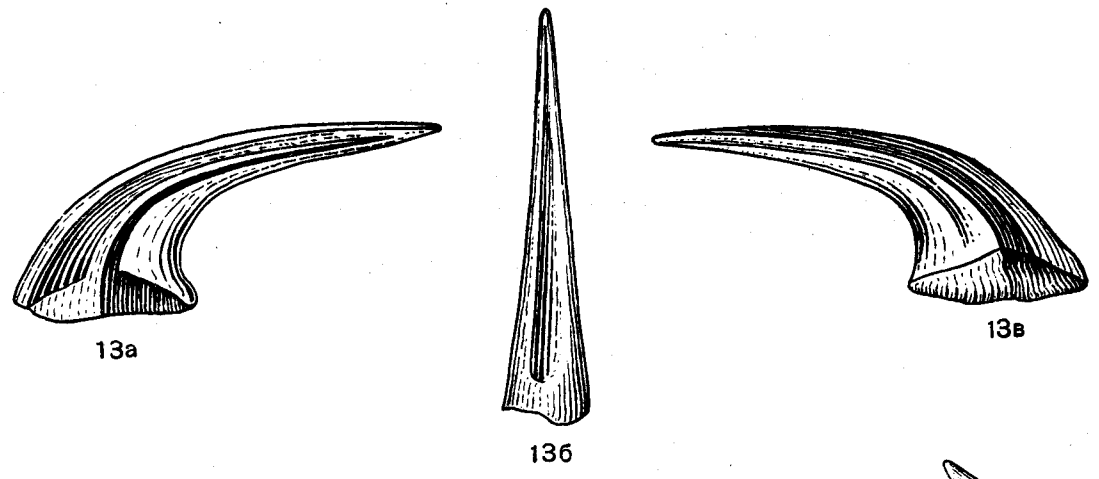
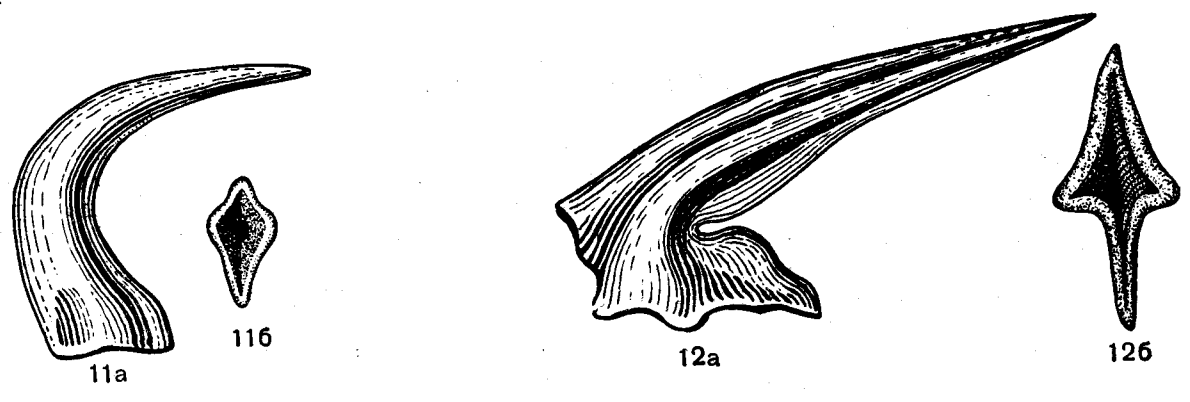
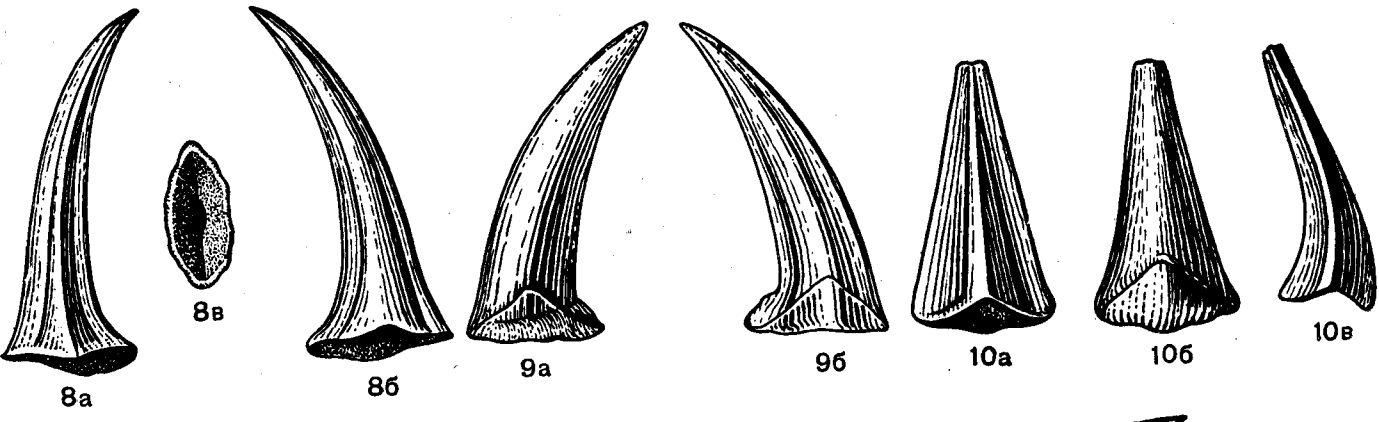
Scolopodus Pander, 1856. Тип рода — *S. sublaevis* Pand., 1856; н. ордовик Прибалтики. Симметричные конодонты с различным числом ребер на всех или некоторых сторонах (рис. 14). Более 20 видов. Ордовик Ленинградской обл., Прибалтики, Швеции, Германии; ордовик, в. девон С. Америки.

Scandodus Lindström, 1954. Тип рода — *S. furnishi* Lind., 1954; н. ордовик Швеции. Несимметричные, гладкие или килеватые конодонты с острием, повернутым относительно основания таким образом, что последнее находится на боковой стороне (рис. 15). Три вида. Ордовик Ленинградской обл., Швеции, С. Америки.

Кроме того: *Mixocoonus* Sweet, 1955; *Stereocoonus* Branson et Mehl, 1933; *Ulrichodina* Furnish, 1938.

СЕМЕЙСТВО BELODONTIDAE HUDDLE, 1934

Сложные, прямые или изогнутые конодонты, гладкие или почти гладкие, с главным зубцом и несколькими второстепенными, с длинной полостью основания. Ордовик — силур.



Belodus Pander, 1856. Тип рода — *B. gracilis* Pand., 1856; н. ордовик Прибалтики. Стержнеобразные конодонты, сжатые с боков, с одним зубцом, противоположным главному, и несколькими второстепенными (рис. 16). 15 видов. Ордовик Прибалтики; ордовик — девон С. Америки.

Cordylodus Pander, 1856. Тип рода — *C. angulatus* Pand., 1856; н. ордовик Прибалтики. Стержнеобразные конодонты с более или менее высоким, сжатым с боков зубчатым основанием, с прямым или изогнутым конечным главным зубцом (рис. 17). Более 20 видов. Ордовик Ленинградской обл., Прибалтики, Швеции; н. кембрий — силур С. Америки.

Кроме того: *Acanthodus* Furnish, 1938; *Microcoelodus* Branson et Mehl, 1933; *Ptiloconus* Sweet, 1955; *Strachanognathus* Rhodes, 1955.

СЕМЕЙСТВО COLEODONTIDAE BRANSON ET MEHL, 1944

Сложные конодонты с более или менее глубокой полостью основания под главным зубцом или ближе к переднему концу. Н. ордовик — ср. триас. Восемь подсемейств: *Coleodontinae*, *Hindeodellinae*, *Neoprioniodontinae*, *Cyrtoniodontinae*, *Ligonodininae*, *Hibbardellinae*, *Chirognathinae*, *Lonchodininae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО COLEODONTINAE BRANSON ET MEHL, 1944

Конодонты с небольшим главным зубцом, расположенным ближе к переднему концу. Ордовик — карбон.

Coleodus Branson et Mehl, 1933. Тип рода — *C. simplex* Br. et M., 1933; ср. ордовик С. Аме-

рики. Листообразные конодонты с многочисленными мелкими второстепенными зубцами и очень глубокой полостью основания (рис. 18). Четыре вида. Ордовик С. Америки.

Trucherognathus Branson et Mehl, 1933. Тип рода — *T. distortus* Br. et M., 1933; ср. ордовик С. Америки. Листообразные конодонты с вытянутым основанием, на котором имеется неровный ряд хорошо развитых второстепенных зубцов (рис. 19). Семь видов. Ордовик С. Америки.

Кроме того: *Bactrognathus* Branson et Mehl, 1941; *Arcugnathus* Cooper, 1943; *Pravognathus* Stauffer, 1936; *Branmehla*, *Hindeodina* Hass, 1959.

ПОДСЕМЕЙСТВО HINDEODELLINAE HASS, 1959

Конодонты с хорошо развитым главным зубцом, расположенным ближе к переднему концу стержня или листа. Силур — триас.

Hindeodella Bassler, 1925. Тип рода — *H. subtilis* Ulrich et Bassler, 1926; в. девон С. Америки. Длинные стержнеобразные конодонты с главным зубцом почти у переднего конца прямого основания и многочисленными второстепенными первого и второго порядка. Перед главным зубцом большие второстепенные зубцы (рис. 20). Много видов. В. силур Англии; девон — карбон С. Америки, Германии; триас С. Америки, Австралии; в. мел Африки.

Metaprioniodus Huddle, 1934. Тип рода — *M. biangulatus* Hudd., 1934; в. девон С. Америки. Стержнеобразные конодонты, у которых передний конец наклонен вниз и изогнут в сторону. Главный зубец высокий, округлый, прямой или слегка изогнутый. Второстепенные обособленные, наклоненные назад; некоторые у заднего стержня могут быть прямые или

Рис. 8. *Distacodus incurvus* (Pander)

а — слева; б — справа; в — снизу, × 60; н. ордовик, Прибалтика (Pander, 1856)

Рис. 9. *Acodus erectus* Pander

а — слева; б — справа, × 60; н. ордовик, Прибалтика (Pander, 1856)

Рис. 10. *Acontiodus latus* Pander

а — сзади; б — спереди; в — сбоку, × 60; н. ордовик, Прибалтика (Pander, 1856)

Рис. 11. *Drepanodus arcuatus* Pander

а — сбоку; б — снизу; × 60; н. ордовик, Прибалтика (Pander, 1856)

Рис. 12. *Oistodus lanceolatus* Pander

а — сбоку; б — снизу, × 60; н. ордовик, Прибалтика (Pander, 1856)

Рис. 13. *Paltodus subaequalis* Pander

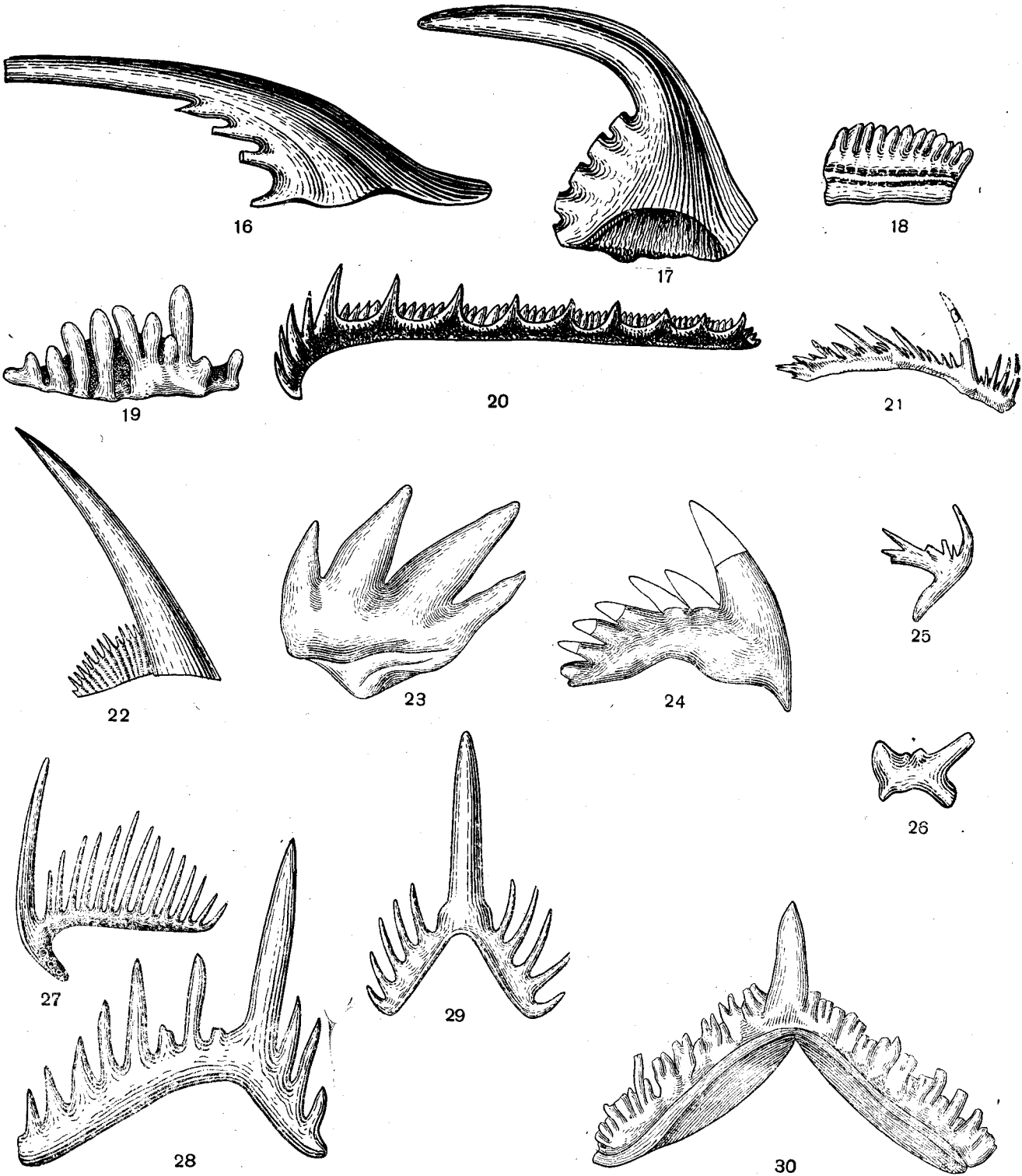
а — слева; б — спереди; в — справа, × 60; н. ордовик, Прибалтика (Pander, 1856)

Рис. 14. *Scolopodus sublaevis* Pander

а — снизу и сзади; б — сбоку, × 60; н. ордовик, Прибалтика (Pander, 1856)

Рис. 15. *Scandodus tortilis* Müller

сбоку, × 60; в. кембрий, Германия (Müller, 1959)



наклонены вперед (рис. 21). Четыре вида. В. девон С. Америки.

Кроме того: *Cervicornoides* Stauffer, 1938; *Kladognathus* Rexroad, 1958; *Tripodellus* Sannemann, 1955.

ПОДСЕМЕЙСТВО NEOPRIONIODONTINAE
HASS, 1959

Стержнеобразные конодонты с конечным главным зубцом и небольшой полостью основания. На противозубце может находиться несколько очень тесно расположенных друг к другу второстепенных зубцов. В. ордовик — ср. триас.

Neoprioniodus Rhodes et Müller, 1956. Тип рода — *Prioniodus conjunctus* Gunnell, 1931; карбон С. Америки. Зубчатый стержень, на переднем конце высокий, сильный главный зубец. Снизу под зубцом может находиться простой или зубчатый отросток. Полость основания более глубокая под главным зубцом, вдоль стержня в виде небольшого желобка (рис. 22). Много видов. В. ордовик — н. триас С. Америки.

Leptochirognathus Branson et Mehl, 1943. Тип рода — *L. quadratus* Br. et M., 1943; ср. ордовик С. Америки. Небольшое число хорошо развитых второстепенных зубцов, заостренных сзади и спереди. Полость основания неглубокая, на вогнутой боковой стороне (рис. 23). 10 видов. Ср. — в. ордовик С. Америки.

Кроме того: *Loxodus* Furnish, 1938; *Pachy-somia*, *Subprioniodus* Smith, 1907.

ПОДСЕМЕЙСТВО CYRTONIODONTINAE
HASS, 1959

Стержнеобразные конодонты с конечным главным зубцом; зубец, противоположный главному, может быть зазубрен. Полость основания глубокая. Ордовик.

Cyrtoniodus Stauffer, 1935. Тип рода — *C. complicatus* Stauf., 1935; ср. ордовик С. Америки. Конодонты, сужающиеся спереди назад. Стержень сравнительно тонкий и слегка выгнутый. Полость основания длинная, с глубокой выемкой под главным зубцом. Главный зубец сильный, плоский, слегка изогнутый, с острым выступом с нижней стороны. Второстепенные зубцы (5—6) плоские, почти равные по величине, наклоненные назад (рис. 24). Около 18 видов. Ср. — в. ордовик С. Америки.

Paracordylodus Lindström, 1954. Тип рода — *P. gracilis* Lind., 1951; н. ордовик Швеции. Сжатые с боков конодонты с высоким главным зубцом, от основания которого отходят зубчатый стержень назад и длинный гладкий отросток вниз (рис. 25). Три вида. Ордовик Ленинградской обл., Швеции, Польши.

Phragmodus Branson et Mehl, 1933. Тип рода — *P. primus* Br. et M., 1933; ср. ордовик С. Америки. Прямые или аркообразно-изогнутые конодонты, с главным зубцом на переднем конце стержня. Зубец высокий, плоский, изогнутый, с выступом вниз. Второстепенные зубцы (до 15—20) неравные по величине; один или несколько наиболее высоких на выпуклой части стержня, остальные — более мелкие вдоль всего

Рис. 16. *Belodus gracilis* Pander, × 96; н. ордовик, Прибалтика (Pander, 1856)

Рис. 17. *Cordylodus angulatus* Pander сбоку, × 80; н. ордовик, Прибалтика (Pander, 1856)

Рис. 18. *Coleodus simplex* Branson et Mehl сбоку, × 34; ср. ордовик, С. Америка (Branson et Mehl, 1933)

Рис. 19. *Trucherognathus distortus* Branson et Mehl сбоку, × 54; ср. ордовик, С. Америка (Branson et Mehl, 1933)

Рис. 20. *Hindeodella subtilis* Bassler сбоку, × 60; в. девон, С. Америка (Ulrich et Bassler, 1926)

Рис. 21. *Metaprioniodus biangulatus* Huddle сбоку, × 22,5; в. девон, С. Америка (Cooper, 1945)

Рис. 22. *Neoprioniodus tulensis* (Pander) сбоку, × 35; карбон, Подмоскowie (Pander, 1856)

Рис. 23. *Leptochirognathus quadratus* Branson et Mehl сбоку, × 60; ср. ордовик, С. Америка (Branson et Mehl, 1943)

Рис. 24. *Cyrtoniodus complicatus* Stauffer сбоку, × 90; ср. ордовик, С. Америка (Stauffer, 1935)

Рис. 25. *Paracordylodus gracilis* Lindström' сбоку, × 30; н. ордовик, Швеция (Lindström, 1954)

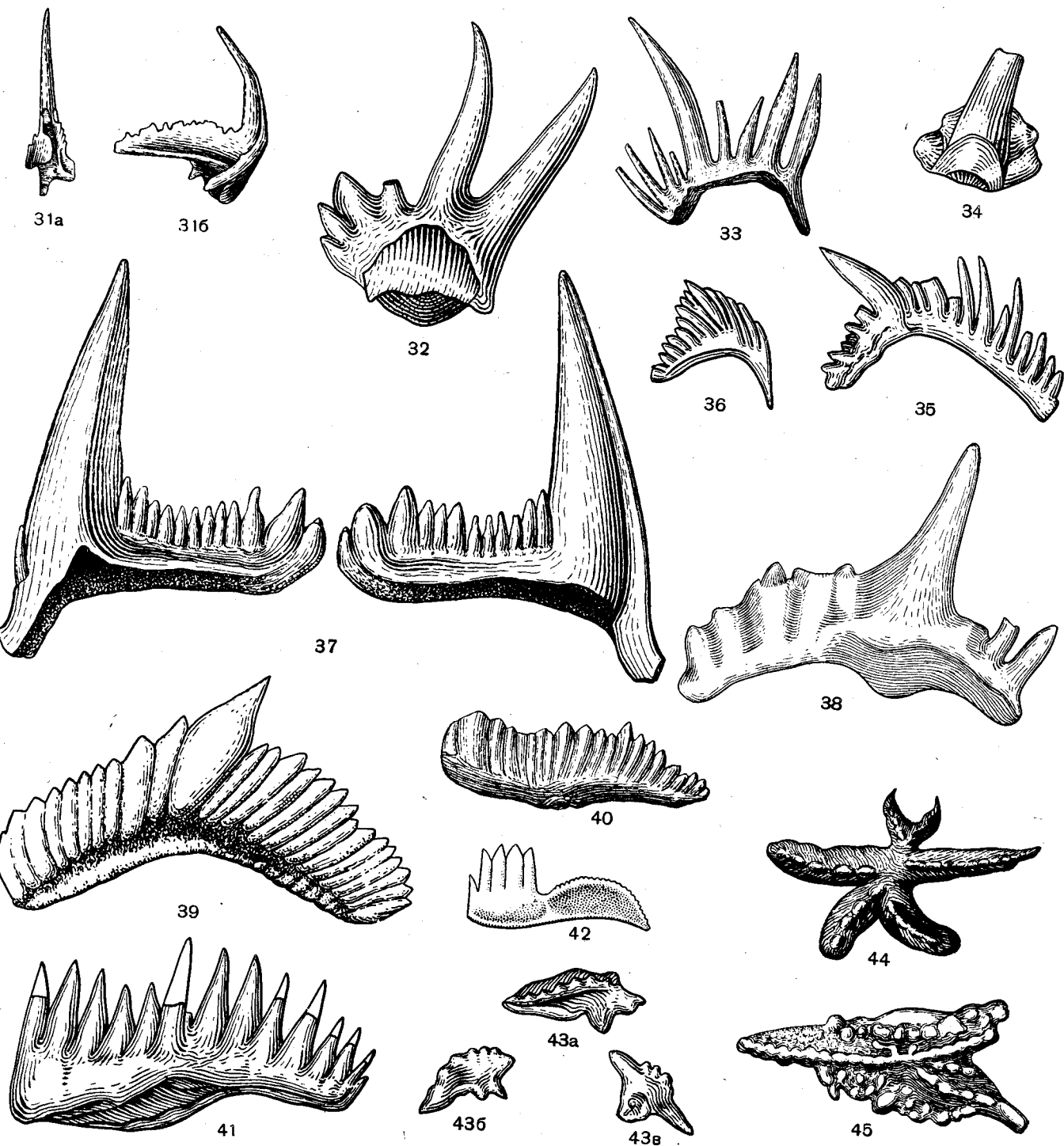
Рис. 26. *Phragmodus primus* Branson et Mehl сбоку, × 60; ср. ордовик, С. Америка (Branson et Mehl, 1933)

Рис. 27. *Ligonodina pectinata* Bassler сбоку, × 20; в. девон, С. Америка (Ulrich et Bassler, 1926)

Рис. 28. *Euprioniodina deflecta* Bassler, сбоку, × 35; в. девон, С. Америка (Ulrich et Bassler, 1926)

Рис. 29. *Hibbardella angulata* (Hinde) сзади, × 23; в. девон, С. Америка (Hinde, 1879)

Рис. 30. *Diplododella bilateralis* Bassler сзади, × 60; карбон, С. Америка (Ulrich et Bassler, 1926)



стержня (рис. 26). 11 видов. Ср.— в. ордовик С. Америки.

Кроме того: *Plectodina* Stauffer, 1935; *Gothodus* Lindström, 1954; *Holodontus* Rhodes, 1953; *Keislognathus* Rhodes, 1955; *Zygognathus* Branson et Mehl, 1951.

ПОДСЕМЕЙСТВО LIGONODININAE HASS, 1959

Конодонты с главным зубцом на переднем конце стержня и полостью основания в виде небольшой выемки. Ордовик — н. триас.

Ligonodina Bassler, 1925. Тип рода — *L. pectinata* Ulrich et Bassler, 1926; в. девон С. Америки. Стержнеобразные конодонты с небольшим зубцом, противоположным главному, и многочисленными обособленными второстепенными (рис. 27). Много видов. Ср. ордовик — силур Англии; силур — девон Германии; девон — карбон, триас С. Америки.

Euprioniodina Bassler, 1925. Тип рода — *E. deflecta* Ulrich et Bassler, 1926; в. девон С. Америки. Стержнеобразные, сильно изогнутые конодонты, с высоким изогнутым главным зубцом и двумя зубчатыми отростками: длинным назад и коротким вперед (рис. 28). Много видов. В. ордовик — в. пермь С. Америки.

Кроме того: *Synprioniodina* Bassler, 1925; *Hindeodelloides* Huddle, 1934; *Loxognathus* Graves et Ellison, 1941.

ПОДСЕМЕЙСТВО HIBBARDELLINAE MÜLLER, 1956

Стержнеобразные изогнутые конодонты с главным зубцом на вершине изгиба. Ордовик — триас.

Hibbardella Bassler, 1925. Тип рода — *Prioniodus angulatus* Hinde, 1879; в. девон С. Америки. Сильно изогнутые симметричные конодонты с высоким, прямым главным зубцом и коротким боковым отростком. Второстепенные зубцы обособленные, расположенные в одной плоскости (рис. 29). Более 25 видов. В. девон — триас С. Америки.

Diplododella Bassler, 1925 (*Diplodella* Branson et Mehl, 1934). Тип рода — *D. bilateralis* Ulrich et Bassler, 1926; карбон С. Америки. Симметричные конодонты с невысоким главным зубцом и многочисленными второстепенными, расположенными тесно друг к другу (рис. 30). Пять видов. В. девон С. Америки.

Tetraprioniodus Lindström, 1954. Тип рода — *T. robustus* Lind., 1954; н. ордовик Швеции. Конодонты с высоким главным зубцом, от которого отходят четыре зубчатых отростка; передний может быть незубчатым (рис. 31). Три вида. Ордовик Ленинградской обл., Швеции, Польши, Англии.

Кроме того: *Elsonella* Youngquist, 1945; *Roundya* Hass, 1953; *Avignathus* Lys et Serre, 1957.

Рис. 31. *Tetraprioniodus robustus* Lindström

а — сзади; б — справа, × 30; н. ордовик, Швеция (Lindström, 1954)

Рис. 32. *Chirognathus duodactylus* Branson et Mehl сбоку, × 70; ср. ордовик, С. Америка (Branson et Mehl, 1933)

Рис. 33. *Lonchodina typicalis* Bassler сбоку, × 20; в. девон, С. Америка (Ulrich et Bassler, 1926)

Рис. 34. *Trichonodella prima* (Branson et Mehl) сзади, × 68; ср. ордовик, С. Америка (Branson et Mehl, 1933)

Рис. 35. *Prioniodina subcurvata* Bassler сбоку, × 30; в. девон, С. Америка (Ulrich et Bassler, 1926)

Рис. 36. *Palmatodella delicatula* Bassler, сбоку, × 40; н. карбон, С. Америка (Ulrich et Bassler, 1926)

Рис. 37. *Prioniodus elegans* Pander сбоку, × 120; н. ордовик, Прибалтика (Pander, 1856)

Рис. 38. *Bryantodus typicus* Bassler сбоку, × 35; в. девон, С. Америка (Ulrich et Bassler, 1926)

Рис. 39. *Ozarkodina typica* Branson et Mehl сбоку, × 50; ср. силур, С. Америка (Branson et Mehl, 1933)

Рис. 40. *Spathognathodus primus* (Branson et Mehl) сбоку, × 17; в. девон, С. Америка (Branson et Mehl, 1933)

Рис. 41. *Bryantodina typicalis* Stauffer сбоку, × 120; ср. ордовик, С. Америка (Stauffer, 1935)

Рис. 42. *Polygnathus dubius* Hinde, сбоку, × 27; н. карбон, С. Америка (Fay, 1952)

Рис. 43. *Ambalodus triangularis* Branson et Mehl

а — сверху; б — сбоку; в — снизу, × 54; ср. ордовик, С. Америка (Branson et Mehl, 1933)

Рис. 44. *Amorphognathus* sp. сверху, × 64; ср. ордовик, Англия (Rhodes, 1953)

Рис. 45. *Ancyrognathus symmetricus* Branson et Mehl сверху, × 54; в. девон, С. Америка (Branson et Mehl, 1934)

ПОДСЕМЕЙСТВО CHIROGNATHINAE
BRANSON ET MEHL, 1944

Стержнеобразные пальцевидные конодонты с главным зубцом на вершине изогнутого стержня. Ср. ордовик — девон.

Chirognathus Branson et Mehl, 1933. Тип рода — *C. duodactylus* Br. et M., 1933; ср. ордовик С. Америки. Изогнутые конодонты с обособленными высокими, округлыми в поперечном сечении второстепенными зубцами различной величины. Полость основания на вогнутой боковой стороне (рис. 32). 40 видов. Ср. ордовик С. Америки.

Кроме того: *Rhipidognathus* Branson, Mehl et Branson, 1951; *Scutula* Sannemann, 1955; *Parachirognathus* Clark, 1959.

ПОДСЕМЕЙСТВО LONCHODININAE
HASS, 1959

Стержнеобразные конодонты с главным зубцом на вершине изогнутого основания. Н. ордовик — ср. триас.

Lonchodina Bassler, 1925. Тип рода — *L. typicalis* Ulrich et Bassler, 1926; в. девон С. Америки. Изогнутые конодонты с более или менее высоким главным зубцом приблизительно в середине основания; второстепенные обособленные, прямые или слегка изогнутые, различные по величине и, как правило, не параллельные друг другу (рис. 33). Много видов. Силур — карбон, ср. триас Германии; ср. девон — карбон, триас С. Америки; ср. — в. триас Австралии.

Trichonodella Branson et Mehl, 1948. Тип рода — *Trichognathus primus* Br. et M., 1933; ср. ордовик С. Америки. Симметричные конодонты с высоким главным зубцом и небольшим задним отростком (рис. 34). Более 50 видов. Ордовик Ленинградской обл., Швеции; ордовик — пермь С. Америки.

Кроме того: *Apathognathus* Branson et Mehl, 1934; *Curtognathus*, *Erismodus* Branson et Mehl, 1933.

СЕМЕЙСТВО PRIONIODINIDAE
BASSLER, 1925

Сложные конодонты с полостью основания, расположенной под главным зубцом или ближе к заднему концу основания. Н. ордовик — карбон.

Prioniodina Bassler, 1925. Тип рода — *P. subcurvata* Ulrich et Bassler, 1926; в. девон С. Америки. Стержнеобразные изогнутые конодонты с более или менее высоким главным зубцом в конце второй трети основания, и второстепенными, наклоненными, как и главный, назад (рис. 35). Много видов. Ордовик Ленинградской обл.,

Швеции; девон — карбон, триас Германии; ордовик, девон — карбон С. Америки; триас Австралии.

Palmatodella Bassler, 1925. Тип рода — *P. delicatula* Ulrich et Bassler, 1926; н. карбон С. Америки. Стержнеобразные, резко изогнутые конодонты, с более длинной задней ветвью и короткой, направленной вниз — передней. Главный зубец невысокий; второстепенные стройные, расположенные тесно друг к другу; все зубцы наклонены назад (рис. 36). Более 10 видов. Девон Германии, С. Америки.

Кроме того: *Polygnathellus* Bassler, 1925; *Falodus* Lindström, 1954; *Gyrogathus* Staufer, 1935; *Metalonchodina* Branson et Mehl, 1941; *Oulodus* Branson et Mehl, 1933; *Subbryantodus* Branson et Mehl, 1934; *Pelekysgnathus* Thomas, 1949.

СЕМЕЙСТВО PRIONIODONTIDAE
BASSLER, 1925

Сложные конодонты с полостью основания, смещенной к переднему или заднему концу основания. Н. ордовик — ср. триас. Два подсемейства: Prioniodontinae и Spathognathodontinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО PRIONIODONTINAE
BASSLER, 1925

Главный зубец длиннее второстепенных; может присутствовать зубчатый боковой отросток. Н. ордовик — ср. триас.

Prioniodus Pander, 1856. Тип рода — *P. elegans* Pand., 1856; н. ордовик Прибалтики. Сильный главный зубец, от основания которого вперед, назад и в сторону отходят три зубчатых отростка (рис. 37). Много видов. Ордовик Ленинградской обл., Швеции, Польши, Англии; ордовик — пермь С. Америки.

Bryantodus Bassler, 1925. Тип рода — *B. typicus* Ulrich et Bassler, 1926; в. девон С. Америки. Стержнеобразные изогнутые конодонты с высоким сильным главным зубцом, соединенным у основания с соседними второстепенными, тесно прилегающими друг к другу (рис. 38). Много видов. Ср. девон Германии; в. девон — карбон С. Америки.

Ozarkodina Branson et Mehl, 1933. Тип рода — *O. typica* Br. et M., 1933; ср. силур С. Америки. Листообразные, слегка изогнутые конодонты, с сильным главным зубцом в середине основания. Второстепенные острые, очень плотно расположенные (рис. 39). Много видов. Силур — девон, триас Германии; девон Англии; в. ордовик — карбон С. Америки; ср. триас Австралии; в. мел? Африки.

Кроме того: *Angulodus* Huddle, 1934; *Cardiodella*, *Dichognathus*, *Plectospathodus* Branson et Mehl, 1933; *Geniculatus* Hass, 1953; *Tortoniodus* Stauffer, 1935.

ПОДСЕМЕЙСТВО SPATHOGNATHODONTINAE HASS, 1959

Главный зубец равен по величине второстепенным или слегка выступает над ними. Н. ордовик — н. триас.

Spathognathodus Branson et Mehl, 1941 (*Ctenognathus* Pander, 1856). Тип рода — *Spathodus primus* Br. et M., 1933; в. девон С. Америки. Листообразные, прямые или слегка изогнутые конодонты с многочисленными мелкими второстепенными зубцами, очень тесно прилегающими друг к другу (рис. 40). Карбон Московской обл.; силур — девон Германии; девон — карбон С. Америки; триас Австралии, 3. Пакистана.

Bryantodina Stauffer, 1935. Тип рода — *B. typicalis* Stauff., 1935; ср. ордовик С. Америки. Листообразные конодонты с сильным прямым или слегка изогнутым основанием, более высоким впереди. Главный зубец почти в середине основания и незначительно отличается по величине от второстепенных, тесно прилегающих друг к другу у основания (рис. 41). Более 10 видов. Ср. — в. ордовик С. Америки.

Кроме того: *Centrognathodus*, *Pinacognathus* Branson et Mehl, 1944; *Aphelognathus* Branson, Mehl et Branson, 1951; *Dinodus*, *Elictognathus*, *Nodognathus*, *Oligodus* Cooper, 1939; *Falcodus* Huddle, 1934; *Pandorinellina* Hass, 1959; *Lambdagnathus* Rexroad, 1958.

СЕМЕЙСТВО POLYGNATHIDAE BASSLER, 1925

Плоские конодонты с ограниченной полостью основания. Ср. ордовик — ср. триас.

Polygnathus Hinde, 1879. Тип рода — *P. dubius* Hinde, 1879; н. карбон С. Америки. Удлиненные конодонты с листом, свободная часть которого длинная и несет высокие второстепенные зуоцы. От прикрепленной части листа отходят многочисленные поперечные ребра. С нижней стороны углубление и продольный киль (рис. 42). Много видов. Ср.-в. девон Германии; в. триас Австралии; ср. девон — н. карбон С. Америки; в мел? Африки.

Ambalodus Branson et Mehl, 1933. Тип рода — *A. triangularis* Br. et M., 1933; ср. ордовик С. Америки. Треугольной или полукруглой формы, приподнятые в середине и вогнутые у края основания. Второстепенные зубцы, расположенные тесно друг к другу, отходят от главного

(рис. 43). Более восьми видов. Н.-ср. ордовик Ленинградской обл., Швеции; ср.-в. ордовик Англии, С. Америки.

Amorphognathus Branson et Mehl, 1933. Тип рода — *A. ordovicicus* Br. et M., 1933; ср. ордовик С. Америки. Конодонты неправильной формы с главным зубцом, второстепенными зубцами и бугорками, расположенными вплотную друг к другу в виде неровных рядов (рис. 44). Более 10 видов. Н.-ср. ордовик Ленинградской обл., Швеции; в. ордовик Англии; ср. — в. ордовик С. Америки.

Ancyrognathus Branson et Mehl, 1934. Тип рода — *A. symmetricus* Br. et M., 1934; в. девон С. Америки. Конодонты с небольшим свободным листом и многочисленными бугорками на верхней стороне. На нижней главный киль и два второстепенных, направленных в боковые лопасти (рис. 45). Более 18 видов. Девон С. Америки.

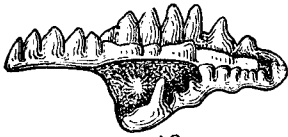
Pseudopolygnathus Branson et Mehl, 1934. Тип рода — *P. primus* Br. et M., 1934; н. карбон С. Америки. Удлиненные конодонты со свободным листом, резкими поперечными ребрами и глубокими бороздами на верхней стороне. Полость основания глубокая, оконтуренная рантом (рис. 46). Более 35 видов. В. девон — н. карбон Германии, С. Америки.

Siphonodella Branson et Mehl, 1944. Тип рода — *Siphonognathus duplicatus* Br. et M., 1934; н. карбон С. Америки. Удлиненные конодонты с пониженными частями около листа на верхней стороне и небольшими килевидными выступами на краях плиты (рис. 47). Более 10 видов. Н. карбон С. Америки.

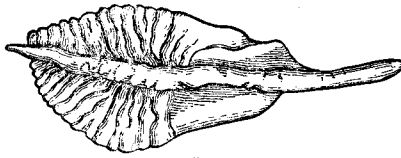
Ancyrodella Ulrich et Bassler, 1926. Тип рода — *A. nodosa* Ulr. et Bassl., 1926; в. девон С. Америки. Конодонты в виде якоря или сердца. На нижней стороне продольный киль, который может раздваиваться и заходить в боковые лопасти (рис. 48). Более 15 видов. Ср.-в. девон Германии, С. Америки.

Palmatolepis Ulrich et Bassler, 1926. Тип рода — *P. perlobata* Ulr. et Bassl., 1926; в. девон С. Америки. Разнообразной формы. Лист изогнутый, с зубцами у переднего конца и бугорками у заднего. С нижней стороны киль, углубление не видно (рис. 49). Много видов. В. девон Германии, С. Америки.

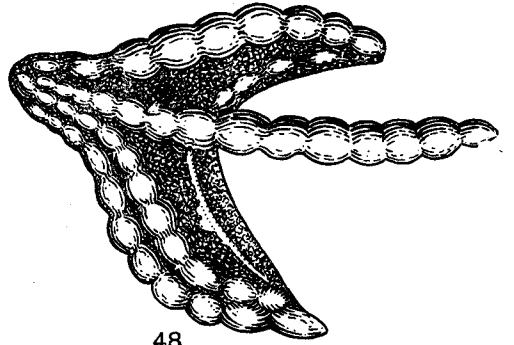
Gondolella Stauffer et Plummer, 1932. Тип рода — *G. elegantula* St. et Pl., 1932; в. карбон С. Америки. Удлиненные конодонты овальной формы с продольным зубчатым листом; второстепенные зубцы впереди почти прямые и заостренные (рис. 50). Много видов. Триас Германии;



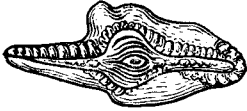
46a



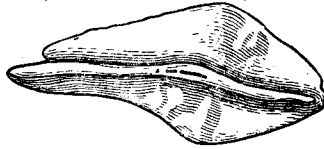
47a



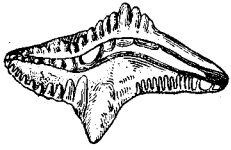
48



466



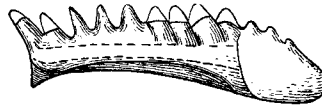
476



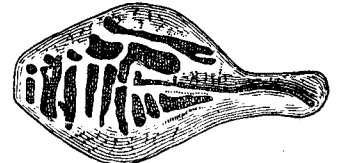
49a



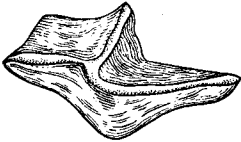
496



50



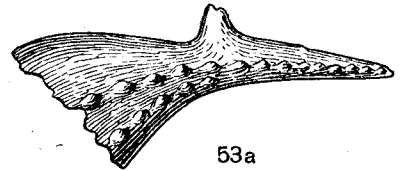
51a



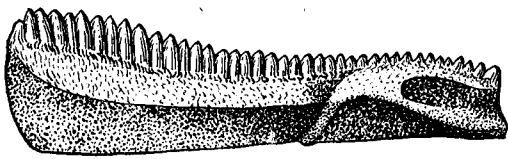
516



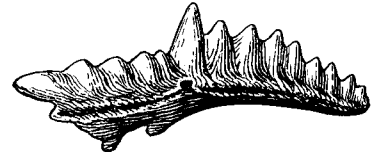
52a



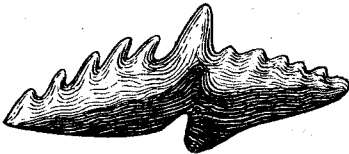
53a



526



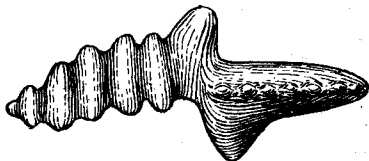
536



54a



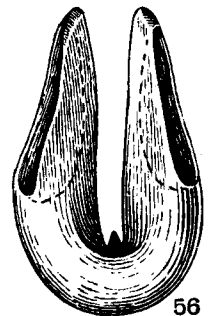
55a



546



556



56

ср. карбон — триас С. Америки; триас Австралии.

Кроме того: *Polygnathoides* Branson et Mehl, 1933; *Nothognathella*, *Polylophodonta* Branson et Mehl, 1934; *Doliognathus*, *Scaliognathus*, *Staurogathus* Branson et Mehl, 1941; *Gnathodella* Matern, 1933; *Panderodella* Bassler, 1925; *Scyphiodus* Stauffer, 1935; *Ctenopolygnathus* Müller et Müller, 1957; *Mestognathus* Bischoff, 1957.

СЕМЕЙСТВО IDIOGNATHODONTIDAE HARRIS ET HOLLINGSWORTH, 1933

Плоские симметричные или асимметричные конодонты, у которых полость основания ограничена лишь частично и может переходить в широкий желобок. В. ордовик — ср. пермь. Три подсемейства: *Idiognathodontinae*, *Balognathinae*, *Icriodontinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО IDIOGNATHODONTINAE HARRIS ET HOLLINGSWORTH, 1933

Конодонты с зубчатым, ступенчатым листом; широкая полость основания ограничена у переднего конца. Ср. силур — пермь.

Idiognathodus Gunnell, 1931. Тип рода — *I. claviformis* Gunn., 1931; карбон С. Америки. Плоские, почти симметричные конодонты овальной или копьевидной формы со свободным зубчатым листом, ребрами или бугорками. Нижняя сторона вогнутая, с продольной, раздвоенной полостью основания (рис. 51). Много видов. Девон — карбон С. Америки.

Gnathodus Pander, 1856. Тип рода — *G. mosquensis* Pand., 1856; карбон Московской обл. Плоские конодонты чашевидной формы с выступающей радиальной скульптурой. Лист зубчатый, свободная часть его выше и длиннее прикрепленной (рис. 52). Много видов. Карбон Московской обл., Германии, С. Америки.

Кроме того: *Cavusgnathus*, *Idiognathoides* Harris et Hollingsworth, 1933; *Streptognathus* Stauffer et Plummer, 1932; *Taphrogathodus* Branson et Mehl, 1941; *Kockelella* Walliser, 1957; *Dollymae* Hass, 1959.

ПОДСЕМЕЙСТВО BALOGNATHINAE HASS, 1959

Конодонты с листом на верхней стороне и углублением на нижней. В. ордовик.

Balognathus Rhodes, 1953. Тип рода — *B. expansus* Rhod., 1953; ср. ордовик Англии. Вытянутые конодонты, состоящие из стержня впереди, плиты позади и бокового отростка. Главный зубец прямой или изогнутый, второстепенные различной величины. Нижняя сторона с загнутыми краями и глубокой полостью основания (рис. 53). Один вид. Ср. ордовик Англии.

Icriodella Rhodes, 1953. Тип рода — *I. superba* Rhod., 1953; ср. ордовик Англии. Вытянутые конодонты с двумя боковыми выступами. Главный зубец прямой, второстепенные перед главным в виде продольного зубчатого ребра, позади главного образуют поперечные бугорчатые ребра (рис. 54). Пять видов. Ср.-в. ордовик Англии.

Рис. 46. *Pseudopolygnathus primus* Branson et Mehl

а — сверху; б — снизу, × 30; н. карбон, С. Америка (Branson et Mehl, 1934)

Рис. 47. *Siphonodella duplicata* (Branson et Mehl)

а — сверху; б — снизу, × 30; н. карбон, С. Америка (Branson et Mehl, 1934)

Рис. 48. *Ancyrodella nodosa* Ulrich et Bassler сверху, × 35; в. девон, С. Америка (Ulrich et Bassler, 1926)

Рис. 49. *Palmatolepis perlobata* Ulrich et Bassler

а — сверху; б — снизу, × 20; в. девон, С. Америка (Ulrich et Bassler, 1926)

Рис. 50. *Gondolella elegantula* Stauffer et Plummer сбоку, × 54; в. карбон, С. Америка (Stauffer et Plummer, 1932)

Рис. 51. *Idiognathodus claviformis* Gunnell

а — сверху; б — сбоку, × 48; карбон, С. Америка (Gunnell, 1931)

Рис. 52. *Gnathodus mosquensis* Pander

а — сбоку; б — снизу, × 50; карбон, Московская область (Pander, 1856)

Рис. 53. *Balognathus* sp.

а — сверху; б — сбоку и снизу, × 75; ср. ордовик, Англия (Rhodes, 1953)

Рис. 54. *Icriodella* sp.

а — сбоку; б — сверху, × 75; ср. ордовик, Англия (Rhodes, 1953)

Рис. 55. *Icriodus expansus* Branson et Mehl

а — сверху; б — снизу, × 43; в. девон, С. Америка (Branson et Mehl, 1938)

Рис. 56. *Westergaardodina bicuspidata* Müller сзади, × 40; в. кембрий, Швеция (Müller, 1959)

ПОДСЕМЕЙСТВО ICRIODONTINAE
MÜLLER ET MÜLLER, 1957

Конодонты с недоразвитым или отсутствующим листом; полость основания в виде удлиненной выемки. Н. силур — в. девон.

Icriodus Branson et Mehl, 1938. Тип рода — *I. expansus* Br. et M., 1938; в. девон С. Америки. Конодонты овальной формы с бугорчатой скульптурой и длинной полостью основания (рис. 55). Более 30 видов. Девон Германии, С. Америки.

Кроме того: *Icriodina* Branson et Branson, 1947.

СЕМЕЙСТВО WESTERGAARDODINIDAE
MÜLLER, 1959

Сложные изогнутые конодонты с одним главным зубцом и несколькими боковыми; с очень глубокой, как правило, дифференцированной полостью основания. Ср. кембрий — н. ордовик.

Westergaardodina Müller, 1959. Тип рода — *W. bicuspidata* Müll., 1959; в. кембрий Германии. Конодонты с главным зубцом, двумя боковыми и глубокой полостью основания, разделенной на две части (рис. 56). Семь видов. Ср. кембрий — н. ордовик (тремадок) Швеции, Германии, С. Америки.

ЛИТЕРАТУРА

- Будуров К. 1960. Карнски Conodonta от Котленско. Годишн. Упр. геол. проучвания, А 10, стр. 109—130.
- Обручев Д. В. 1935. Еще о природе конодонтов. Природа, № 9, стр. 79—81.
- Сергеева С. П. 1961. О конодонтах. Вестн. Ленингр. ун-та, № 24, сер. геол. и геогр., стр. 151—155.— 1962а. Общее стратиграфическое значение конодонтов. Там же, № 12, стр. 114—116.— 1962б. Стратиграфическое распространение конодонтов в нижнем ордовике Ленинградской области. Докл. АН СССР, т. 146, № 6, стр. 1393—1395.
- Спасов Х. 1960. Палеозойска конодонтна фауна от югозападна България и Източна Сърбия. Тр. Геол. Българ. (сер. палеонт.), кн. 2, стр. 63—75.
- Спасов Х. и Ганев М. 1960. Карнски конодонти от Лудокамчийския дял на Източна Стара Планина. Там же, стр. 77—99.
- Хабаров А. В. 1930. Новое о природе конодонтов. Природа, № 2, стр. 219—221.
- Amsden T. and Miller A. 1942. Ordovician conodonts from the Bighorn Mountains of Wyoming. J. Paleontol., v. 16, N 3, p. 301—306.
- Ash S. R. 1961. Bibliography and index of conodonts, 1949—1958. Micropaleontol., v. 7, N 2, p. 213—244.
- Bassler R. 1925. Classification and stratigraphic use of conodonts. Bull. Geol. Soc. America, v. 36, p. 218—220.
- Beckmann H. 1949. Conodonten aus dem Iberger Kalk (Ober-Devon) des Bergischen Landes und ihr Feinbau. Senckenbergiana, Bd. 30, N 1—3, S. 153—168.— 1953. Die Bedeutung von Conodonten für die Stratigraphie des Devons in der Lahn- und Dillmulde. Notizbl. Hessisch. Landesamt. Bodenforsch., Bd. 81, S. 63—68.
- Bischoff G. 1956. Oberdevonische Conodonten (to Ib) aus dem Rheinischen Schiefergebirge. Ibid., Bd. 84, S. 115—137.
- Bischoff G. und Sannemann D. 1958. Unterdevonische Conodonten aus dem Frankenwald. Ibid., Bd. 86, S. 87—110.
- Bischoff G. und Ziegler W. 1956. Das Alter der «Urfer Schichten» in Marburger Hinterland nach Conodonten. Ibid., Bd. 84, S. 138—169.
- Bond R. 1947. Ohio shale conodonts. Ohio J. Sci., v. 47, N 1, p. 21—37.
- Branson E. and Mehl M. 1933—1934. Conodont studies. Missouri Univ. Stud., v. 8, N 1—8, p. 1—300.— 1938. The conodont genus *Icriodus* and its stratigraphic distribution. J. Paleontol., v. 12, N 2, p. 156—166.— 1941a. The recognition and interpretation of mixed conodont faunas. Bull. Denison Univ. Sci. Lab., v. 35, p. 195—209.— 1941b. New and little known Carboniferous conodont genera. J. Paleontol., v. 15, N 2, p. 97—106.— 1943. Ordovician conodont faunas from Oklahoma. Ibid., v. 17, N 4, p. 374—387.— 1944. Conodonts. In: Shimer H. and Shrock R. Index of Fossils of North America. New York, p. 235—246.— 1948. Conodont homonyms and names to replace them. J. Paleontol., v. 22, N 4, p. 527—528.
- Branson E., Mehl M. and Branson C. 1951. Richmond conodonts of Kentucky and Indiana. Ibid., v. 25, N 1, p. 1—17.
- Bryant W. 1921. The Genesee conodonts. Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci., v. 13, N 2, p. 1—59.
- Ching Yü-kan. 1960. Conodonts from the Kufeng suite (formation) of Lungtan, Nanking. Acta paleontol. Sinica, v. 8, N 3, p. 230—247.
- Clarke W. J. 1960. Scottish Carboniferous conodonts. Trans. Edinburgh Geol. Soc., v. 18, pt. 1, p. 1—31.
- Collinson C., Rexroad C. B. and Scott A. J. 1959. Abundance and stratigraphic distribution of Devonian and Mississippian conodonts in the Upper Mississippi Valley. J. Paleontol., v. 33, N 4, p. 692—696.
- Cooper C. L. 1931a. Conodonts from the Arkansas novaculite, Woodford formation, Ohio shale and the Sunbury shale. Ibid., v. 5, N 2, p. 143—151.— 1931b. New conodonts from the Woodward formation of Oklahoma. Ibid., v. 5, N 3, p. 230—243.— 1939. Conodonts from a Bushberg-Hannibal horizon in Oklahoma. Ibid., v. 13, N 4, p. 379—422.
- Cooper Ch. and Sloss L. 1943. Conodont fauna and distribution of a Lower Mississippian black shale in Montana and Alberta. Ibid., v. 17, N 2, p. 168—176.
- Demagnet F. 1938. La Faune des Couches de passage du Dinantien au Namurien dans le synclinorium de Dinant. Mém. Mus. Hist. natur. Belgique, N 84, p. 1—201.— 1939. Filtering appendices on the branchial arches of *Coelacanthus lepturus* Agassiz. Geol. Mag., v. 76, N 899, p. 215—219.
- Diebel K. 1956. Conodonten in der Oberkreide von Kamerun. Geologie, Bd. 5, N 4—5, S. 424—450.
- Dineley D. L. and Rhodes F. H. T. 1956. Conodont horizons in the West and South-West of England. Geol. Mag., v. 93, N 3, p. 242—248.
- Dow V. E. 1960. Magnetic separation of conodonts. J. Paleontol., v. 34, N 4, p. 738—743.
- Downs H. R. and Youngquist W. 1950. Conodonts from the Cedar Valley limestone of Iowa. Ibid., v. 24, p. 667—672.
- DuBois E. 1943. Evidence on the nature of conodonts. Ibid., v. 17, N 2, p. 155—159.
- Eichenberg W. 1930. Conodonten aus dem Culm des Harzes. Paläontol. Z., Bd. 12, S. 177—182.
- Eicher D. B. 1946. Conodonts from the Triassic of Sinai (Egypt). Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., v. 30, p. 613—616.
- Elison S. 1941. Revision of the Pennsylvanian conodonts. J. Paleontol., v. 15, N 2, p. 107—143.— 1944a. The composition of conodonts. Ibid., v. 18, N 2, p. 133—140.— 1944b. Ecology of conodonts. Annual. Rept. Nat. Research Couns., Div. Geol. Geogr., App. K., p. 1—4.— 1946. Conodonts as Paleozoic guide fossils. Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., v. 30, p. 93—110.
- Ethington R. L. 1959. Conodonts of the Ordovician Galena Formation. J. Paleontol., v. 33, p. 257—292.
- Ethington R. L. and Furnish

- W. M. 1959. Ordovician conodonts from northern Manitoba. *Ibid.*, v. 33, N 4, p. 540—546.— 1960. Upper Ordovician conodonts from southern Manitoba. *Ibid.*, v. 34, N 2, p. 265—274. **Ethington, R. L., Furnish W. M. and Wingert J. R.** 1961. Upper Devonian conodonts from Bighorn Mountains, Wyoming. *Ibid.*, v. 35, N 4, p. 759—768.
- Fay H.** 1952. Catalogue of conodonts. *Paleontol. Contrib. Univ. Kansas, Vertebrata, Art. 3*, p. 1—206.— 1958. A key to conodont genera and subgenera. *Geol. Notes, Oklahoma Geol. Surv.*, v. 18, N 6—7, p. 103—122.— 1959. Generic and subgeneric homonyms of conodonts. *J. Paleontol.*, v. 33, N 1, p. 195—196. **Flügel H. und Ziegler W.** 1957. Die Gliederung des Oberdevons und Unterkarbons am Steinberg westlich von Graz mit Conodonten. *Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark*, Bd. 87, S. 25—60. **Foss T. H.** 1960. Structure and composition of associated Neurodontiformes and *Astraspis* scales from the Harding formation of Colorado. *J. Paleontol.*, v. 34, N 2, p. 372—373. **Freyer G.** 1961. Zur Taxonomie und Biostratigraphie der Conodonten aus dem Oberdevon des Vogtlandes unter besonderer Berücksichtigung des V/VI. *Freiberger Forschungsh. C. 95*, S. 1—96. **Furnish W.** 1938. Conodonts from the Prairie du Chien (Lower Ordovician) beds of the Upper Mississippi Valley. *J. Paleontol.*, v. 12, N 4, p. 318—340.
- Glenister A. T.** 1957. The conodonts of the Ordovician Maquoketa formation in Iowa. *Ibid.*, v. 31, N 4, p. 715—736. **Graves R. W. and Ellison S. P.** 1941. Ordovician conodonts of the Marathon Basin, Texas. *Bull. Missouri Univ. (Techn. ser.)*, v. 14, N 2, p. 1—26. **Gross W.** 1954. Zur Conodonten-Frage. *Senckenbergiana Lethaea*, Bd. 35, N 1/2, S. 73—85.— 1957. Über die Basis des Conodonten. *Paläontol. Z.*, Bd. 31, N 1/2, S. 78—91.— 1960. Über die Basis bei den Gattungen *Palmatolepis* und *Polygnathus* (Conodontida). *Ibid.*, Bd. 34, N 1, S. 40—58. **Gunnell F.** 1931. Conodonts from the Fort Scott limestone of Missouri. *J. Paleontol.*, v. 5, N 3, p. 244—252.
- Hadding A.** 1913. Undre Dicellograptuskiffern i Skåne jämte några därmed ekvivalenta bildningar. *Lunds Univ. Årsskr. (N. F.)*, Afd. 2, v. 9, N 15, p. 1—90. **Harley J.** 1861. On the Ludlow bone-bed and its crustacean remains. *Quart. J. Geol. Soc. London*, v. 17, pt. 4, p. 542—552. **Harris R. and Hollingsworth R.** 1933. New Pennsylvanian conodonts from Oklahoma. *Amer. J. Sci. (5)*, v. 25, N 147, p. 193—204. **Hass W.** 1941. Morphology of conodonts. *J. Paleontol.*, v. 15, N 1, p. 71—81.— 1953. Conodonts of the Barnett formation of Texas. *Prof. Pap. U. S. Geol. Survey*, N 243-F, p. 69—94.— 1959. Conodonts from the Chappel limestone of Texas. *Ibid.*, N 294-J, p. 365—399. **Hass W. and Lindberg M.** 1946. Orientation of the crystal units in conodonts. *J. Paleontol.*, v. 20, N 5, p. 501—504. **Helm s J.** 1959. Conodonten aus dem Saalfelder Oberdevon (Thüringen). *Geologie*, Bd. 8, N 6, S. 634—677.— 1961. Die «*nodocostata*»-Gruppe der Gattung *Polygnathus*. *Oberdevonische Conodonten*. *Ibid.*, Bd. 10, N 6, S. 674—711. **Hibbard R. R.** 1927. Conodonts from the Portage group of western New York. *Amer. J. Sci. (5)*, v. 13, N 75, p. 189—208. **Higgins A.** 1961. Some Namurian conodonts from North Staffordshire. *Geol. Mag.*, v. 98, N 3, p. 210—225. **Hinde G.** 1879. On conodonts from the Chazy and Cincinnati group of the Cambro-Silurian, and from the Hamilton and Genesee shale divisions of the Devonian, in Canada and the United States. *Quart. J. Geol. Soc. London*, v. 35, pt. 3, p. 351—369.— 1882. On annelid remains from the Silurian strata of the Isle of Gotland. *Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl.*, v. 7, N 5, p. 1—28. **Holmes G.** 1928. A bibliography of the conodonts with descriptions of early Mississippian species. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, v. 72, N 2701, p. 1—38. **Huckriede R.** 1958. Die Conodonten der mediterranen Trias und ihr stratigraphischer Wert. *Paläontol. Z.*, Bd. 32, N 3/4, S. 141—175. **Huddle J.** 1934. Conodonts from the New Albany shale of Indiana. *Bull. Amer. Paleontol.*, v. 21, N 72, p. 1—136.
- Jentzsch I.** 1962. Conodonten aus dem Tentaculitenknollenkalk (Unterdevon) in Thüringen. *Geologie*, Bd. 11, N 8, S. 961—985.
- Kirk S.** 1929. Conodonts associated with Ordovician fish fauna of Colorado. *Amer. J. Sci. (5)*, v. 18, p. 493—497. **Klapper G.** 1958. An Upper Devonian conodont fauna from the Darby formation of the Wind River Mountains, Wyoming. *J. Paleontol.*, v. 32, N 6, p. 1082—1093. **Kockel F.** 1958. Conodonten aus dem Paläozoikum von Malaga (Spanien). *Neues Jahrb. Geol. Paläontol., Monatsh.*, N 6, S. 255—262. **Krause A.** 1877. Die Fauna der sogenannten Choneten-Kalke des nord-deutschen Diluviums. *Z. Dtsch. geol. Ges.*, Bd. 29, N 1, S. 1—49. **Krebs W.** 1959. Zur Grenze Mittel-Ober-Devon und zur Gliederung des obersten Mitteldevons und der tieferen Adorf-Stufe nach Conodonten. *Senckenberg. Lethaea*, Bd. 40, N 5—6, S. 367—387.
- Lamont A. and Lindström M.** 1957. Arenigian and Llandeilian cherts identified in the Southern Uplands of Scotland by means of conodonts. *Trans. Edinb. Geol. Soc.*, v. 17, pt. 1, p. 60—70. **Lindström M.** 1954. Conodonts from the lowermost Ordovician strata of south-central Sweden. *Geol. Fören. Stockholm förhandl.*, v. 76, N 4, p. 517—604.— 1955. The conodonts described by A. R. Hadding, 1913. *J. Paleontol.*, v. 29, N 1, p. 105—111.— 1957. Two Ordovician conodont faunas found with zonal graptolites. *Geol. Fören. Stockholm förhandl.*, v. 79, N 2, p. 161—178.— 1959. Conodonts from the Crug limestone (Ordovician, Wales). *Micropaleontol.*, v. 5, N 4, p. 427—452. **Lys M. et Serre B.** 1957a. Études micropaléontologiques dans le Paléozoïque de la Montagne Noire (foraminifères, conodontes, etc.). *Rev. Inst. Franc. Pétrole*, v. 12, N 7—8, p. 783—833.— 1957b. Études des conodontes du Dévonien et du Carbonifère de la région d'Adrar-Tanezrouft (Sahara). *Ibid.*, N 10, p. 1035—1066.
- Müller K. J.** 1956a. Triassic conodonts from Nevada. *J. Paleontol.*, v. 30, N 4, p. 818—830.— 1956b. Zur Kenntnis der Conodontenfaunen des europäischen Oberdevons. 1. Die Gattung *Palmatolepis*. *Abhandl. Senckenberg. naturf. Ges.*, Bd. 494, S. 1—70.— 1956c. Taxonomy, nomenclature, orientation and stratigraphic evaluation of conodonts. *J. Paleontol.*, v. 30, N 6, p. 1324—1340.— 1959. Kambrische Conodonten. *Z. Dtsch. geol. Ges.*, Bd. 111, S. 434—485.— 1960. Wert und Grenzen der Conodonten-Stratigraphie. *Geol. Rundschau*, Bd. 49, N 1, S. 83—92. **Müller K. a. Müller E.** 1957. Early Upper Devonian (Independence) conodonts from Iowa. Part I. *J. Paleontol.*, v. 31, N 6, p. 1069—1108.
- Newberry J.** 1875. Descriptions of fossil fishes. *Ohio Geol. Survey*, v. 2, pt. 2, p. 1—64.
- Owen R.** 1860. Palaeontology; or a systematic summary of extinct animals and their geological remains, p. 1—420.
- Pander C.** 1856. Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der russisch-baltischen Gouvernements. *S.-Petersb.*, S. 1—91. **Pokorný V.** 1958. Grundzüge der zoologischen Mikropaläontologie. *Berlin*, Bd. 2, S. 37—61. **Pulse R. R. and Sweet W. C.** 1960. The American Upper Ordovician standard. III. Conodonts from the Fairview and McMillan formations of Ohio, Kentucky and Indiana. *J. Paleontol.*, v. 34, N 2, p. 237—264.
- Reichstein M.** 1960. «Gemeinsames» Auftreten von mitteldevonischen Trilobiten mit oberdevonischen Conodonten am Büchenberg-Sattel (Harz). *Geologie*, Bd. 9, N 5, S. 565—574.— 1961. Parallelisierung eines Teiles der bisherigen Hauptquarzits von Unterharz mit der Schichtfolge des Acker-Bruchberg-Systems. *Ibid.*, Bd. 10, N 3, S. 302—315. **Remack-Petitot M.-L.** 1960. Contribution à l'étude des Conodontes du Sahara (bassins de Fort-Polignac, d'Adrar Reggane et du J. Béchar). Comparaison avec les Pyrénées et la Montagne Noire. *Bull. Soc. géol. France (7)*,

v. 2, N 2, p. 240—262. R e x r o a d C. B. 1958a. Conodonts from the Glen Dean formation (Chester) of the Illinois basin. Rep. Invest. Geol. Surv. Illinois, v. 209, p. 1—27.— 1958b. The conodont homeomorphs *Taphrognathus* and *Streptognathus*. J. Paleontol., v. 32, N 6, p. 1158—1159. R e x r o a d C. B. and C l a r k e C. E. 1960. Conodonts from the Glen Dean formation of Kentucky and equivalent formations of Virginia and West Virginia. Ibid., v. 34, N 6, p. 1202—1206. R h o d e s F. H. T. 1952. A classification of Pennsylvanian conodont assemblages. Ibid., v. 26, N 6, p. 886—901.— 1953a. Nomenclature of conodont assemblages. Ibid., v. 27, p. 610—612.— 1953b. Some British Lower Palaeozoic conodont faunas. Philos. Trans. Roy. Soc. London (B), v. 237, N 647, p. 261—334.— 1954. The zoological affinities of the conodonts. With a section on the chemical composition of conodonts, by R. P h i l l i p s. Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc., v. 29, N 4, p. 419—452.— 1955. The conodont fauna of the Keisley limestone. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 111, p. 117—142. R h o d e s F. H. T. and D i n e l e y D. L. 1957. Devonian conodont faunas from Southwest England. J. Paleontol., v. 31, N 2, p. 353—369; N 6, p. 1175. R h o d e s F. H. T. and M ü l l e r K. 1956. The conodont genus *Prioniodus* and related forms. Ibid., v. 30, N 3, p. 695—699. R h o d e s F. H. T. and W i n g a r d P. S. 1957. Chemical composition, microstructure, and affinities of the Neurodontiformes. Ibid., v. 31, N 2, p. 448—454. R o h o n J. and Z i t t e l K. 1886. Ueber Conodonten. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss. Bd. 16, N 1, S. 108—136. R o u n d y P. 1925. Bibliography of conodont and Paleozoic annelid jaw literature. Nat. Research. Couns., Div. Geol. Geogr., p. 1—4.

S a n n e m a n n D. 1955a. Oberdevonische Conodonten (to IIa). Senckenbergiana Lethaea, Bd. 36, N 1—2, S. 123—156.— 1955b. Beitrag zur Untergliederung des Oberdevons nach Conodonten. N. Jahrb. Geol. Paläontol., Abhandl., Bd. 100, N 3, S. 324—331.— 1955c. Ordovizium und Oberdevon der bayrischen Fazies des Frankenwaldes nach Conodontenfunden. Ibid., Bd. 102, S. 1—36. S c h m i d t H. 1934. Conodonten-Funde in ursprünglichem Zusammenhang. Paläontol. Z., Bd. 16, N 1—2, S. 76—85.— 1958. Die Conodonten in Geologie und Paläontologie. Gebissteile unbekannter Tiere als Leitfossilien. Umschau, Bd. 58, N 17, S. 517—520. S c o t t A. J. 1961. Three new conodonts from the Louisiana limestone (Upper Devonian) of Western Illinois. J. Paleontol., v. 35, N 6, p. 1225—1227. S c o t t A. J. and C o l l i n s o n C. 1959. Intraspecific variability in conodonts: *Palmatolepis glabra* Ulrich and Bassler. Ibid., v. 33, N 4, p. 550—565. S c o t t H. W. 1934. The zoological relationships of the conodonts. Ibid., v. 8, N 4, p. 448—455.— 1942. Conodont assemblages from the Heath formation, Montana. Ibid., v. 16, N 3, p. 293—300. S m i t h J. 1907. On the occurrence of conodonts in the Arenig-Llandoilo formations of the Southern Uplands of Scotland. Trans. Nat. Hist. Soc. Glasgow, v. 7, N 3, p. 235—252. S t a n l e y E. A. 1958. Some Mississippian conodonts from the high resistivity shale of the Nancy Watson N 1 well in north-eastern Mississippi. J. Paleontol., v. 32, N 3, p. 459—476. S t a u f f e r C. R. 1932. Decorah shale conodonts from Kansas. Ibid., v. 6, N 3, p. 257—264.— 1935a. Conodonts of the Glenwood beds. Bull. Geol. Soc. Amer., v. 46, N 1, p. 125—168.— 1935b. The conodont fauna of the Decorah shale (Ordovician). J. Paleontol., v. 9, N 7, p. 596—620.— 1936. *Pravognathus*, a new name for *Heterognathus* Stauffer (not Girard). Ibid., v. 10, N 1, p. 79.— 1938. Conodonts of the Olentangy shale. Ibid., v. 12, N 5, p. 411—443.— 1940. Conodonts from the Devonian and associated clays of Minnesota. Ibid., v. 14, N 5, p. 417—435. S t a u f f e r C. R. and P l u m m e r H. J. 1932. Texas Pennsylvanian

conodonts and their stratigraphic relations. Bull. Texas Univ., N 3201, Contr. Geol. pt. 1, p. 13—50. S t e w a r t G. A. a. S w e e t W. C. 1956. Conodonts from the Middle Devonian bone beds of central and west-central Ohio. J. Paleontol., v. 30, N 2, p. 261—273. S t o n e G. L. and F u r n i s h W. M. 1959. Bighorn conodonts from Wyoming. Ibid., v. 33, N 2, p. 211—228. S w e e t W. C. 1955. Conodonts from the Harding formation (Middle Ordovician) of Colorado. Ibid., v. 29, N 2, p. 226—262. S w e e t W. C., T u r c o C. A., W a r n e r E. and W i l k i e L. S. 1959. The American Upper Ordovician standard. I. Eden conodonts from the Cincinnati region of Ohio and Kentucky. Ibid., v. 33, N 6, p. 1029—1068.

T a t g e U. 1956. Conodonten aus dem germanischen Muschelkalk. Paläontol. Z., Bd. 30, N 1/2, S. 108—127; N 3/4, S. 129—147. T h o m a s L. and B a l s t e r C. 1949. Micropaleontological zones in Iowa. Proc. Iowa Acad. Sci., v. 56, p. 235—240.

U l r i c h E. and B a s s l e r R. 1926. A classification of the toothlike fossils, conodonts, with descriptions of American Devonian and Mississippian species. Proc. U. S. Nat. Mus., v. 68, Art. 12, p. 1—63.

V o g e s A. 1959a. Conodonten aus dem Kulm-Kiesel-schiefer. Paläontol. Z., Bd. 33, N 1—2, S. 10.— 1959b. Conodonten aus dem Unterkarbon I und II (*Gattendorfia*- und *Pericyclus*-Stufe) des Sauerlandes. Ibid., N 4, S. 266—314.— 1960. Die Bedeutung der Conodonten für die Stratigraphie des Unterkarbons I und II (*Gattendorfia* und *Pericyclus*-Stufe) im Sauerland. Fortschr. Geol. Rheinld. Westf., Bd. 3, T. 1, S. 197—229. V o l b o r t h A. 1861. Vorkommen von Conodonten in England und Schweden. N. Jahrb. Geol. Mineral. Paläontol., B, Bd. 2, S. 464—465.

W o l s k a Z. 1961. Konodonty z ordowickich gładów narzutowych Polski. Acta palaeontol. Polonica, v. 6, N 4, p. 339—366. W a l l i s e r O. H. 1957. Conodonten aus dem oberen Gotlandium Deutschlands und der Karnischen Alpen. Notizbl. Hessisch. Landesamt Bodenforsch., Bd. 85, S. 28—52.

Y o u n q u i s t W. L. 1945. Upper Devonian conodonts from the Independence shale (?) of Iowa. J. Paleontol., v. 19, N 4, p. 355—367.— 1947. A new Upper Devonian conodont fauna from Iowa. Ibid., v. 21, N 2, p. 95—112.— 1952. Triassic conodonts from south-eastern Idaho. Ibid., v. 26, p. 650—655. Y o u n q u i s t W. L. and C u l l i n s o n J. S. 1946. The conodont fauna of the Ordovician Dutchtown formation of Missouri. Ibid., v. 20, N 6, p. 579—590. Y o u n g q u i s t W. L. and P a t t e r s o n S. H. 1949. Conodonts from the Lower Mississippian Prospect Hill sandstone of Iowa. Ibid., v. 23, N 1, p. 57—73.

Z e b e r a K. 1935. Les conodontes et les scolécodontes du Barrandien. Bull. Intern. Acad. Sci. Bohême, v. 36, p. 88—96. Z i e g l e r W. 1956. Unterdevonische Conodonten, insbesondere aus dem Schönauer und dem Zоргensis-Kalk. Notizbl. Hessisch Landesamt Bodenforsch., Bd. 84, S. 93—106.— 1959. Conodonten aus Devon und Karbon Südwesteuropas und Bemerkungen zur bretonischen Faltung. N. Jahrb. Geol. Paläontol., Monatsh., N 7, S. 289—309.— 1960a. Zu den altvariscischen Bewegungen an der Wende Devon/Karbon. Fortschr. Geol. Rheinld. Westf., Bd. 3, T. 1, S. 35—46.— 1960b. Conodonten aus dem Rheinischen Unterdevon (Gedinnium) des Remscheider Sattels (Rheinisches Schiefergebirge). Paläontol. Z., Bd. 34, N 2, S. 169—201.— 1961. *Ctenognathodus* Fay, 1959 or *Spathognathodus* Branson & Mehl? J. Paleontol., v. 35, N 6, p. 1236—1238. Z i m m e r m a n n E. 1960. Conodonten aus dem Oberdevon von Wildenfels (Sachsen). Freiburger Forschungsh. C 89, S. 177—229.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ НАЗВАНИЙ

- А
- Abramis*, 422
Acanthaspida, 137
Acanthaspidae, 155
Acanthaspis, 157
Acanthias, 215
Acanthidium, 215
Acanthodei, 175
Acanthoderma, 469
Acanthodes, 191
Acanthodida, 189
Acanthodidae, 191
Acanthodopsis, 192
Acanthodus, 495
Acanthoessus, 191
Acanthognathus, 436
Acantholepis, 158
Acanthonemus, 452
Acanthophoria, 442
Acanthopleurus, 469
Acanthopsis, 423
Acanthopterygii, 446
Acanthorhina, 259
Acanthothoraci, 133
Acanthuroidei, 448
Acara, 457
Acentrophoridae, 380
Acentrophorus, 380
Aceraspidae, 99
Aceraspis, 99
Acerina, 450
Achirus, 468
Acidorhynchus, 372
Acipenser, 374
Acipenserida, 374
Acipenseridae, 374
Acodina, 493
Acodus, 493
Acondylacanthus, 227
Acontiodus, 493
Acrania, 19
Acrodobatis, 217
Acrodontosaurus, 398
Acrodus, 228
Acrogaster, 442
Acrognathus, 415
Acrolepididae, 349
Acrolepis, 350
Acropholis, 350
Acrorhabdus, 351
Acrotelmus, 388
Acrotomaspis, 105
Actinistia, 298
Actinobatis, 220
Actinolepididae, 137
Actinolepis, 138
Actinophorus, 338
Actinopterygii, 323
Aechmodus, 381
Aedua, 354
Aeduella, 356
Aeduellidae, 355
Aelia, 438
Aelloos, 218
Aeoliscus, 435
Aequiarchoegonaspis, 51
Aequidens, 457
Aethalion, 397
Aethaspis, 138
Aetheodontidae, 368
Aetheodontus, 368
Aetheolepis, 382
Aetheretmon, 339
Aetobaidae, 221
Aetobatis, 221
Africentrum, 443
Aganodus, 211
Agassizichthys, 157
Agassizodus, 251
Agecephalichthys, 345
Agelodus, 249
Aggeraspis, 141
Agnatha, 34
Agonidae, 465
Ainiktozoon, 17
Aipichthys, 452
Alaspis, 102
Alausa, 403
Albula, 401
Albulidae, 401
Alburnoides, 422
Alburnus, 421
Aldingeria, 341
Alepocephalidae, 404
Aletodus, 260
Alexandrinus, 220
A'iciola, 452
Alienacanthus, 160
Alisodon, 422
Alleiolepis, 382
Allocryptaspis, 60
Allolepidotus, 384
Allotriognathi, 437
Alopecias, 232
Alopias, 232
Alopiidae, 232
Alopiopsis, 224
Alosa, 403
Althaspis, 67
Amacanthus, 256
Ambalodus, 501
Amblygoniolepidus, 433
Amblypharyngodon, 422
Amblypteridae, 353
Amblypterina, 354
Amblypteroops, 354
Amblypterus, 354
Amblyurus, 381
Americaspis, 58
Amia, 387
Amiida, 380
Amiidae, 386
Amiopsis, 386
Amiuridae, 424
Amiurus, 424
Ammodytes, 460
Ammodytidae, 460
Ammodytoidei, 459
Amorphognathus, 501
Ampheristus, 465
Amphiaspidida, 75
Amphiaspididae, 75
Amphiaspis, 76
Amphicentrum, 360
Amphilaphurus, 387
Amphiperca, 447
Amphiplaga, 438
Amphistium, 456
Amphisyle, 435
Amylodon, 262
Amyzon, 419
Anabantoidei, 446
Anacanthini, 430, 433
Anacoracidae, 234
Anacoracoidea, 233
Anacorax, 234

Anaedopogon, 406
Anaethalion, 397
Ananogmius, 401
Anapterus, 417
Anarthraspis, 138
Anarthrodira, 155
Anaspida, 108
Anaspis, 113
Anatoia, 347
Ancistrodus, 188;
Ancyrodella, 501
Ancyrognathus, 501
Anenchelum, 461
Aneoscopus, 465
Aneurolepis, 345
Angaraspis, 79
Angarichthys, 153
Anglaspidae, 59
Anglaspis, 59
Anguilla, 425
Anguillavidae, 425
Anguillavoidei, 425
Anguillavus, 425
Anguillida, 425
Anguillidae, 425
Anguilloidei, 425
Angulodus, 501
Anodontacanthus, 212
Anogmius, 398, 401
Anomalichthys, 152
Anomoeodus, 388
Anoplopomidae, 465
Anoterisma, 468
Anotodus, 231
Antacanthus, 256
Antennariidae, 472
Antennarioidei, 472
Anthias, 447
Antiarchi, 161
Antiodus, 247
Antracoperca, 451
Aoria, 424
Apateodus, 412
Apateolepis, 345
Apatognathus, 500
Aphanepygus, 384
Aphanius, 438
Aphataspis, 61
Aphelognathus, 501
Aphelolepis, 382
Aphetohyoidea, 176, 181
Aphnelepis, 381
Aphredoderidae, 438
Apocopodon, 221
Apodes, 425
Apogonidae, 446
Apostasis, 448
Aprion, 224
Aprionodon, 224
Arambourgichthys, 468
Archaeacanthus, 186
Archaeobatis, 249
Archaeoides, 451
Archaeolepidodus, 382
Archaeomaene, 394
Archaeomaenidae, 394
Archaeoniscus, 354
Archaeoteuthis, 68
Archaeotylus, 307
Archaeus, 451
Archegonaspis, 57
Archencheli,

Archichthys, 297
Archodus, 43
Arctaspis, 140
Arctolepidae, 138
Arctolepidida, 137
Arctolepidoidei, 137
Arctolepis, 140
Arctosomus, 370
Arcugnathus, 495
Ardiodus, 463
Argentina, 407
Argentinidae, 407
Argyropelecus, 410
Ariaspis, 60
Ariidae, 424
Ariopsis, 425
Aristocion, 454
Arius, 424
Arnoglossus, 466
Arnoldina, 432
Arpagodus, 251
Arthrodira, 131
Ascalabos, 396
Asiatolepidodus, 382
Asiatolepis, 397
Asineops, 438
Aspidichthys, 142
Aspidodus, 245
Aspidorhynchida, 387
Aspidorhynchidae, 387
Aspidorhynchus, 387
Aspidosteidae, 75
Aspidosteus, 75
Aspiurnus, 420
Aspius, 420
Asteracanthus, 228
Asterodermidae, 218
Asterodermus, 218
Asterolepidida, 162
Asterolepididae, 163
Asterolepis, 163
Asteroplax, 163
Asteroptychius, 227
Asterosteidae, 137
Asterosteus, 137
Asthenocormus, 391
Astrabodus, 249
Astraspida, 55
Astraspidae, 55
Astraspis, 55
Astroconger, 426
Ateleaspidae, 99
Ateleaspis, 99
Atherina, 445
Atherinidae, 445
Atherstonia, 342
Athrodon, 388
Atopacanthus, 188
Atopocephala, 365
Attakeopsis, 387
Auchenaspis, 100
Auchenosteidae, 152
Auchenosteus, 152
Aulacosteus, 157
Aulodus, 229
Aulolepis, 405
Aulopidae, 413
Aulorhynchidae, 434
Aulorhynchus, 434
Aulostoma, 434
Aulostomatidae, 434
Aulostomatoidei, 434

Auluxacanthus, 259
Australopleuropholis, 394
Australosomus, 370
Auxis, 462
Avignathus, 499
Avitolabrax, 447
Axelia, 301
Axinaspis, 102

B

Bactrognathus, 495
Bagarius, 425
Bagridae, 424
Baleichthys, 393
Balistes, 469
Balistidae, 469
Balistoidei, 469
Ballerus, 422
Balognathinae, 503
Balognathus, 503
Barbus, 421
Barycnemata, 110
Batacanthus, 256
Bathycheilodus, 227
Bathylagidae, 407
Bathypteroidae, 413
Bathysoma, 461
Batrachoides, 471
Batrachoidida, 471
Batrachoididae, 471
Bdellodus, 228
Beaconia, 364
Beckius, 407
Belanacanthus, 183
Belemnobatis, 218
Belgicaspis, 67
Belichthys, 345
Belodontidae, 493
Belodus, 495
Belone, 429
Belonida, 429
Belonidae, 429
Belonorhynchidae, 371
Belonorhynchus, 371
Belonostomus, 387
Belosteus, 151
Benedenichthys, 348
Benedenius, 348
Benneviaspidae, 103
Benneviaspinae, 103
Benneviaspis, 104
Bentheskyma, 418
Berycida, 438
Berycidae, 440
Berycopsidae, 439
Berycopsis, 439
Beryx, 440
Besania, 369
Birgeria, 356
Birgeriidae, 356
Birkenia, 111
Birkeniae, 108
Birkeniida, 110
Birkeniidae, 110
Blabe, 447
Blenniidae, 458
Blennioidei, 458
Blenniomoerus, 383
Blennius, 459
Blicca, 422
Blochidae, 461

- Bobasatrania*, 361
 Bobasatraniidae, 361
 Bobasatraniiformes, 359
Bodianus, 458
Bogdanovia, 299
Bolbocara, 433
Boops, 455
 Boreaspididae, 103
Boreaspis, 104
Boreolepis, 342
Boreosomus, 343
 Bothidae, 466
Bothriaspis, 60
 Bothriolepididae, 164
Bothriolepis, 164
Bothus, 466
Box, 455
Brachidegma, 341
 Brachiopterygii, 376
Brachipteraspis, 67
Brachyacanthus, 184
 Brachydiridae, 152
Brachydirus, 152
Brachygnathus, 148
Brachyichthys, 384
Brachylebias, 438
Brachymylus, 260
Brachyosteus, 151
Brachyrhizodus, 249
 Brachythoraci, 143
 Bradyodonti, 244
 Bramidae, 446
Bramlettia, 404
Branmehla, 495
Brannerion, 400
Braunosteus, 152
Bregmacerina, 431
Bregmaceros, 432
 Bregmacerotidae, 431
Brevortia, 404
Brontichthys, 148
Brookvalia, 364
Broometta, 342
Brosme, 432
Brosmius, 433
Brotzenaspis, 65
 Brotulidae, 459
Broughia, 379
Brouweria, 400
Browneichthys, 358
Bryactinus, 260
Bryantaspis, 60, 138
Bryantodina, 501
Bryantodus, 500
Bryantolepis, 138
Buchanosteus, 145
Bucklandium, 424
Byssacanthoides, 188
Byssacanthus, 163
Bystrowia, 42
Bythiacanthus, 257
Byzenos, 249
- C**
- Calamoichthys*, 377
Calamopleurus, 400
Calignathus, 383
Calilepidus, 433
 Callichthyidae, 423
 Callionymoidei, 446
Callopristodus, 249
Callopterus, 385
- Callorhynchidae, 262
Callorhynchus, 262
Calopodus, 248
Caminchaia, 347
Campodus, 251
Camptaspis, 101
Campylodus, 188
Campyloprion, 253
Canadipterus, 310
Canningius, 293
 Canobiidae, 347
Canobius, 347
Cantioscyllium, 217
Capitodus, 422
Caproberyx, 443
 Caproidae, 444
Capros, 444
Caprovesposus, 444
 Carangidae, 451
Carangopsis, 451
Caranx, 451
Carassius, 422
Carboveas, 340
Carcharias, 223
 Carcharhini, 213
 Carcharhinida, 222
 Carcharhinidae, 223
Carcharhinus, 223
Carcharocles, 231
Carcharodon, 231
 Carcharodontidae, 231
Carcharoides, 230
Carcharopsis, 227
Cardiodella, 501
 Cardipeltida, 63
 Cardipeltidae, 63
Cardipeltis, 63
 Caristiidae, 438
Carrionellus, 438
Carsothrisops, 406
Caruichthys, 361
Caspialosa, 403
Cassandra, 415
 Cataphracti, 465
 Catervariolipidae, 380
 Catopteridae, 364
Catopterus, 307
 Catostomidae, 419
Catostomites, 419
Catostomus, 419
 Caturidae, 384
Caturus, 384
Cavusgnathus, 503
Cenchrodus, 368
Cenechoia, 347
 Centrarchidae, 446
Centrina, 215
 Centriscidae, 435
Centrodus, 294
Centrognathodus, 501
 Centrolepididae, 347
Centrolepis, 347
Centrophoroides, 215
Centrophorus, 215
 Centropomidae, 447
Centropomus, 448
Centropristes, 447
Centrosymnus, 216
 Cephalaspides, 84
 Cephalaspidida, 99
 Cephalaspidae, 100
 Cephalaspidae, 101
- Cephalaspidomorphi, 83
Cephalaspis, 101
 Cephalochordata, 19
 Cephalopteridae, 43
Cephalopterus, 43
Cephaloxenus, 368
Cephenoplosus, 391
 Cepolidae, 446
Ceramurus, 394
 Ceraspidae, 164
Ceraspis, 164
 Ceratodontida, 314
 Ceratodontidae, 315
 Ceratodontoidei, 314
Ceratodus, 315
Ceratolepis, 164
Cervicornoides, 497
Cestracion, 214, 228
 Cetorhinidae, 216
Cetorhinus, 216
Caranx, 451
Chaetodon, 456
 Chaetodontidae, 456
Chalazacanthus, 227
Chalcodus, 247
Challaia, 347
 Champsodontidae, 448
 Chanidae, 407
 Chanoidei, 406
Chanoides, 401
Chanopsis, 407
Chanos, 407
 Characinoidei, 419
Characodus, 250, 297
Charitosomus, 412
Chasmistes, 419
 Chauliodontidae, 410
Chauliodus, 410
 Cheiracanthidae, 189
Cheiracanthus, 189
Cheirodopsis, 359
Cheirodus, 308, 360
 Cheirolepididae, 336
Cheirolepis, 71, 336
Cheirostephanus, 216
Chelonichthys, 163
Chelyophorus, 158
 Chiasmodontidae, 458
Chiastodus, 251
Chilomycterus, 470
Chiloscyllium, 216
Chimaera, 262
Chimaeracanthus, 259
 Chimaeria, 262
 Chimaerida, 258
 Chimaeridae, 262
Chimaeropsis, 259
Chimaerotherca, 262
Chiraropalus, 189
 Chirocentridae, 405
Chirocentrites, 406
 Chirocentroidei, 405
Chirocentrus, 405
Chirodipterus, 308
Chirodus, 360
 Chirognathinae, 500
Chirognathus, 500
Chiromystus, 406
 Chirothrichidae, 413
Chirothrix, 413
Chitonodus, 246
Chlamydoselache, 213
 Chlamydoselachida, 213

Chlamydoselachidae, 213
 Chlamydoselachii, 213
Chlamydoselachus, 213
 Chlorophthalmidae, 413
Cholodus, 249
Chomatodus, 247
 Chondrenchelyida, 258
 Chondrenchelyidae, 258
Chondrenchelys, 258
 Chondrichthyes, 195
 Chondrostei, 371
 Chondrosteidae, 374
Chondrosteus, 374
Chondrostoma, 421
 Chordata, 15
Chromis, 457
Chrotichthys, 369
Chrysoichthys, 424
Chrysophris, 454
Cichlasoma, 457
 Cichlidae, 457
Cimolichthys, 412
Cirrigaleus, 215
Citharichthys, 467
Cladacanthus, 246
 Cladistia, 376
Cladocyclus, 406
 Cladodontida, 210
 Cladodontidae, 210
Cladodus, 210
Cladoselache, 209
 Cladoselachida, 209
 Cladoselachidae, 209
 Cladoselachii, 209
 Clariidae, 423
Clarkeosteus, 145
Clastes, 392
Clastichthys, 392
 Cleithrolepididae, 365
Cleithrolepina, 366
Cleithrolepis, 366
Clestes, 392
 Climaetidae, 183
Climatus, 183
Climaxodus, 247
 Clinidae, 458
 Clupavidae, 398
Clupea, 403
 Clupeida, 396
 Clupeidae, 401
 Clupeoidei, 398
Clupeonella, 403
Clupeopsis, 404
 Cobitidae, 423
Cobitis, 423
Coccoce phalus, 340
Coccoderma, 303
 Coccodontidae, 390
Coccodus, 390
 Coccolepididae, 357
Coccolepis, 357
Cocconiscus, 340
 Coccostei, 131
 Coccosteida, 143
 Coccosteidae, 144
 Coccosteiformes, 143
 Coccosteomorphi, 143
Cocosteus, 144
 Cochliodontidae, 244
Cochliodus, 245
Cockerellites, 457
 Coelacanthida, 298
 Coelacanthidae, 300
 Coelacanthoidei, 300
Coelacanthopsis, 299
Coelacanthus, 300
Coelodus, 388
Coelogaster, 401
 Coelolepides, 39
 Coelolepididae, 42
Coelolepis, 42
Coelorhynchus, 433
Coelosteus, 227
 Coleodontidae, 495
 Coleodontinae, 495
Coleodus, 495
 Colobodontidae, 366
Colobodus, 367
Colonodus, 297
Colpopholis, 412
Commentrya, 353
 Commentryidae, 353
Compsacanthus, 211
Conchiopsis, 299
Conchodus, 308
Conchopoma, 313
 Conchopomatidae, 313
Conger, 426
Congermuraena, 426
 Congridae, 426
Congrus, 426
 Conodonti, 485
Conodus, 384
Conolepis, 183
Copanognathus, 150
Copeichthys, 401
 Copodontidae, 250
Copodus, 250
Corax, 234
Cordylodus, 495
Coregonus, 407
Coris, 458
 Cornuboniscidae, 355
Cornuboniscus, 355
Corunegenus, 382
 Corvaspididae, 59
Corvaspis, 59
Corvina, 454
Corysodon, 217
Cosmacanthus, 185
Cosmolepis, 346
Cosmopolitodus, 231
Cosmopoma, 354
 Cosmoptychiidae, 347
Cosmoptychius, 347
 Cottidae, 465
 Cottoidei, 465
Cottopsis, 466
Cottus, 466
 Craniata, 20
Cranodus, 246
Crassidonta, 246
Crenidentex, 455
Crenilabrus, 458
Cretolamna, 232
Cretoxyrhina, 232
 Cretoxyrhinidae, 232
Cricodus, 289
Cristigerina, 451
Crommyodus, 455
Crossognathus, 404
Crossopholis, 375
 Crossopterygii, 287
Crossorhinus, 216
Cryphiolepis, 338
Cryptaspis, 60
Cryptaspidisca, 60
 Ctenacanthi, 225
 Ctenacanthida, 225
 Ctenacanthidae, 225
Ctenacanthus, 225
 Ctenaspididae, 59
Ctenaspis, 60
Ctenodentex, 455
 Ctenodipterini, 305
 Ctenodontidae, 313
 Ctenodontoidi, 313
Ctenodus, 313
Ctenognathus, 501
Ctenopetalus, 249
Ctenopharingodon, 423
Ctenopleuron, 113
Ctenopolygnathus, 503
Ctenopoma, 465
Ctenopristis, 219
Ctenoptychius, 249
Ctenothrissa, 405
 Ctenothrissidae, 405
 Ctenothrissoidi, 405
Ctenurella, 158
Culter, 423
Curtognathus, 500
 Cyathaspidida, 56
 Cyathaspididae, 57
Cyathaspis, 57
Cybiosarda, 462
Cybium, 462
Cyclobatis, 220
Cyclolepoides, 407
Cyclopoma, 448
Cycloptychius, 340
 Cyclostomi, 116
Cyclothone, 409
Cyclurus, 387
Cymatodus, 246, 249
Cymripteraspis, 67
Cynoscion, 454
Cypholepis, 163
 Cyprinida, 419
 Cyprinidae, 419
Cyprinodon, 438
 Cyprinodontida, 437
 Cyprinodontidae, 437
 Cyprinodontoidi, 437
 Cyprinoidei, 419
Cyprinus, 422
Cyrtacanthus, 257
Cyrtaspidichthys, 68
Cyrtaspis, 68
 Cyrtionodontinae, 497
Cyrtionodus, 497
Cyrtionodus, 246
Cyrtosteus, 151
Cyttoides, 444

D

Dactylodus, 248
Dactylopogon, 416
Daedalichthys, 364
Dalatius, 216
 Dalatiidae, 216
Dalpiazia, 219
Dandya, 385
Dapedium, 381
Dapedius, 381

- Dartmuthia*, 96
 Dartmuthiidae, 96
 Dartmuthiinae, 96
Dastible, 407
 Dasyatidae, 220
Dasyatis, 220
 Dasybatidae, 220
Dasybatis, 220
Dasylepis, 96
Decapterus, 451
Deirosteus, 142
Deltodopsis, 245
Deltodus, 245
Deltoptychius, 246
Denaea, 209
 Denaeidae, 209
Dendracanthus, 183
Dendrodus, 289
Dendroptychius, 297
Dentex, 455
 Dercetidae, 418
Dercetis, 418
Desmacanthus, 228
Deveonema, 143
Devononchus, 186
Devonosteus, 297
Diacranodus, 212
Diadsomaspis, 140
Diaphorognathus, 343
Diaphus, 415
Diaphyodus, 454
Diastichus, 422
Dicellogyge, 345
Dicentrodus, 227
Dichelodus, 247
Dichognathus, 501
Dickosteus, 144
Diclitodus, 245
Dicrenodus, 227
Dictea, 249
Dictyaspidella, 58
Dictyaspis, 58
Dictyolepis, 96
Dictyonosteus, 299
Dictyopleurichthys, 364
Dictyopyge, 364
 Dictyopygidae, 364
 Didymaspididae, 97
 Didymaspidinae, 97
Didymaspis, 97
Didymodus, 212
Dikenaspis, 57
Dimyleus, 250
Dinaspidella, 59
Dinaspis, 59
Dinelops, 398
 Dinichthyidae, 146
Dinichthys, 146
Dinodus, 501
Dinognathus, 150
Dinomylostoma, 150
 Dinopterygidae, 438
Diodon, 470
 Diodontidae, 470
Diphriassa, 260
 Diplacanthida, 183
 Diplacanthidae, 184
Diplacanthoides, 183
Diplacanthus, 185
Diplacodus, 246
Diplaspis, 58
Diplocercides, 299
 Diplocercididae, 299
 Diplocercidoidei, 298
Diplodella, 499
Diplododella, 499
Diplodus, 211, 455
Diplognathus, 151
Diplolepis, 391
Diplomystus, 401
Diplopterax, 293
Diplopterus, 293
 Diplorhina, 38
Diplurus, 302
 Dipnoi, 305
 Dipnorhynchidae, 306
Dipnorhynchus, 306
Dipriacanthus, 246
Dipristis, 260, 262
 Dipterida, 305
 Dipteridae, 307
 Dipteroidei, 305
Dipteronotus, 366
Dipterus, 307
 Discocephali, 468
Disichthys, 355
 Distacodontidae, 493
Distacodus, 493
Disticholepis, 384
Ditaxiodus, 384
Dittodus, 212
Dobrowlania, 134
Dolichopterus, 368
 Dolichothoraci, 137
Doliodus, 188
Doliognathus, 503
Dollopterus, 368
Dollymae, 503
Dontacanthus, 183
 Doryaspididae, 69
Doryaspis, 69
 Dorypteridae, 363
 Dorypteriformes, 359
Dorypterus, 363
Drepanacanthus, 256
 Drepanaspididae, 69
Drepanaspis, 69
Drepanodus, 493
Driverius, 404
Drydenius, 353
Ductor, 452
 Duleidae, 446
Dunkleosteus, 147
Dyptychosteus, 74
Dyreaspis, 69
- E
- Eaglesomia*, 424
Eastmanosteus, 146
 Echelidae, 426
Echelus, 427
 Echeneidida, 468
 Echeneididae, 468
Echeneis, 468
Echentaia, 347
Echidnocephalus, 428
Echinocephalus, 442
 Echinorhinae, 215
 Echinorhinoidei, 215
Echinorhinus, 215
Eclipes, 433
Ecrinesomus, 361
Ectinaspis, 103
Ectosteorhachis, 295
Eczeatolepis, 158
Edaphodon, 260
 Edaphodontidae, 259
 Edestidae, 254
 Edestina, 254
Edestodus, 255
Edestus, 255
Egertonia, 458
 Eglonaspidae, 78
Eglonaspis, 78
 Elasmobranchii, 196
Elasmodectes, 262
Elasmodus, 260
Elasmognathus, 262
Elaveria, 353
Elegantaspis, 140
Elictoognathus, 501
Ellima, 403
Ellipes, 403
Ellopetalichthys, 156
 Elonichthyidae, 351
Elonichthys, 351
 Elopidae, 398
Elopopsis, 398
Elops, 400
Elpisopholis, 345
Elsonella, 499
 Embiotidae, 446
Enchelion, 426
Enchelurus, 428
Enchelyopus, 427
 Enchodontidae, 411
 Enchodontoidei, 411
Enchodus, 411
Endactis, 384
 Endeiolepidida, 114
 Endeiolepididae, 114
Endeiolepis, 114
 Engraulidae, 404
Engraulis, 404
Enigmaticthys, 382
Enneles, 400
Ennelichthys, 400
Erneodon, 470
Enniskillen, 245
Enseosteus, 149
 Entobranchiata, 34
Eobothus, 466
 Eobuglossidae, 466
Eocilophyodus, 454
Eocoelopoma, 463
Eocottus, 464
Eoectenodus, 307
Eocyprinus, 422
Eodiaphyodus, 458
 Eodiodontidae, 470
Eoeugnathus, 385
Eolabroides, 458
Eomesodon, 388
Eomyctophum, 414
Eomyrus, 427
Eopristis, 219 †
Eoscombrus, 463
Eoscorpius, 465
Eosemionotus, 382
Eoserranus, 447
Eothynnus, 462
Eothyrsites, 461
Eotorpedo, 220
 Eotrigonodontidae, 469
Epelichthys, 404

Ehippidae, 45F
Ehippus, 455
Epiceratodus, 315
Epinephelus, 447
Epiptalichthys, 157
Equula, 453
Erikodus, 252
 Eriptychiida, 55
 Eriptychiidae, 55
Eriptychius, 55
Eriquius, 455
Erisichte, 392
Erismacanthus, 246
Erismatopterus, 438
Erismodus, 500
 Errollichthyida, 372
 Errollichthyidae, 373
Errollichthys, 373
 Erromenosteidae, 150
Erromenosteus, 150
Escuminaspis, 102
Esocelops, 400
 Esocidae, 408
 Esocoidei, 408
Esox, 408
Etmopterus, 215
Etringus, 404
Etrumeus, 404
Euacanthus, 257
 Euarthrodira, 137
Eubiodectes, 406
Eucentrurus, 258
Eucephalaspis, 101
Eucheltolepis, 384
Eucoelogaster, 401
Eucompsacanthus, 212
Eucyrtaspis, 68
Eugaleus, 224
Euglossodus, 248
 Eugnathidae, 384
Eugnathides, 391
Eugnathus, 384
Eukeraspis, 99
Eulamia, 223
Eulepidotus, 384
 Euleptaspidae, 144
Euleptaspis, 144
Eumylodus, 260
Eupalaeoniscus, 342
 Euphaneropidae, 113
Euphanerops, 113
Euplerogmus, 192
Euporosteus, 299
Euprioniodina, 499
Euptychaspis, 141
Euryarthra, 218
Euryaspidichthys, 138
Euryaspis, 138
Eurycormus, 385
Eurygnathus, 411
Eurylepidoides, 341
Eurylepis, 359
Eurynotoides, 342
Eurynothus, 348
Eurypholis, 412
Eurysonus, 360
Eusemius, 383
Eusthenodon, 295
 Eusthenopteridae, 295
Eusthenopteron, 295
Euthacanthus, 183
Euthynotus, 391

Eutomodus, 245
Eutrichiurides, 461
Euzaphleges, 460
 Euzaphlegidae, 460
Evenkia, 342
 Eventognathi, 419
Evesthes, 466
Exellia, 456
 Exocoetoidei, 429
Exocoetoides, 414
Eychlaodus, 229

F

Fadenia, 252
Fajumia, 425
Falcodus, 501
Falodus, 500
 Fierasferidae, 459
Fissodus, 249
Fistularia, 435
 Fistulariidae, 435
Fleurantia, 310
 Fleurantiidae, 310
Flindersichthys, 400
Fouldenia, 354
Fraenkelaspis, 59
Fundulus, 438
 Furidae, 384
Furo, 384

G

Gadida, 430
 Gadidae, 432
 Gadoidei, 430
Gadus, 432
Galeocerdo, 224
Galeorhinus, 224
Galeus, 223
Galkinia, 394
 Galkiniidae, 394
Gamphacanthus, 159
Gampsacanthus, 247
Ganodus, 260
Ganoessus, 404
Ganolepis, 351
Ganolodus, 297
Ganolytes, 404
Ganopristis, 219
Ganopristodus, 312
Ganorhynchus, 307
Ganosteus, 72
Gasteronemus, 452
 Gasterosteida, 433
 Gasterosteidae, 434
Gasterosteus, 434
Gastrodus, 297
Gastrosteops, 434
Geisacanthus, 257
Geitonichthys, 364
 Gempylidae, 460
Gempylus, 461
 Gemuendenaspidae, 144
Gemuendenaspis, 144
 Gemuendinida, 136
Gemuendina, 137
 Gemüdenidae, 137
Geniculatus, 501
Geomichthys, 354
Gephyrobearyx, 442
Gephyrura, 438
Gerdalepis, 163

Giffonus, 371
Gigantaspis, 68
Gigantichthys, 219
 Gigantodontidae, 380
Gilliteus, 405
Gillidia, 458
 Ginglymodi, 392
Ginglymostoma, 217
 Ginglymostomatidae, 216
 Ginglymostomatoidei, 216
 Girophaeidae, 446
Glaucolepis, 342
Globulodus, 360
Glossodus, 388
Glossoidaspis, 68
Glyphanodus, 248
Glyphisoma, 444
Glyptaspis, 143
Glyptolaemus, 293
Glyptolepis, 289
Glyptophidium, 459
Glyptopomus, 293
Glyptosteus, 164
Gnathacanthus, 257
Gnathodella, 503
Gnathodus, 503
Gnathorhiza, 316
 Gnathostomi, 117
 Gobiesocida, 471
 Gobiesocidae, 471
 Gobiidae, 464
Gobio, 421
 Gobioidi, 464
Gobius, 464
Gomphodus, 187
Gonatodus, 352
Gondolella, 501
Goniobatis, 221
Goniodus, 215
Gonistosteus, 159
 Gonorhynchidae, 412
 Gonorhynchoidei, 412
Gonosaurus, 400
 Gonostomatidae, 408
Gonostoma, 409
Goodrichia, 226
Goodrichthys, 226
Gorgonichthys, 147
Gosfordia, 315
Gothodus, 499
Goudkoffia, 407
Graphiurichthys, 302
Graphiurus, 302
Grazosteus, 143
Griphognathus, 307
 Groenlandaspidae, 143
Groenlandaspis, 143
 Grossaspidae, 164
Grossaspis, 164
Grossilepis, 164
Grossipterus, 308
Grossosteus, 160
Grumantaspis, 68
Guaymayenia, 347
Gunaspis, 79
 Gymnodontes, 470
Gymnodus, 470
 Gymnoniscidae, 355
Gymnoniscus, 355
Gymnosarda, 462
Gymnosaurichthys, 372
Gymnotrachelus, 149

Gyracanthida, 188
 Gyracanthidae, 188
Gyracanthides, 189
Gyracanthus, 189
 Gyrodontidae, 388
Gyrodus, 388
Gyrognaathus, 500
Gyrolepidotus, 338
Gyrolepis, 344
Gyronchus, 388
Gyroplacosteus, 142
Gyropleurodus, 214
Gyroptychius, 293
Gyrosteus, 374

H

Habroichthys, 368
 Hadrosteidae, 151
Hadrosteus, 151
Hajulia, 401
Hakelia, 416
Halec, 412
Halecodon, 412
 Halecopsideae, 398
 Halecostomi, 378
 Halosaurida, 427
 Halosauridae, 427
Halosaurus, 428
Halsydrus, 216
Hamodus, 289
Haplacanthus, 190
 Haplistia, 358
 Haplodoci, 471
 Haplolepidida, 358
 Haplolepididae, 359
Haplolepis, 359
 Haplomi, 408
Haplospendylus, 397
Harpacanthus, 257
Harpacodus, 249
Harpactes, 385
Harpactira, 385
Harriotta, 262
Heintzaspis, 157
Heintzichthys, 147
Helenacanthus, 185
Helicampodus, 254
Helichthys, 364
Helicoprion, 253
 Helicoprionidae, 251
Helibatis, 220
Heliodus, 308
Helmolepis, 367
Helodopsis, 246
Helodus, 245
 Hemibranchii, 433, 434
Hemicladodus, 360
Hemictenodus, 315
Hemiculter, 423
 Hemicyclaspidae, 102
 Hemicyclaspinae, 102
Hemicyclaspis, 103
Hemilopas, 368
Hemipristis, 224
Hemirhynchus, 463
Hemiteleaspis, 103
Hemithyrsites, 461
Hemitrichas, 422
Heptadiodon, 470
Heptanema, 301
Heptanchias, 214

Heteracanthus, 159
 Heterenchelyidae, 425
 Heterodontidae, 214
 Heterodontioidei, 214
Heterodontus, 214
 Heterogaspidae, 138
Heterogaspis, 140
Heterolepidotus, 384
 Heteromi, 428
Heteroptychodus, 229
 Heterostiidae, 154
Heterostius, 155
 Heterostomata, 466
 Heterostraci, 45
Heterostrophus, 382
Heterothrissops, 391
 Hexagrammidae, 465
 Hexanchida, 214
 Hexanchidae, 214
 Hexanchioidei, 214
Hibbardella, 499
 Hibbardellinae, 499
 Hibernaspida, 76
 Hibernaspidae, 76
Hibernaspis, 77
Hindeodella, 495
 Hindeodellinae, 495
Hindeodelloides, 499
Hindeodina, 495
Hippoglossoides, 496
Hipposyngnathus, 436
Hirella, 103
 Hirellidae, 102
Histiocephalus, 472
Histionotophorus, 472
Histionotus, 384
 Histiophoridae, 461
Histiotrissa, 404
 Hoelaspidae, 103
Hoelaspis, 104
Holacanthodes, 191
Holacanthus, 457
Holaspis, 58
Holcodon, 411
Holcolepis, 398
Holdenius, 147
 Holocephali, 238
 Holocentridae, 442
Holocentroides, 443
Holocentrum, 442
Holodipterus, 307
 Holodontidae, 306
Holodontus, 499
Holodus, 307
Holonema, 142
 Holonematidae, 142
 Holonematoidei, 142
Holopetalichthys, 132
Holophagus, 302
 Holoptychiidae, 288
 Holoptychioidei, 287
Holoptychius, 289
Holopygus, 299
 Holostei, 378
Holosteus, 416
 Holuridae, 354
Holuropsis, 354
Holurus, 354
Homacanthus, 185
Homalacanthus, 190
Homalaspidella, 58
Homalaspis, 58

Homalodus, 249
Homaspis, 58
Homeocoryphaenoides, 433
Homeomacurus, 433
Homeonezumia, 433
Homoeolepis, 382
Homonotus, 443
Homorhynchus, 463
 Homostiidae, 153
Homostius, 153
Homothorax, 164
Hoplopteryx, 441
Hoplostetus, 442
Huginaspis, 141
Hungkiiichthys, 393
Hussakofia, 148
Hussakofiiidae, 148
Huso, 374
Hybocladodus, 227
 Hybodonti, 228
 Hybodontida, 228
 Hybodontidae, 228
Hybodus, 229
Hybosteus, 160
Hydrolagus, 262
Hydropessum, 366
Hyllingea, 351
Hymenocephalus, 433
Hypacanthus, 452
Hypamia, 387
Hyperlophus, 404
 Hypolophidae, 221
Hypolophites, 221
Hypolophus, 221
Hypophthalmichthys, 423
Hypoprion, 224
Hypospondylus, 211
Hypotodus, 231
Hypsocormus, 391
Hypsospondylus, 400
Hypterus, 342

I

Icaturus, 424
 Ichthyodectes, 405
 Ichthyodectidae, 405
Ichthyokentema, 393
Ichthyorhynchus, 371
 Ichthyotomi, 210
Ichthyotringa, 418
 Ichthyotringidae, 418
Ichthyriapus, 261
Icriodella, 503
Icriodina, 504
 Icriodontinae, 504
Icriodus, 504
Ictinocephalus, 187
 Idiognathodontidae, 503
 Idiognathontinae, 503
Idiognathodus, 503
Idiognathoides, 503
Idrissia, 409
Ikechaoamia, 387
Ilemoraspis, 105
Imhoffius, 466
Imogaster, 439
Iniomus, 417
Ionoscopus, 387
 Ioscionidae, 446
Iquius, 404
Irrregularaspis, 58

Ischnacanthida, 187
Ischnacanthidae, 187
Ischnacanthus, 187
Ischnolepis, 365
Ischyodus, 259
Ischypterus, 381
Ischyrrhiza, 219
Ischyrocephalus, 411
Isisius, 216
Ismene, 437
Isocolum, 385
Isodus, 411
Isopholis, 384
Isospondyli, 396
Isotaenia, 260
Istieus, 401
Isurichthys, 463
Isuridae, 232
Isuroidea, 232
Isuropsis, 232
Isurus, 232

J

Jacobulus, 379
Jaekelaspidae, 138
Jaekelaspis, 140
Jaekelodontidae, 231
Jaekelotodus, 231
Jagorina, 137
Jamoytiidae, 114
Jamoytius, 114
Janassa, 249
Jarvikia, 311
Jemelkia, 465
Johnius, 454

K

Kallostrakon, 63
Kansius, 443
Karelosteus, 74
Keinpellia, 401
Keisognathus, 499
Kentuckia, 338
Kiaeraspidida, 102
Kiaeraspididae, 102
Kiaeraspinae, 102
Kiaeraspis, 102
Kiangyosteus, 152
Kladognathus, 497
Knightia, 403
Kockeella, 503
Kolymaspidida, 132
Kolymaspididae, 132
Kolymaspis, 132
Kosoraspis, 133
Krambergeria, 460
Kreyenhagenius, 455
Kujdanowiaspidae, 137
Kujdanowiaspis, 138
Kyrtogymnodon, 470

L

Labodus, 250
Labrax, 447
Labridae, 457
Labrodon, 458
Labrus, 458
Labyrinthodontosaurus, 297
Laccognathus, 289
Lactariidae, 446
Laemargus, 216

Lagarodus, 249
Lambdagnathus, 501
Lambdodus, 227
Lambeichthys, 361
Laminospondylus, 400
Lamiosstoma, 233
Lamiosomatidae, 233
Lamiosomatinae, 233
Lamna, 231
Lamnae, 229
Lamninae, 231
Lamnodus, 289
Lamparyctus, 415
Lampridida, 437
Lamprididae, 437
Lampris, 437
Lanarkia, 42
Lanarkiidae, 42
Landanichthys, 463
Larimus, 454
Lasaniida, 113
Lasaniidae, 113
Lasanius, 114
Lastroichthys, 400
Lataspis, 138
Lates, 447
Latilidae, 446
Latimeria, 303
Latimeriidae, 303
Latvius, 293
Lauaspis, 57
Laugia, 304
Laugiidae, 304
Laugioidei, 304
Lawnia, 341
Laytonia, 428
Lebias, 437, 438
Lecracanthus, 276
Lednevia, 453
Leedsia, 391
Legnonotus, 383
Leiacanthus, 229
Leioderma, 301
Leiodon, 216
Leiodus, 251
Leiognathidae, 453
Leiognathus, 453
Leiolepis, 382
Leiosteus, 150
Lekanichthys, 363
Lembicus, 404
Leobergia, 450
Lepadolepididae, 164
Lepadolepinae, 164
Lepadolepis, 164
Lepidion, 433
Lepidocottus, 464
Lepidopides, 461
Lepidopterus, 356
Lepidopus, 461
Lepidosaurus, 381
Lepidosiren, 316
Lepidosirenidae, 316
Lepidosirenoidei, 316
Lepidosteus, 392
Lepidotes, 381
Lepidotidae, 381
Lepidotus, 381
Lepisosteida, 392
Lepisosteidae, 392
Lepisosteus, 392
Lepracanthus, 227

Leptacantholepidus, 433
Leptacanthus, 259
Leptaspis, 144
Leptecodon, 412
Leptocardii, 19
Leptochirognathus, 497
Leptogenichthys, 345
Leptolepididae, 396
Leptolepidoidei, 396
Leptolepis, 396
Leptomylus, 260
Leptoscopidae, 446
Leptosomus, 415
Leptosteidae, 151
Leptosteus, 151
Leptotrachelus, 418
Lericheaspis, 67
Lestichthys, 417
Lestrodus, 255
Leuciscus, 420
Leucus, 423
Liamingia, 400
Libys, 302
Ligonodina, 499
Ligonodininae, 499
Liodesmus, 386
Liognathus, 145
Lirosceles, 466
Lisgodus, 248
Lispacanthus, 257
Lispognathus, 145
Lissoprion, 253
Lithopocilus, 438
Litoptychius, 290
Livosteus, 144
Lombardinidae, 380
Lompoquia, 454
Lonchodina, 500
Lonchodininae, 500
Lophapiscis, 61
Lophaspis, 61
Lophiida, 471
Lophiidae, 472
Lophioidei, 472
Lophiostomus, 385
Lophiurus, 386
Lophius, 472
Lophobranchii, 436
Lophodus, 246
Lophotes, 437
Lophotidae, 437
Loricariidae, 423
Loricati, 465
Loricopteraspis, 67
Lota, 432
Lotella, 431
Loxodus, 497
Loxognathus, 499
Lucioperca, 451
Luetkeichthys, 154
Luganoia, 369
Luganoiida, 369
Luganoiidae, 369
Luisichthys, 397
Lunaspis, 155
Lutianidae, 446
Lycoptera, 397
Lycoperidae, 397
Lycoperoidae, 397
Lygisma, 404
Lyopomi, 427
Lyrolepis, 400

M

Maccullochella, 447
Machaeracanthus, 188
Machaerius, 188
Machaerognathus, 147
Machairodus, 493
Macracara, 457
Macrepistius, 383
Macroaethes, 370
Macrorachium, 164
Macrodonacanthus, 247
Macrones, 424
Macronichthys, 424
Macronoides, 424
Macropetalichthyida, 155
Macropetalichthyidae, 155
Macropetalichthys, 157
Macropoma, 303
Macrorhipis, 387
Macrorrhizodus, 233
Macrosemiidae, 383
Macrosemiis, 384
Macrurida, 433
Macruridae, 433
Macrurus, 433
Maenidae, 446
Malania, 303
Malerosteus, 146
Manchurichthys, 398
Manlietta, 367
Margaritacanthus, 257
Markgrafia, 219
Marosia, 469
Marracanthus, 256
Marsipobranchii, 116
Matarchia, 463
Maurolicus, 409
Mawsonia, 303
Mecolepis, 359
Mediaspidae, 138
Mediaspis, 138
Megactenopetalus, 249
Megalichthys, 294
Megalolepis, 432
Megalopidae, 400
Megaloplax, 142
Megalops, 400
Megalopteryx, 74
Megalurites, 470
Megalurus, 386
Megapleuron, 314
Megapteriscus, 345
Megapus, 413
Megaselachus, 231
Megastoma, 396
Megistolepis, 293
Megistopus, 413
Meidichthys, 366
Melanogrammus, 433
Melanonus, 430
Meletta, 403
Melittomalepis, 95
Menaspidae, 246
Menaspis, 247
Mendocinia, 368
Mene, 452
Menidae, 452
Menneraspis, 78
Meridensia, 367
Meristodon, 229
Merluccius, 432

Mesacanthidae, 189
Mesacanthus, 189
Mesembroniscus, 344
Mesiteia, 222
Mesoclupea, 398
Mesodmodus, 251
Mesodon, 388
Mesogaster, 445
Mesogomphus, 250
Mesolepis, 348
Mesolophodus, 249
Mesonichthys, 349
Mesopoma, 339
Mestognathus, 503
Mesturus, 388
Metalonchodina, 500
Metaponichthys, 444
Metaprioniodus, 495
Metaxyacanthus, 256
Metopacanthus, 259
Micraspis, 103
Microbrachius, 164
Microcentrum, 443
Microceratodus, 316
Microchirus, 468
Microcoelia, 416
Microcoelodus, 495
Microcyprini, 437
Microdon, 388
Microlepis, 71
Microsteus, 149
Millerichthys, 163
Millerosteus, 144
Mimetaspidae, 103
Mimetaspis, 103
Mioplosus, 449
Miothunnus, 463
Mitrodus, 189
Mitsukurina, 233
Mitsukurinidae, 233
Mixocoonus, 493
Moenkopia, 301
Mola, 471
Molidae, 471
Moloidei, 470
Molybdichthys, 364
Monacanthidae, 469
Monaspidae, 138
Monaspis, 140
Monocentridae, 438
Monochirus, 468
Monocladodus, 209
Monopleurodus, 188
Monopteros, 401
Monorhina, 83
Moridae, 430
Morhua, 432
Morone, 447
Morrhua, 432
Motella, 431
Moythomasia, 337
Moythomasina, 226
Mrazecia, 409
Mugil, 445
Mugilida, 445
Mugilidae, 445
Mugiloides, 445
Muraena, 425
Muraenesocidae, 425
Muraenidae, 425
Muraenolepoidei, 430
Murmur, 141

Mustelus, 223
Myctophidae, 414
Myctophum, 415
Myersiscus, 458
Mylacanthus, 301
Mylacodus, 250
Mylax, 250
Myliobatidae, 221
Myliobatis, 221
Myliobatoidea, 220
Myloocyprinus, 423
Mylognathus, 260
Mylomyridae, 425
Mylopharingodon, 423
Mylopteraspis, 67
Mylostoma, 150
Mylostomatidae, 150
Myriacanthidae, 258
Myriacanthus, 259
Myriolepis, 345
Myripristis, 443

N

Namaichthys, 340
Narcobatis, 219
Neavichthys, 370
Nebrius, 217
Nectaspidida, 105
Nectaspidiidae, 105
Nectaspis, 105
Nemacanthus, 228
Nemachilus, 423
Nematognathi, 423
Nematonotus, 416
Nematoptychius, 349
Nemichthyidae, 427
Nemichthyoidei, 427
Nemichthys, 427
Nemopteryx, 432
Neoceratodus, 315
Neocybium, 463
Neohalecopsis, 404
Neoprionodontinae, 497
Neoprioniodus, 497
Neorhombolepis, 385
Nephrotus, 368
Nesides, 299
Nessariostoma, 135
Nettastoma, 426
Nettastomatidae, 426
Nielsenia, 314
Nigerium, 424
Nodocosta, 186
Nodognathus, 501
Nostolepis, 183
Notacanthida, 428
Notacanthidae, 428
Notaeus, 387
Notagogus, 383
Notelops, 398
Nothognathella, 503
Notidanus, 214
Notlendia, 407
Notogoneus, 412
Notopetalichthys, 156

O

Obruchevia, 75
Ochlodus, 212
Ocystias, 463
Odontacanthus, 163

Odontaspidida, 230
 Odontaspidae, 230
 Odontaspinae, 230
 Odontaspidoidea, 230
Odontaspis, 230
Odontogadus, 433
Odontotodus, 95
Oervigia, 310
 Oeselaspidae, 96
 Oeselaspinae, 96
Oeselaspis, 97
Oestophorus, 144
Ohioaspis, 137
Ohiodorulites, 157
Ohuus, 409
Oistodus, 493
 Olbiaspidida, 78
 Olbiaspididae, 78
Olbiaspis, 78
Oligobalistes, 469
 Oligobranchiata, 95, 99
 Oligocnemata, 113
Oligodiodon, 470
Oligodus, 501
 Oligopleuridae, 395
Oligopleurus, 395
Oligoplites, 452
Omalopleurus, 381
Omosoma, 439
Omphalodus, 368
Onchopristis, 219
Onchosaurus, 219
Onchus, 187
Oncobatis, 220
Oncolepis, 459
Oniscolepis, 55, 57
Onobrosmius, 430
Onychodus, 288
Operchallosteus, 142
 Ophichthyidae, 425
 Ophidiidae, 459
 Ophidioidae, 459
Ophidion, 459
Ophidium, 459
Ophiopsis, 383
Opisthonema, 404
Opisthomyzon, 468
Opisthopteryx, 416
Opsigonus, 387
Oracanthus, 246
Orcynus, 461
 Orectolobidae, 216
Orectolobus, 216
 Orodontidae, 251
Orodus, 251
Orthacanthus, 211
 Orthacodontida, 229
 Orthacodontidae, 229
Orthacodus, 229
Orthagoriscus, 471
Orthaspis, 61
 Orthobranchiata, 102
Orthocormus, 391
 Orthodonti, 209
Orthognathus, 297
Orthybodus, 229
Orvikuina, 337
 Osmeridae, 407
Osmeroides, 398
Osmerus, 409
Osorioichthys, 338
Ospia, 379

Ospiida, 379
 Ospiidae, 379
 Ostariophysi, 419
Ostariostoma, 404
 Osteichthyes, 267
 Osteodonti, 225
 Osteolepididae, 291
 Osteolepidoidei, 291
Osteolepis, 292
Osteopleurus, 302
Osteorachis, 385
 Osteostraci, 84
Ostinaspis, 246
 Ostraciidae, 470
 Ostracioidei, 470
Ostracion, 470
 Ostracodermi, 85
 Otodontidae, 231
Otodus, 231
Otomitla, 385
Otonosteus, 149
Oulodus, 500
Overtonaspis, 138
Oxygnathus, 346
Oxygoniolepidus, 433
Oxynotus, 215
 Oxyosteidae, 152
Oxyosteus, 152
Oxypteriscus, 338
Oxyrhina, 232
Oxytomodus, 246
Ozarkodina, 500

P

Pachycormida, 390
 Pachycormidae, 391
Pachycormus, 391
Pachylebias, 438
Pachylepis, 42
Pachymylus, 260
 Pachyosteida, 146
 Pachyosteidae, 148
 Pachyosteomorphi, 146
Pachyosteus, 149
Pachyrhizodus, 398
Pachysomia, 497
Pachytrissops, 406
Pagellus, 455
Pagrus, 455
 Palaeacanthaspidida, 133
 Palaeacanthaspidae, 133
Palaeacanthaspis, 133
Palaeaspis, 58
Palaedaphus, 308
Palaeobalistum, 390
Palaeobates, 212
Palaeobergia, 338
Palaeobrosmius, 432
Palaeocarcharodon, 231
Palaeocentrotus, 444
Palaeochromis, 457
Palaeocorax, 234
 Palaeodontidae, 43
Palaeodus, 43
 Palaeoesocidae, 408
Palaeoesox, 408
Palaeogadus, 432
Palaeohypotodus, 231
Palaeolycus, 412
Palaeomolva, 432
Palaeomylus, 158
Palaeomyzon, 342
 Palaeonisci, 336
 Palaeoniscida, 336
 Palaeoniscidae, 338
Palaeoniscinotus, 346
Palaeoniscum, 342
Palaeoniscus, 342
Palaeophichthys, 314
Palaeopsephurus, 375
 Palaeorhynchidae, 463
Palaeorhynchus, 463
Palaeoscomber, 452
Palaeoscyllium, 223
 Palaeospinacidae, 222
Palaeospinax, 222
 Palaeospondylida, 173
 Palaeospondylidae, 173
Palaeospondylus, 173
Palaeoteuthis, 68
Palaeotrissum, 342
Palaeotroctes, 405
Paleobathygadus, 433
Paleoclupea, 404
Palimphemus, 416
Palimphyes, 460
Palmatodella, 500
Palmatolepis, 501
Paltodus, 493
Pamphractus, 164
Panderichthys, 293
Panderodella, 503
Pandorinellina, 501
Panteleion, 382
Pappichthys, 387
Parabatrachus, 294
Paraberyx, 443
Paracalamus, 455
 Paracentrophoridae, 380
Paraceratodus, 315
Parachanos, 407
Parachirognathus, 500
Paraclupea, 404
Paracordylodus, 497
Paracymatodus, 249
Paradipterus, 307
Paraeurynotus, 341
Parafundulus, 438
Parahaplolepis, 359
Parahelicampodus, 254
Parahelicoprion, 252
Parahybodus, 229
Paraisurus, 232
Paralatax, 456
Paralates, 450
Paralbulia, 401
Paraleiosteus, 150
 Paralepididae, 416
Paralepidosteus, 392
Paralepidotus, 382
Paralepis, 417
Paralichthys, 466
Paramblypterus, 354
Paramesolepis, 348
Paramiatus, 387
Paramorone, 447
Paramylostoma, 149
Paranguilla, 427
 Paraorthacodidae, 229
Paraorthacodus, 230
Parapalaeobates, 221
Paraperca, 447
Paraplatax, 456
 Paraplesiobatidae, 135

Paraplesiobatis, 135
Parapleuropholis, 394
Parapteraspis, 67
Parptyctodus, 157
Parascopelus, 417
Parasemionotidae, 379
Parasemionotus, 379
Parasilurus, 424
Parastenodus, 407
Paratichtys, 433
Paravinciguerrria, 409
Parequula, 451
Parexus, 184
Parodontaspis, 230
Pasambaya, 347
Passalodon, 260
Pateroperca, 449
Pattenaspididae, 100
Pattenaspis, 102
Pavlovichthys, 416
Pediculati, 471
Pelargorhynchus, 418
Pelecopterus, 392
Pelecyporus, 145
Peleichthys, 341
Pelekysgnathus, 500
Peltodus, 249
Peltopleurus, 368
Pelurgaspis, 78
Pentagonolepis, 159
Pentlandia, 307
Penygaspis, 68
Peplorhina, 313
Perca, 450
Percalates, 447
Percarina, 450
Percesoces, 445
Percichtys, 447
Percida, 446
Percidae, 449
Percoidae, 446
Percopsida, 438
Periplectrodus, 189
Peripristis, 249
Perissognathus, 147
Perleidida, 363
Perleididae, 366
Perleidus, 367
Persistedion, 465
Petalichthyida, 155
Petalodontidae, 247
Petalodopsis, 249, 314
Petalodus, 248
Petalopteryx, 384
Petalorhynchus, 248
Petrodus, 246
Petromyzon, 116
Phacodus, 388
Phalacropholis, 412
Phaneropleuridae, 309
Phaneropleuroidei, 309
Phaneropleuron, 309
Phanerorhynchida, 363
Phanerorhynchidae, 363
Phanerorhynchus, 363
Phanerotheon, 340
Pharmacichthys, 456
Pharyngolepididae, 112
Pharyngolepis, 112
Phasganodus, 411
Phialaspis, 61
Phlebolepidida, 43
Phlebolepididae, 43
Phlebolepis, 43
Phlyctaenacanthus, 158
Phlyctaenaspidae, 138
Phlyctaenaspis, 140
Phlyctaenichthys, 364
Phlyctaenius, 140
Phoderaacanthus, 246
Phoebammon, 164
Phoebodus, 227
Pholidophorida, 392
Pholidophoridae, 392
Pholidophoriston, 393
Pholidophoroides, 393
Pholidophorus, 392
Pholidopleurida, 369
Pholidopleuridae, 370
Pholidopleurus, 370
Pholidosteidae, 146
Pholidosteus, 146
Pholidurus, 375
Phosphichthys, 447
Photichthys, 409
Phragmodus, 497
Phycis, 433
Phyllodus, 458
Phyllolepidida, 159
Phyllolepididae, 159
Phyllolepis, 159
Physichthys, 157
Physiculus, 431
Physodon, 223
Physonemus, 256
Pimelodus, 424
Pinacodus, 250
Pinacognathus, 501
Pinnacanthus, 185
Pirskeniidae, 464
Pisces, 117
Pisodus, 401
Piveteauia, 301
Placodermi, 118
Placopleurus, 368
Placosteus, 74
Placothorax, 164
Platacanthus, 447
Plataspis, 138
Platax, 455
Platessa, 467
Platinx, 405
Platyacanthus, 246
Platycephalichthys, 295
Platycephalidae, 465
Platycoormus, 439
Platygnathus, 289
Platylaemus, 458
Platylates, 448
Platylepis, 441
Platyosteus, 152
Platyrhina, 218
Platyrhinidae, 218
Platyrhinosteus, 149
Platysiagidae, 368
Platysiagum, 368
Platysomida, 359
Platysomidae, 359
Platysomidei, 359
Platysomus, 360
Platyxystrodus, 245
Plectodina, 499
Plectognathi, 469
Plectospathodus, 501
Plectrites, 455
Plectrodus, 188
Plectrolepis, 348
Plegmolepis, 350
Pleiopterus, 292
Plesiodus, 381
Plesiolepidotus, 384
Plesiopteraspis, 65
Pleuraacanthus, 212
Pleurodus, 245
Pleurogomphus, 250
Pleurolepis, 382
Pleuronectes, 467
Pleuronectida, 466
Pleuronectidae, 467
Pleuronectoidei, 466
Pleuronichthys, 467
Pleuropholidae, 393
Pleuropholis, 393
Pleuroplax, 245
Pleuropterygii, 209
Plicodus, 217
Pliosilurus, 424
Pliotrema, 217
Plourdosteus, 145
Pneumatophorus, 462
Pneumatosteus, 392
Pnigeacanthus, 246
Podocys, 451
Podolaspis, 65
Podopteryx, 432
Poecilodus, 245
Pogonias, 454
Polyacrodonti, 212
Polyacrodontida, 212
Polyacrodontidae, 212
Polyacrodus, 212
Polyaspidae, 155
Polygnathellus, 500
Polygnathidae, 501
Polygnathoides, 503
Polygnathus, 501
Polygyrodus, 388
Polyipnoides, 410
Polyipnus, 410
Polylophodonta, 503
Polymixiidae, 438
Polyodontidae, 374
Polyphractus, 307
Polyplocodus, 293
Polypteri, 376
Polypterida, 377
Polypteridae, 377
Polypterus, 377
Polyrhizodus, 248
Pomacanthus, 456
Pomacentridae, 448
Pomadasyidae, 453
Pomatomidae, 446
Pomolodus, 403
Poracanthodes, 188
Poraspidae, 58
Poraspis, 58
Porolepididae, 288
Porolepis, 288
Portheus, 406
Praescomberesox, 430
Pravognathus, 495
Priacanthidae, 448
Priacanthus, 448
Priodontaspis, 230
Prionace, 224

Prioniodina, 500
 Prioniodinidae, 500
 Prioniodontidae, 500
 Prioniodontinae, 500
Prioniodus, 500
Prionodon, 223
Prionolepis, 412
Prionopleurus, 382
Priscacara, 457
Pristi cladodus, 227
 Pristidae, 218
Pristigenys, 448
 Pristioidea, 218
 Pristiophoridae, 217
 Pristiophoroidei, 217
Pristiophorus, 217
Pristis, 219
Pristisomus, 367
Pristiurus, 223
Pristodus, 249
Proantigonia, 444
Proargentina, 407
Proballostomus, 438
Probothygradus, 433
 Procephalaspidae, 100
 Procephalaspidae, 100
Procephalaspis, 100
Proceratodus, 314
Prochanos, 407
Procheirichthys, 367
Progadus, 433
Prognathodus, 259
Progymnodon, 470
Progyrolepis, 341
Prohalecites, 393
Prolates, 447
Prolebias, 437
Prolepidodus, 381
Promacurus, 433
Promecosomina, 380
 Promecosominae, 379
Promerluccius, 433
Pronotacanthus, 428
Properca, 447
Propercarina, 449
Proportheus, 406
Propristis, 219
Propterus, 384
Prosagenodus, 314
Prosauropsis, 391
Prosphymaspis, 140
Prosphyraena, 445
Protacanthodes, 192
Protacrodus, 210
Protamia, 387
Protanthias, 447
Protaspis, 68
Protaulopsis, 434
 Protelopidae, 398
Proteurynotus, 348
Protitanichthys, 145
Protobalistum, 469
Protobrotula, 459
Protocatostomus, 412
Protodus, 184
Protolophotus, 437
Protopirata, 255
Protopristiophorus, 217
Protopsetta, 468
Protopteraspis, 64
 Protopteridae, 316
Protopterus, 316

Protosphyraena, 392
 Protosphyraenidae, 391
 Protospondyli, 378
Protostomias, 410
 Protostomiatae, 410
 Protosyngnathidae, 434
Protothymallus, 407
Protriacanthus, 469
Psaliodus, 260
 Psammodontidae, 249
Psammodus, 249
 Psammolepididae, 73
Psammolepis, 73
Psammoperca, 448
 Psammosteida, 69
 Psammosteidae, 73
Psammosteus, 74
Psephaspis, 71
Psephodus, 245
 Psettidae, 446
 Psettoidei, 466
Pseudacanthodes, 192
Pseudamia, 387
 Pseudoberyidae, 398
Pseudochilsa, 404
Pseudocorax, 234
 Pseudodontichthyidae, 255
Pseudodontichthys, 255
Pseudoegertonia, 458
Pseudoeleginus, 409
Pseudoetringus, 404
Pseudoisurus, 230
Pseudolates, 447
Pseudolota, 432
Pseudopetalichthys, 135
Pseudopolygnathus, 501
Pseudopteraspis, 67
Pseudorasbora, 423
Pseudosphaerodon, 458
Pseudosyngnathus, 436
Pseudotetrapturus, 463
Pseudothrissops, 391
Pseudoumbriina, 453
Pseudovomer, 458
Psilichthys, 357
Psittacodon, 260
 Pteraspida, 64
 Pteraspidae, 64
 Pteraspides, 45
 Pteraspidomorphi, 38
Pteraspis, 67
 Pterichthyes, 161
 Pterichthyidae, 162
Pterichthyodes, 163
 Pterichthyodidae, 162
Pterichthys, 163
Pternodus, 212, 227
Pterolepis, 112
Pteronisculus, 342
Pteroniscus, 346
 Pterothrissidae, 401
Pterothrissus, 401
Pterygocephalus, 459
 Pterygolepididae, 112
Pterygolepis, 112
Ptiloconus, 495
Ptomaspis, 57
Ptychacanthus, 226
Ptychaspis, 141
 Ptychodontidae, 229
Ptychodus, 229
 Ptycholepididae, 357

Ptycholepis, 357
 Ptyctodontida, 157
 Ptyctodontidae, 157
Ptyctodus, 157
Ptyonodus, 314
Pungitius, 434
Putoranaspis, 60
Pycnaspis, 55
 Pycnodontida, 388
 Pycnodontidae, 390
Pycnodus, 390
Pycnomicrodon, 390
 Pycnosteidae, 69
Pycnosterinx, 439
Pycnosteroideis, 439
Pycnosteus, 72
 Pygopteridae, 348
Pygopterus, 349
Pyknolepidus, 433
Pyritocephalus, 359

Q

Quisque, 404

R

Radamas, 234
Radotina, 132
 Radotinida, 132
 Radotinidae, 132
Raja, 220
 Rajidae, 220
 Rajoidea, 220
 Rajoidei, 217
 Ramphosoidei, 448
Raniceps, 432
Rankinia, 433
 Redfieldiidae, 364
Redfieldius, 365
 Remigolepida, 166
 Remigolepididae, 166
Remigolepis, 166
Reticulolepis, 350
Rhabdiodus, 183
Rhabdoderma, 299
 Rhabdodermatidae, 299
 Rhabdolepididae, 353
Rhabdolepis, 353, 398
Rhachiosteus, 145
Rhacolepis, 398
Rhadinacanthus, 185
Rhadinichthys, 338
Rhadinoniscus, 339
Rhamnubia, 451
Rhamphodontus, 157
Rhamphodopsis, 157
Rhamphodus, 246, 157
Rhamphognathus, 445
Rharbichthys, 412
 Rhenanida, 131
Rhenonema, 142
Rhina, 218
Rhineastes, 424
Rhinellus, 418
 Rhinobatidae, 218
 Rhinobatoidea, 218
Rhinobatus, 218
Rhinochimaera, 262
 Rhinochimaeridae, 262
Rhinocryptis, 316
Rhinodipterus, 308
Rhinognathus, 233

Rhinoptera, 221
Rhinopteraspis, 68
Rhinosteus, 149
Rhipidistia, 287
Rhipidognathus, 500
Rhizodontidae, 297
Rhizodopsis, 297
Rhizodus, 297
Rhodeus, 422
Rhomboderma, 248
Rhombodus, 221
Rhomboptychius, 294
Rhombus, 466
Rhymodus, 250
Rhynchobatus, 218
Rhynchodercetis, 419
Rhynchodipteridae, 311
Rhynchodipterus, 311
Rhynchodontus, 157
Rhynchodus, 157
Rhynchognathus, 157
Rhyncholepididae, 111
Rhyncholepis, 111
Rhynchoncodes, 384
Rhynchorhinus, 427
Rhythmias, 455
Rhytidaspis, 189
Ringinia, 157
Rinodus, 157
Rita, 424
Rothwellia, 442
Rotsiküllaspis, 96
Roundya, 499
Rutilus, 420

S

Saaremaaspis, 96
Saareolepis, 113
Sagenodus, 314
Sahelinia, 404
Sakamenichthys, 364
Salmo, 407
Salmodium, 407
Salmonidae, 407
Salmonoidei, 407
Salmoperca, 438
Sandalodus, 245
Sanidaspis, 79
Sarcoprion, 252
Sarcopterygii, 268
Sarda, 462
Sardinella, 403
Sardinioides, 413
Sardinius, 415
Sarginites, 396
Sargodon, 381
Sargus, 455
Sarmata, 463
Sarmatella, 404
Sassenia, 301
Saurichthyida, 371
Saurichthyidae, 371
Saurichthys, 371
Sauripterus, 297
Sauropsis, 391
Saurorhampus, 412
Saurorhynchus, 371, 372
Saurostomus, 391
Scaliognathus, 503
Scandodus, 493
Scanilepis, 345

Scapanorhynchidae, 233
Scapanorhynchoidea, 233
Scapanorhynchus, 233
Scaphaspis, 67
Scardinius, 420
Scaridae, 446
Scatophagidae, 446
Scaumenacia, 310
Scaumenaciidae, 310
Sceletophorus, 355
Schilbeidae, 423
Schizorhiza, 219
Schizosteus, 71
Schizurichthys, 364
Sciaena, 453
Sciaenidae, 453
Sciaenurus, 454
Scleracanthus, 301
Sclerodermi, 469
Sclerodontidae, 98
Sclerodus, 99
Sclerolepis, 289
Scleroparei, 465
Sclerorhynchus, 219
Scolenaspis, 101
Scoliodon, 224
Scoliorhiza, 251
Scolopodus, 493
Scomber, 462
Scomberesocidae, 430
Scomberesocoides, 429
Scomberesox, 430
Scomberessus, 430
Scomberomorus, 462
Scombramphodon, 463
Scombridae, 461
Scombrinus, 462
Scombroclupea, 403
Scombroidei, 461
Scombrosarda, 462
Scopelida, 413
Scopeloides, 409
Scopelus, 415
Scorpaena, 465
Scorpaenidae, 465
Scorpaenoides, 465
Scorpaenopterus, 465
Scrobodus, 381
Scutula, 500
Scylliorhinidae, 222
Scylliorhinus, 223
Scylliodus, 223
Scyllium, 223
Scymnus, 216
Scyphiodus, 503
Sebastodes, 465
Securiaspis, 103
Sedenhorstia, 416
Sedowichthys, 154
Selache, 216
Selenosteidae, 148
Selenosteus, 149
Semionotidae, 381
Semionotus, 381
Semiophorus, 456
Sentacanthus, 160
Seretaspis, 59
Seriola, 451
Serpe, 415
Serranidae, 446
Serranus, 446
Serratodus, 249

Serrolepis, 381
Siberiaspis, 78
Sicarius, 248
Siganoides, 446
Sigmodus, 297
Sigmopharingodon, 423
Signeuxellidae, 380
Sillaginidae, 446
Siluridae, 423
Siluroidei, 423
Silurus, 423
Simblaspis, 138
Simopteraspis, 64
Sinamia, 386
Sinamiidae, 386
Siniperca, 447
Sinolepididae, 165
Sinolepis, 165
Sinosemionotus, 382
Siphonodella, 501
Siphonodus, 289
Siphonognathus, 501
Sisoridae, 423
Smerdis, 447
Socnopaea, 425
Soederberghia, 312
Solea, 468
Soleidae, 468
Salenodon, 411
Solenodus, 250
Solenognathus, 412
Solenostomidae, 436
Somniosus, 216
Soricidens, 423
Spaniodon, 399
Spaniolepis, 385
Sparidae, 454
Sparnodus, 454
Sparosoma, 451
Sparus, 454
Spathiurus, 387
Spathobatis, 218
Spathodactylus, 406
Spathodus, 501
Spathognathodontinae, 501
Spathognathodus, 501
Spermatodus, 300
Sphaerodus, 381
Sphaerolepis, 355
Sphenacanthus, 225
Sphenocephalus, 44⁹
Sphenodus, 229
Sphenolepis, 412
Sphenophorus, 144
Sphyraena, 446
Sphyraenidae, 445
Sphyraenodus, 463
Sphyraenoidei, 445
Sphyrna, 224
Sphyrnidae, 224
Spinacanthus, 469
Spinacanthus, 258
Spinax, 215
Spinogadus, 432
Spratelloides, 404
Sprattus, 403
Squalidae, 215
Squaloidei, 215
Squaloraja, 258
Squalorajidae, 258
Squalus, 215
Squatina, 217

Squatinida, 214
 Squatinidae, 217
 Squatinoidei, 217
Squatirhina, 217
Staurognathus, 503
Steganodictyum, 68
Stegoselachii, 135
 Stegotrachelidae, 336
Stegotrachelus, 337
Steinaspis, 58
Steinbergia, 404
Stemmatodus, 212, 388
Stenacanthus, 164
Stenognathus, 147
Stenopterus, 245
Stenosteus, 149
Stensioella, 135
 Stensioellida, 135
 Stensioellidae, 135
Stensionotus, 379
Stensiopelta, 103
Stereoconus, 493
Stereodus, 463
Stereolepida, 338
Stereolepis, 338
 Sternophthychidae, 409
Sternoptyx, 410
Stethacanthus, 257
Stichacanthus, 247
 Stichaeidae, 458
Stichopterus, 374
Stigmolepis, 95
Stoasodon, 221
Stolephorus, 404
 Stomiidae, 408
 Stomiatoidei, 408
Strachanognathus, 495
Stratodus, 419
Streblodus, 245
Strepheoschema, 340
Strepsodus, 297
Streptognathus, 503
Striacanthus, 186
Striatolamia, 230
Strigilina, 249
Strinsia, 431
Strobilodus, 384
Stromateus, 360
 Stromatoidei, 446
Strongylosteus, 374
Strophodus, 228
Strosipherus, 55
Stuertzeaspis, 138
Stylodus, 458
Stylorhynchus, 371
Styracopterus, 354
Subbryantodus, 500
 Subholostei, 334
Subprioniodus, 497
Suchumia, 404
Sudis, 417
Sungarichthys, 398
Svalbardaspis, 140
 Syllaemidae, 398
 Symmoriidae, 210
Symmorium, 210
 Synanceiidae, 465
Synauchenia, 153
 Synauchenidae, 152
Synechodus, 222
Synenthognathi, 429
 Syngnathida, 434

Syngnathidae, 436
 Syngnathoidei, 436
Syngnathus, 436
 Synodidae, 416
Synodontaspis, 230
 Synodontidae, 423
Synodus, 416
Synosteus, 153
Synprioniodina, 499
Synthetodus, 308
Syntomodus, 252

T

Tachynectes, 416
Taemasosteus, 145
Taeniodus, 245
Taeniolepis, 165
Taeniura, 220
Tafilalichthys, 150
 Tamiobatidae, 210
Tamiobatis, 210
Tanaeodus, 247
 Tannuaspidae, 98
Tannuaspis, 98
Taphrognathodus, 503
 Tarrasiida, 358
 Tarrasiidae, 358
Tarrasius, 358
Tartuosteus, 71
Taunaspis, 140
Taurinichthys, 458
Tegaspis, 103
 Tegeolepididae, 337
Tegeolepis, 338
Teleopterina, 359
 Teleopterinae, 359
 Teleostei, 396
Telepholis, 414
Teratichthys, 452
 Tesseraspidae, 56
Tesseraspis, 56
Tetragonolepis, 382
 Tetraponidae, 446
Tetraprioniodus, 499
Tetrodon, 470
 Tetrodontida, 469
 Tetrodontidae, 470
 Tetrodontoidei, 470
Tharrias, 397
Tharsis, 396
Thaumatacanthus, 257
Thaumatolepis, 297
 Thaumaturidae, 407
 Thelodonti, 39
 Thelodontida, 41
 Thelodontidae, 42
Thelodus, 42
Thelolepis, 42
Thelolepoides, 42
Thlattodus, 384
Tholonotus, 341
Thomasinotus, 379
Thoracodus, 249
 Thoracostei, 433
Thoralodus, 245
Thrinacodus, 212
Thrissonotus, 346
Thrissopter, 400
Thrissopterus, 406
Thrissopteroides, 400
Thrissopterus, 405

Thunnus, 461
Thursius, 293
Thyellina, 223
Thyestes, 100
 Thyestidae, 100
 Thyestinae, 100
Thymallus, 407
Thynnichthys, 423
Thynnus, 461
Thyrsites, 461
Thyrsitocephalus, 461
Thyrsoeles, 460
Tiaraspis, 141
Tibetodus, 390
 Timanaspidae, 97
Timanaspis, 97
Timanosteus, 147
Tinca, 420
 Titanichthyidae, 148
Titanichthys, 148, 219
Tityosteus, 153
Tollichthys, 154
 Tolypaspidae, 56
Tolypaspis, 57
 Tolypelepididae, 56
Tolypelepis, 57
Tomaiosteus, 145
Tomodus, 246
 Tomognathidae, 411
Tomognathus, 411
Tompoichthys, 361
 Torpedinidae, 219
 Torpedinoidea, 219
Torpedo, 219
Tortoniiodus, 501
Toxoprion, 253
 Toxotidae, 446
Trachelacanthus, 342
Trachichthodes, 442
 Trachichthyidae, 442
Trachichthyoides, 443
Trachichthys, 442
 Trachinidae, 446
Trachinotus, 452
 Trachosteidae, 148
Trachosteus, 150
Trachurus, 451
Trachylepis, 97
Trachyrhynchus, 433
 Traquairaspida, 61
 Traquairaspidae, 61
Traquairaspis, 61
Traquairia, 192
Traquairichthys, 192
 Tremataspidae, 95
 Tremataspida, 95
 Tremataspidae, 95
 Tremataspidae, 95
Tremataspis, 95
Trematina, 408
 Trematosteidae, 151
Trematosteus, 151
Trewaxasia, 390
 Triacanthidae, 469
 Triakidae, 223
Triakis, 223
Trichiurichthys, 433
 Trichiuridae, 461
Trichiurides, 461
 Trichiuroidei, 460
Trichiurus, 461
Trichognathus, 500

Trichonodella, 500
Trichophanes, 438
Trigla, 465
 Triglidae, 465
Triglochis, 230
Trigonodus, 223, 245
Trigonorhina, 218
 Triodontidae, 469
Triodus, 212
Trionyx, 153
Tripelta, 368
Triplopterus, 292
Tripodellus, 497
Tripterus, 292
Tripterygion, 459
 Trissolepididae, 355
Trissolepis, 355
Tristichopterus, 295
 Tristychiida, 226
 Tristychiidae, 226
Tristychius, 226
Tropidosteus, 143
Trossulus, 417
Trucherognathus, 495
Trygon, 220
 Trygonidae, 220
 Tselfatoidei, 429
 Tungusichthyidae, 380
Tungusichthys, 380
 Tunicata, 17
Turahbuglossus, 468
Turinia, 43
 Turiniida, 43
 Turiniidae, 43
Turseodus, 345
Tuvaspis, 100
Tydeus, 417

U

Uarbyichthys, 384
Ulrichodina, 493
Umbrina, 454
Undina, 302
Uraeus, 384
 Uranoscopidae, 446
 Urenchelyidae, 425
Urenchelys, 425

Urochordata, 17
Urocles, 386
Uroconger, 426
Urolepis, 345
 Uronemidae, 312
 Uronemoidei, 312
Uronemus, 312
Urosphen, 435
Urosthenes, 358
 Urostenidae, 358

V

Varicorhinus, 421
Vaticinodus, 245
Venustodus, 246
Vernonaspis, 57
 Vertebrata, 20
Vidalamia, 397
Vidalia, 397
Vinciguerra, 409
Vinctifer, 388
Volcichthys, 412
Vomer, 452
Vorator, 467

W

Walterosteus, 149
Wardichthys, 348
Watsonia, 379
Watsonichthys, 347
Watsonosteus, 145
Watsonulus, 379
 Weigeltaspidae, 63
Weigeltaspis, 63
Westergaardodina, 504
 Westergaardodinidae, 504
Westollia, 356
Wheathillaspis, 141
Whiteia, 300
Whiteichthys, 340
Wijdeaspis, 156
 Williamsaspidae, 141
 Williamsaspidoidei, 141
Williamsaspis, 141
Wimania, 301
Wisslerius, 404

Witaaspis, 99
Wodnika, 228
Woodthorpea, 382
Woodwardichthys, 457
Woodwardosteus, 145

X

Xenacanthi, 210
 Xenacanthida, 211
 Xenacanthidae, 211
Xenacanthus, 211
Xenestes, 356
Xenocypris, 423
Xenopholis, 390
 Xenopterygii, 471
 Xiphiidae, 461
 Xiphiorhynchidae, 461
Xiphodolamia, 233
 Xiphodolamiinae, 233
Xiphopterus, 463
Xiphotrygon, 220
Xyne, 404
Xystracanthus, 256
Xystrodus, 245

X

Yoglinia, 74
Yukonaspis, 63

Z

Zalarges, 409
Zaphlegelus, 460
Zaphleges, 460
 Zaproridae, 458
Zascinaspis, 65
 Zeida, 443
 Zeidae, 444
 Zenaspididae, 100
Zenaspis, 101
Zenopsis, 444
Zeuchthiscus, 369
Zeus, 444
Zygaena, 224
Zygobatis, 221
Zygnathus, 499

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Справочник для палеонтологов и геологов СССР

Бесчелостные и рыбы

*

*Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом
Академии наук СССР*

*

Редактор *Э. И. Воробьева*
Редактор Издательства *Е. В. Тихомирова*
Технические редакторы *Е. В. Макуни* и *В. Г. Лаут*

Сдано в набор 3/VI 1964 г. Подписано к печати 23/IX 1964 г.
Формат 84×108^{1/16}. Печ. л. 32,75+45 вкл. (6,63 печ. л.) Усл. печ. л. 62,78.
Уч.-изд. л. 58,9 (53,9+5,0 вкл.) Тираж 2800. Т-12264. Изд № 2313.
Тип. зак. № 753. Темплан 1964 г. № 900

Цена 4 р. 50 к.

Издательство «Наука», Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука», Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
16	Подпись под рис. 3	<i>h</i> — хорда	<i>ch</i> — хорда
86	Подпись под рис. 3	Paten	Patten
91	Слева, 2 св.	Tremataspidifomes	Tremataspidiformes
136	Подпись под рис. 22, 23	<i>seurtzi</i>	<i>stuertzi</i>
158	Слева, 8 и 9 сн.	Ö-Ørvig	Ørvig
167	Слева, 9 св.	<i>sürtzi</i>	<i>stürtzi</i>
168	Справа, 32 св.	Geueich	Geue nich
179	» 12 св.	цилиндрическими перед-	цилиндрическими, перед-
183	» 13 св.	<i>Belacanthus</i>	<i>Belanacanthus</i>
186	Слева, 3 св.	<i>Arhaeacanthus</i>	<i>Archaeacanthus</i>
257	Справа, 22 св.	<i>Cyrtacanthus</i>	<i>Cyrthacanthus</i>
270	» 29 сн.	Holoptychoidei	Holoptychioidei
274	Подпись под рис. 6	<i>Platycephalichthus</i>	<i>Platycephalichthys</i>
275	Справа, 3 св.	рис. 76	рис. 7b
342	Слева, 29 сн.	<i>Palaeomuzon</i>	<i>Palaeomyzon</i>
350	» 10 сн.	с длинным	с коротким
353	Справа, 12 сн.	1954	1945
366	Подпись под рис. 60	<i>Cleithrolepsidina</i>	<i>Cleithrolepidina</i>
417	Подпись под рис. 137	Данильченко,	Данильченко, 1960
475	Слева, 32 сн.	Beitr ge	Beitrage
509	» 1 сн.	,	,425
513	Средняя, 14 сн.	<i>Geisacathus</i>	<i>Geisacanthus</i>
515	» 35 »	276	247
520	Справа, 3 сн.	<i>Squalorajidae</i>	<i>Squalorajidae</i>
	Таблица 1 к классу Acantodei, объяснение фиг. 1	<i>Acanthodes</i>	<i>Homalacanthus</i>

Основы палеонтологии. Бесчелюстные и рыбы

4 p. 50 x