

Г.О. ЧЕРЕПАНОВ, А.О. ИВАНОВ

ПАЛЕОЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Рекомендовано

*Учебно-методическим объединением
по классическому университетскому образованию
в качестве учебного пособия для студентов,
обучающихся по направлению 020200 «Биология»*



Москва
Издательский центр «Академия»
2007

УДК 562/569(075.8)
ББК 28.1:28.693.3я73
Ч-467

Рецензенты:

доктор биологических наук *А. О. Аверьянов* (Зоологический институт РАН);
доктор биологических наук *А. Н. Кузнецов* (Зоологический музей
Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова)

Черепанов Г. О., Иванов А. О.

Ч-467 Палеозоология позвоночных : учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. — М. : Издательский центр «Академия», 2007. — 352 с.
ISBN 978-5-7695-3104-0

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

Для студентов высших учебных заведений. Может быть полезно всем интересующимся проблемами палеонтологии и эволюции.

УДК 562/569(075.8)
ББК 28.1:28.693.3я73

*Оригинал-макет данного издания является собственностью
Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом
без согласия правообладателя запрещается*

ISBN 978-5-7695-3104-0
© Черепанов Г. О., Иванов А. О., 2007
© Образовательно-издательский центр «Академия», 2007
© Оформление. Издательский центр «Академия», 2007

ПРЕДИСЛОВИЕ

Палеозоология позвоночных — интенсивно развивающаяся наука. В последнее время накоплен обширный новый материал, который дал возможность по-иному взглянуть на эволюцию и систематику этих животных. Этот материал в полном объеме не был включен ни в один из доступных для студентов учебников на русском языке, что явилось одной из основных причин, побудивших авторов создать настоящее учебное пособие.

В учебном пособии приведены сведения об ископаемых позвоночных, их строении, разнообразии и эволюции. Дано общее представление о геологическом летоисчислении и о закономерностях захоронения остатков древних организмов. Рассмотрены принципы классификации животных, основанные на изучении филогении, и варибельности подходов к построению биологической системы. Рассказано об истории развития Земли и жизни на ней, начиная с кембрийского периода — времени появления достоверных хордовых, приведены данные по палеогеографии и сведения об основных этапах развития органического мира. Дана общая характеристика хордовых животных и дано описание их низших подтипов с учетом как современных, так и ископаемых представителей. Особое внимание уделено подтипу позвоночных.

Основная часть пособия посвящена описанию таксономических групп позвоночных, в большинстве случаев до отрядного уровня. Рассмотрены все значимые и представительные отряды ископаемых позвоночных и большинство современных отрядов, представители которых известны в ископаемом состоянии. При описании таксонов приведены следующие сведения: общая биологическая характеристика, таксономический состав, геологический возраст, географическое распространение, особенности строения, разнообразие. В общей характеристике группы дано описание внешнего вида, образа жизни, размеров животного. В рубрике «Состав» изложены сведения о таксономической структуре и объеме группы, таксон подразумевается как монофилетический, если нет специального указания на его иной статус. Геологический возраст указан с детальностью до эпохи (для карбона и перми приведены эпохи старого варианта геохронологической шкалы). Данные о географическом распространении приведены в основном для наземных позвоночных, как правило они ограничены материками или частями света. В рубрике «Особенности строения» даны сведения главным образом о строении скелета — основного объекта палеонтологических исследований. Обособленная рубрика «Основные группы» введена только при описании таксономически многообразных отрядов (иногда таксонов иного уровня).

Книга богато иллюстрирована и снабжена филогенетическими схемами. Большинство рисунков имеют небольшие изменения относительно оригиналов; там, где эти изменения существенные, о них специально указано в подписях. Изображения морфологических структур ориентированы естественным образом. На рисунках фрагментов скелета, ориентация которых не очевидна,

при их изображении с латеральной или медиальной стороны (а также на рисунках зубов со стороны жевательной поверхности) передний конец находится слева, при изображении с дорсальной или вентральной стороны — слева или сверху. В подрисуночных подписях даны ссылки на источники, откуда взяты рисунки. На иллюстрациях обозначены элементы скелета в виде сокращений латинских названий (латинскими буквами), их расшифровка приведена в списке условных обозначений; редкие специальные латинские обозначения, выделенные курсивом, объяснены в подрисуночных подписях.

В книгу включены общая схема классификации хордовых животных и указатель основных анатомических терминов. Для удобного поиска конкретных групп животных приведены русский и латинский указатели таксонов высокого порядка (до уровня надсемейств). Список литературы содержит только самые крупные работы по палеонтологии позвоночных и ни в коей мере не является полным.

Авторы глубоко признательны докторам биологических наук А. О. Аверьянову (Зоологический институт РАН) и А. Н. Кузнецову (Зоологический музей МГУ им. М. В. Ломоносова), профессору, доктору биологических наук В. Г. Борхардту, кандидату биологических наук П. П. Скучасу (С.-Петербургский университет) и кандидату геолого-минералогических наук А. В. Журавлеву (Всероссийский научно-исследовательский геолого-разведочный институт) за ценные советы и полезные замечания.

ВВЕДЕНИЕ

ГЕОХРОНОЛОГИЧЕСКАЯ ЛЕТОПИСЬ

Геологическое летоисчисление представляет собой шкалу времени, последовательные отрезки которой составлены в соответствии с этапами развития Земли и жизни на ней и выделены на основании последовательности комплексов горных пород. Такая шкала называется геохронологической. Её единицы — геохронологические подразделения — имеют относительный возраст, определяемый на основе палеонтологических данных, и абсолютный возраст (приводится в годах), устанавливаемый при помощи изотопного метода.

В геохронологической шкале её подразделения располагаются по принципу от древних к молодым. Каждому из них соответствует стратиграфическое подразделение, отвечающее отложениям земной коры, накопившимся за данный временной интервал; вместе они составляют стратиграфическую шкалу.

В геохронологии и стратиграфии принята следующая иерархия подразделений.

Геохронологические подразделения:	Стратиграфические подразделения:
Эон	Эонотема
Эра	Эратема (группа)
Период	Система
Эпоха	Отдел (серия)
Век	Ярус
Хрон (фаза)	Зона

В истории Земли выделены три эона: самый древний — архей (начало более 3,8 млрд лет назад), средний — протерозой (нижняя граница — 2,5 млрд лет назад) и самый молодой — фанерозой (нижняя граница — 542 млн лет назад).

Продолжительность эонов, как правило, исчисляется миллиардами лет, эр фанерозоя — сотнями миллионов лет, периодов и эпох — десятками миллионов лет, веков и хронов — миллионами лет. Подразделения фанерозоя в наибольшей степени (в сравнении с археем и протерозоем) основаны на данных по эволюции органического мира.

Все подразделения сведены в Международную стратиграфическую шкалу, которая непрерывно уточняется и детализируется. Последнюю её редакцию утвердил XXXI Международный геологический конгресс, проходивший в Рио-де-Жанейро в 2000 г. (табл. 1). В приводимой таблице даны два варианта деления каменноугольного и пермского периодов на эпохи: слева — старый, используемый в российских стратиграфических схемах и в настоящем издании, справа — новый, предложенный последним Международным геологическим конгрессом.

Международная стратиграфическая шкала фанерозоя
(по F. M. Gradstein et al., 2004)

Эра/ Эратема	Период/Система		Эпоха/Отдел		Абсолютное время, млн лет	
Кайнозой (Kz)	Неоген	N	Голоценовая (4)		0,01	
			Плейстоценовая (3)		1,8	
			Плиоценовая (2)		5	
			Миоценовая (1)		23	
	Палеоген	P	Олигоценвая (3)		34	
			Эоценовая (2)		49	
Палеоценовая (1)			65			
Мезозой (Mz)	Мел	K	Поздняя/Верхний (2)		100	
			Ранняя/Нижний (1)		145	
	Юра	J	Поздняя/Верхний (3)		161	
			Средняя (2)		176	
			Ранняя/Нижний (1)		200	
	Триас	T	Поздняя/Верхний (3)		228	
			Средняя (2)		245	
			Ранняя/Нижний (1)		251	
	Палеозой (Pz)	Пермь	P	Поздняя / Верхний (2)		Лопинская (3) Гваделупская (2)
Ранняя / Нижний (1)				Предуральская (1)	299	
Карбон				C	Поздняя / Верхний (3)	
		Средняя (2)			318	
		Ранняя / Нижний (1)			Миссисипская (1)	359
Девон		D	Поздняя/Верхний (3)		385	
			Средняя (2)		397	
			Ранняя/Нижний (1)		416	
Силур		S	Пржидольская (4)		419	
			Лудловская (3)		423	
			Венлокская (2)		428	
			Лландоверийская (1)		444	
Ордовик		O	Поздняя/Верхний (3)		461	
			Средняя (2)		472	
			Ранняя/Нижний (1)		488	
Кембрий	Є	Поздняя/Верхний (3)		501		
		Средняя (2)		513		
		Ранняя/Нижний (1)		542		

ЗАХОРОНЕНИЕ И ФОССИЛИЗАЦИЯ ОСТАТКОВ ОРГАНИЗМОВ

Палеонтология — наука об органическом мире геологического прошлого и условиях его существования. Предметом ее исследования служат ископаемые остатки древних животных и растений, т. е. окаменелости, или фоссилии. Одним из ее направлений является *тафономия*, изучающая захоронения организмов, закономерности процесса перехода органических остатков из биосферы в литосферу.

Переход организмов из биологической среды в ископаемое состояние — сложный и длительный процесс. В нем выделяют три последовательных этапа (рис. 1).

Первый этап — накопление. После смерти тела организмов остаются на месте или переносятся, иногда на значительное расстояние. Захоронение на месте гибели характерно для животных, ведущих прикрепленный (бентосный) образ жизни, и растений с хорошо развитой корневой системой. Неприкрепленные организмы остаются на месте гибели редко. В местах, благоприятных для захоронения, остатки умерших организмов накапливаются, нередко в течение многих лет. Эти скопления образуют так называемые сообщества мертвых — *танатоценозы*, которые, как правило, в силу указанного выше посмертного переноса, включают организмы из разных биоценозов. Поскольку под воздействием деструктивных факторов среды (включая деятельность микроорганизмов) в первую очередь происходит разложение мягких тканей, важнейшее значение для захоронения имеет наличие скелета, устойчивого к разрушению. Существенны также численность индивидов и условия среды, в которых они жили и умерли.

Второй этап — захоронение. Обычно захоронение организмов происходит в водной среде. Их остатки покрываются осадком, который предохраняет от механических воздействий, а также меняет химическую среду захоронения, в част-

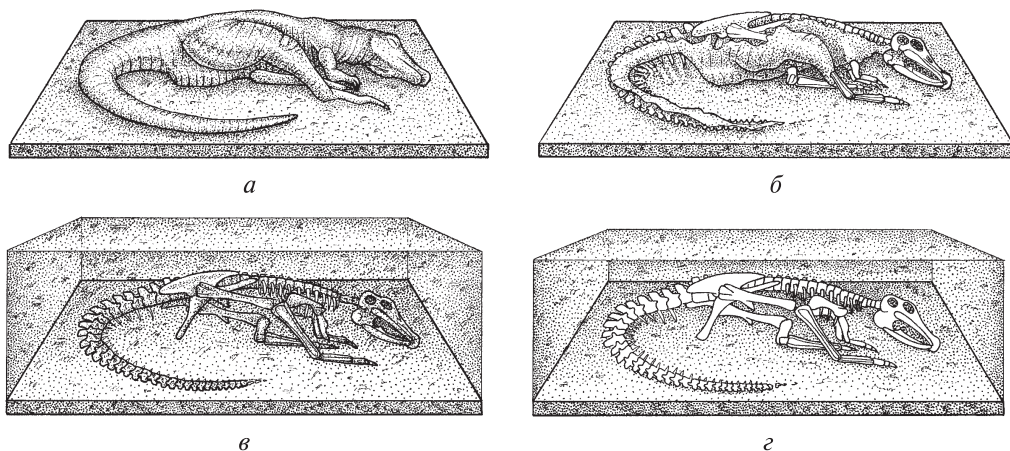


Рис. 1. Стадии захоронения остатков позвоночных (S. G. Lucas, 2004):

а — смерть; б — разложение мягких тканей; в — захоронение остатков; г — фоссилизация остатков

ности, ограничивая доступ кислорода. Остатки организмов, находящиеся в осадке (до его преобразования в породу), именуют сообществом погребенных — *тафоценозом*. В силу того, что в осадке продолжают процессы разрушения, тафоценоз является, как правило, более бедным по составу членов в сравнении с танатоценозом. Это несоответствие тем меньше, чем быстрее процесс захоронения и чем благоприятнее условия его прохождения. Однако подобные захоронения очень редки и представляют собой уникальные палеонтологические памятники.

Третий этап — фоссиллизация. Этот этап связан с преобразованием осадка в осадочную породу (литификацией). При этом захороненные остатки организмов подвергаются процессам *фоссиллизации*, т. е. превращения в окаменелости. Полностью организмы в виде окаменелостей сохраняются крайне редко, чаще всего встречаются скелеты или их фрагменты. В ходе фоссиллизации происходят различные физико-химические изменения. В зависимости от геохимической обстановки осадконакопления и первичного химического состава тканей вещество организма может минерализовываться, разрушаться, заполняться осадком и т. д. Минеральное вещество скелетов может перекристаллизовываться, переходя в более устойчивые модификации, или замещаться другими веществами (карбонатами, кремнеземом, фосфатами, окислами и сульфитами железа), присутствующими в воде или осадке в растворенном состоянии. Такой процесс называется *псевдоморфозом*. Фоссилии, обнаруженные в одном месте, которое называют *местонахождением*, образуют сообщество (комплекс) ископаемых организмов — *ориктоценоз*. Несмотря на то, что ориктоценоз обычно в очень малой степени соответствует первоначальному биологическому комплексу, его изучение может служить основанием для реконструкции палеобиоценозов, что является важнейшей задачей палеонтологии.

Различия в процессах фоссиллизации приводят к появлению многообразия форм окаменелостей различной сохранности. Выделяют несколько типов сохранности фоссилий (рис. 2).

Субфоссилии — наиболее полно сохранившиеся и малоизмененные остатки организмов, у которых благодаря уникальным условиям захоронения сохраняется не только скелет, но и мягкие части тела. Примерами субфоссилий могут служить мумифицированные трупы позвоночных животных в вечной мерзлоте, битуминизированные тела птиц и млекопитающих в озокеритовых ямах, остатки растений в древних торфяниках, насекомые и мелкие позвоночные, законсервированные в янтаре.

Истинные фоссилии (эуфоссилии) — ископаемые остатки организмов, как правило, в виде скелетов или их частей, прошедшие все этапы фоссиллизации. В палеонтологии это наиболее типичная форма окаменелостей. В зависимости от размеров различают макрофоссилии и микрофоссилии.

Отпечатки древних организмов — отпечатки ископаемых организмов или их частей (мягких органов, скелетов, их фрагментов и т. д.). При полном разрушении скелетного вещества могут образовываться ядра фоссилий. Они бывают внутренние и внешние. Внутреннее ядро представляет собой слепок внутренней поверхности скелета с отпечатками деталей строения, иногда и мягких тканей. Внешнее ядро формируется после разрушения скелета и последующего заполнения образовавшейся полости осадком; оно по сути представляет собой объемный отпечаток внешней поверхности скелета.

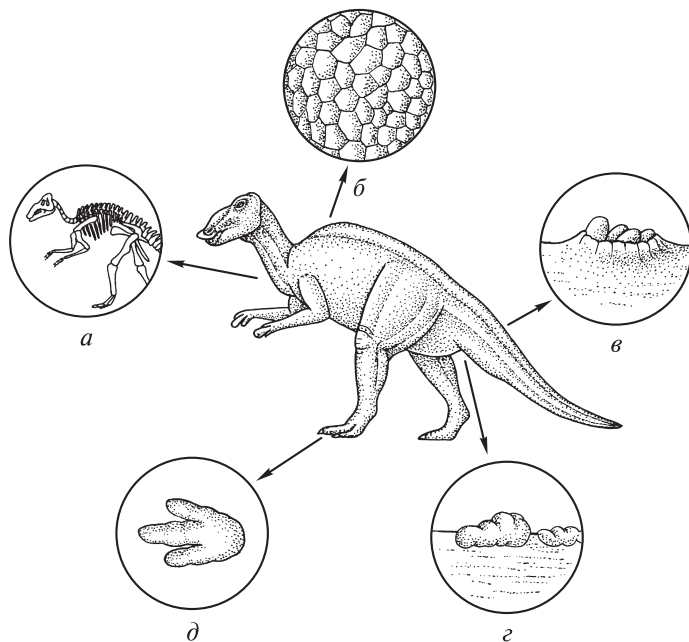


Рис. 2. Типы сохранности на примере динозавра (S. G. Lucas, 2004):

а — скелет; *б* — отпечаток кожи; *в* — кладка яиц; *г* — копролиты; *д* — отпечаток конечности

Ихнофоссилии — следы проявления всех видов деятельности древних организмов, запечатленных в породе. Их принято разделять на несколько групп. Первая группа — следы движения и покоя. Она представлена отпечатками тела и/или конечностей организма, которые остались после его перемещения или неподвижного нахождения на субстрате. Вторая группа — следы размножения. К ней относятся находки ископаемых гнезд, фоссилизированные яйца и их скорлупа, остатки эмбрионов древних животных. Третья группа — следы питания. В нее входят разнообразные следы сверления, раны от укусов, а также ископаемые экскременты — копролиты. Четвертую группу представляют следы жилищ — норы и иные жилые постройки древних животных. В зависимости от отношения к осадку различают эндоглифы — следы на поверхности осадка и экзоглифы — следы, оставленные внутри осадка.

Хемофоссилии (химические фоссилии) — органические молекулы, ранее входившие в состав живых организмов, но затем в результате разрушения их остатков и последующего растворения перешедшие в породу и сохранившиеся в ней.

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ

Наука о классификации организмов называется *систематикой*, или *таксономией*. Основы научной систематики были заложены Карлом Линнеем (1707—1778). Все известные ему организмы Линней описал и распределил по таксономическим категориям, расположив последние в иерархическом порядке.

Место категории определялось числом общих признаков у входящих в нее подгрупп. Чем таких признаков больше, тем ниже место категории в иерархическом ряду.

В зоологии различают следующие основные таксономические категории (таксоны), расположенные в строгой иерархии:

Царство
 Тип
 Класс
 Отряд
 Семейство
 Род
 Вид

По мере необходимости в систему могут вводиться промежуточные иерархические категории, например на уровне отряда можно различать надотряды, подотряды, инфраотряды и т.д. То же касается и других уровней (= рангов таксонов). Кроме этого, в системе могут присутствовать таксоны, положение которых в иерархии варьируется. К таким внеиерархическим таксономическим категориям относят филум (ветвь), раздел, когорту и др.

Основной единицей биологической систематики служит вид. Для его обозначения используется предложенная Линнеем бинаминальная (бинарная) номенклатура. Каждый вид получает двойное название, т.е. название из двух слов: первое — родовое, второе — видовое. Например: *Homo sapiens* L. — человек разумный.

Согласно современной биологической концепции видовая категория определяется как совокупность особей, способных практически или потенциально скрещиваться между собой (обладает общим генофондом), но репродуктивно изолированная по отношению к особям другого вида. Однако указанный критерий определения вида не применим для практического распознавания ископаемых организмов, поэтому в силу специфики материала в палеонтологии используют типологическую концепцию вида, т.е. определяют видовую принадлежность по совокупности признаков строения организма.

В современной биологии иерархическая система организмов отражает упорядоченность, в основе которой лежит эволюционное родство. При создании системы принимают во внимание два явления, порождаемые эволюцией: 1) порядок происхождения от предков (порядок дивергенции, или генеалогия); 2) степень отличия от предков (степень дивергенции). Первое обуславливает черты сходства, второе — различия. В зависимости от значения, которое придается этим критериям, существуют три разных подхода к построению системы.

Филогенетическая систематика (кладизм). Этот подход основан на принципах, сформулированных В.Хеннигом в 1950 г. В кладизме определяющее значение имеет генеалогия. Ее установление декларируется в качестве единственного объективного способа установления систематического положения. Согласно кладистическим принципам все члены таксона (клады) должны брать начало от одного общего предка и располагаются в системе строго в соответствии с последовательностью их дивергенции. При установлении родственных связей особый упор делается на специализированные, или производные (про-

двинутые), признаки, а не все признаки сходства (т.е. и производные, и примитивные), традиционно используемые систематиками. По терминологии Хеннига первые принято называть *апоморфиями* (аутапоморфия — производный признак, свойственный одному таксону; синапоморфия — производный признак, свойственный нескольким таксонам), вторые — *плезиоморфиями* (синплезиоморфия — общий примитивный признак). Результаты кладистического анализа представляются в виде кладограммы — графического изображения филогенетической гипотезы. Ближайшие дивергирующие группы, имеющие один или несколько общих производных признаков (синапоморфий), называют *сестринскими*. Так, сестринскими группами можно считать сумчатых и плацентарных млекопитающих, поскольку и те и другие обладают таким синапоморфным признаком, как трибосфенический зуб.

Одна из важнейших задач филогенетической систематики — это объединение видов, имеющих общего предка. Такие группы называются *монофилетическими*. Монофилетический таксон устанавливают по присутствию уникальных производных признаков (апоморфий). Например, чешуйный кожный покров — аутапоморфный признак рептилий.

В кладистике различают строгую и нестрогую монофилию — голофилию и парафилию (рис. 3, а—в). *Голофилетическим* называется таксон, включающий в свой состав ближайшего общего предка входящих в него членов, а также всех его потомков. *Парафилетическим* — монофилетический таксон, включающий не всех потомков общего предка. Парафилетическим является, например, класс костных рыб, если в него не включены их потомки — тетраподы (четвероногие). По мнению ряда кладистов, наличие в системе парафилетических таксонов является следствием ее недоработки. Совершенно недопустимы для кладистических систем таксоны, ведущие начало от двух или более предков, но самих этих предков не включающие, т.е. *полифилетические*.

Несмотря на некоторые трудности, которые возникают при строгом применении кладистических принципов, филогенетическая систематика получила широчайшее распространение в современных палеонтологических исследованиях. Это обусловлено тем, что кладизм является одним из самых последовательных и четко разработанных методов построения системы.

Градистическая систематика (градизм). В этом направлении систематики учитывают все черты сходства и различия, присущие классифицируемым организмам. Происхождение сходных признаков не анализируется, т.е. в системе могут быть использованы как признаки, унаследованные от общего предка — гомологичные, так и признаки, независимо приобретенные — конвергентные. В градистической систематике таксоны, называемые *градями*, представляют собой не филогенетические ветви (т.е. группы, связанные единством происхождения), а уровни организации. Такие таксоны могут быть голофилетическими, парафилетическими и полифилетическими. Основным критерий, который используется для построения градистической системы, — степень общего сходства и различия, при этом главное внимание обращают на те признаки, которые характеризуют уровень организации таксона. Поскольку объективного определения уровня организации не существует, градистический принцип построения системы не имеет широкого применения.

Эволюционная систематика (традиционализм). Традиционная классификация строится на основе учета двух критериев — последовательности ветвления

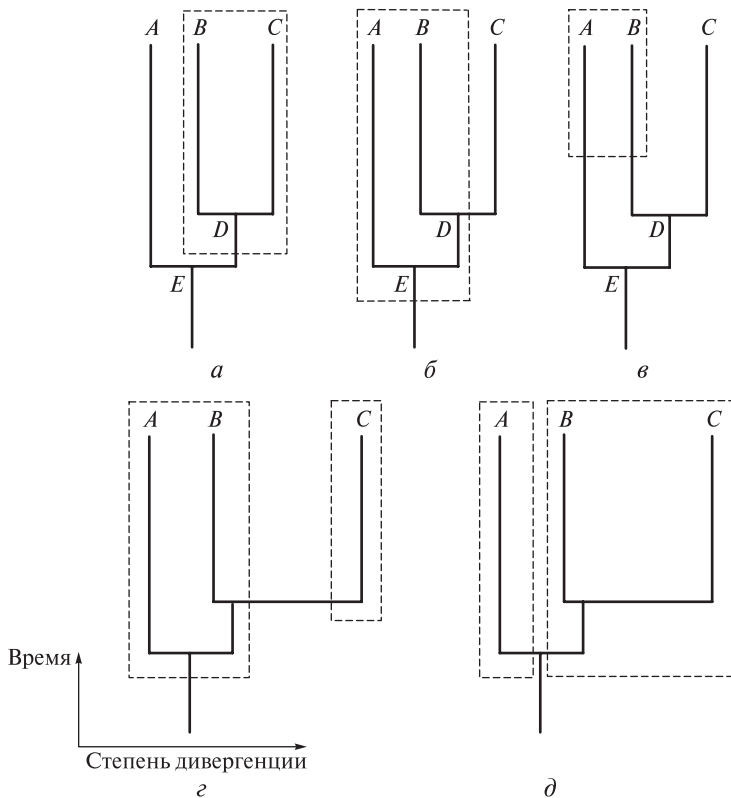


Рис. 3. Филогенетические схемы, демонстрирующие связи между таксонами и различные варианты их группирования:

a–в — примеры выделения таксонов: *a* — голофилетического, *б* — парафилетического, *в* — полифилетического; *г, д* — различия между системами, построенными на основе одного и того же филогенетического дерева с применением разных подходов: *г* — традиционная систематика, *д* — кладистическая систематика; *A, B, C, D, E* — младшие таксоны, сплошная линия — филогенетические связи между ними, пунктир — выделяемые старшие таксономические группы

филогенетического дерева (генеалогии) и величины эволюционных изменений (дивергенции). Считается, что игнорирование одного из них (например уровня дивергенции в кладизме и порядка дивергенции в градизме) ведет к необъективному отражению эволюции органического мира.

В эволюционной систематике таксон характеризуется прежде всего общими признаками, унаследованными от предка (т.е. гомологическими), при этом признаки могут быть как апоморфными, так и плезиоморфными. Это приводит к тому, что в эволюционных системах наряду с голофилетическими признаками признаны и парафилетические таксоны, в связи с чем широко используется понятие предкового таксона. Следовательно, ближайшие таксоны одного ранга могут быть не только сестринскими, как в кладизме, но и материнскими — дочерними (рис. 3, *г, д*). Однако поскольку в эволюционной систематике нет правил оценки значимости различных критериев, решение этого вопроса в значительной мере зависит от конкретного исследователя. Таким образом, традиционные системы крайне субъективны по своей сути. Несмотря на это, эво-

люционная систематика сохраняет много сторонников, и ее методы широко используются в палеонтологических исследованиях.

Как видно из приведенного обзора, все используемые в биологической систематике подходы имеют свои достоинства и недостатки. Предлагаемые на их основе системы представляют собой не более чем отражения тех или иных филогенетических гипотез, в большей или меньшей степени соответствующих реальной филогении. Приходится констатировать, что, к сожалению, оптимального способа построения системы, который бы учел и отобразил все многообразие форм эволюционного процесса и обилие его результатов, по-видимому, не существует.

В настоящем издании мы придерживаемся традиционной классификации позвоночных животных. В основе такого выбора лежат три основные причины. Во-первых, традиционная система хорошо разработана и является очень удобной, во-вторых, она однозначно отражает современные представления о филогении, и, наконец, эта система консервативна по своей сути, что обуславливает ее относительную стабильность и преемственность.