

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 163

Э. И. ВОРОБЬЕВА

МОРФОЛОГИЯ
И ОСОБЕННОСТИ
ЭВОЛЮЦИИ
КИСТЕПЕРЫХ РЫБ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1977

Воробьева Э.И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб. М., "Наука", 1977, 240 с.

В книге анализируются строение и эволюционные преобразования элементов мозговой коробки, покровных костей черепа, их скульптуры, зубов, особенности нервной и кровеносной систем головы у кистеперых рыб. Дается систематическое описание 14 родов и 23 видов ископаемых остеолепиформных кистеперых, встречающихся на территории СССР в палеозойское время, и восстанавливаются их филогенетические связи. Обсуждаются особенности эволюции кистеперых рыб в связи с проблемой происхождения четвероногих.

Монография рассчитана на зоологов и палеонтологов, интересующихся общими вопросами эволюционной морфологии позвоночных.

Фототабл. 14, ил. 46, список лит. 8 стр.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Глубокий интерес к ископаемым кистеперым рыбам группы *Rhipidistia* во второй половине нашего века вызван вопросами происхождения наземных позвоночных и дискуссией вокруг гипотезы их дифилии, а затем и полифилии, выдвинутой шведским палеоихтиологом Э.Ярвиком (Jarvik, 1942). Эта гипотеза, встретившая критическое отношение со стороны ряда крупных сравнительных анатомов и палеонтологов (И.И.Шмальгаузен, Б.С.Матвеев, А.Ромер, Т.Парсонс, Т.Итон, Т.Вестолл, В.Гросс, Б.Шеффер и др.), поставила в центр внимания проблему происхождения хвостатых амфибий, которых Ярвик в противовес большинству четвероногих выводит от поролепиформных *Crossopterygii*. Гипотеза Ярвика стимулировала проведение морфологических исследований основных групп палеозойских крессоптеригий в сравнительном аспекте и привлекла особое внимание к группе остеолепиформных кистеперых рыб как к общепризнанным предкам по крайней мере большинства наземных позвоночных.

Дискуссия по вопросам происхождения тетрапод во многом зашла в тупик. Ярвиком выдвигаются все новые доказательства сходства между поролепиформами и *Urodela* (Jarvik, 1963; 1972) и обосновывается противопоставление последних "типичным" четвероногим. В то же время его оппоненты — неонтологи — указывают на глубокие морфологические признаки, сближающие основные группы рецентных амфибий как друг с другом, так и с остеолепиформными крессоптеригиями типа позднедевонского *Eusthenopteron* (Шмальгаузен, 1964; Регель, 1968; Лебекина, 1964, 1975; Медведева, 1964, 1975; Северцов, 1968). Одновременно палеонтологами оспаривается предлагаемая Ярвиком интерпретация черепных структур *Rhipidistia* и резкое противопоставление остеолепиформных и поролепиформных крессоптеригий, объединяемых в этой группе (Воробьева, 1966, 1971в; Worobyewa, 1975b; Kulczycki, 1960; Thomson, 1962, 1968b; Andrews, 1973 и др.).

В такой обстановке разработка "тетраподной проблемы", естественно, требует расширения круга изучаемых объектов как за счет ископаемых и современных наземных позвоночных, в первую очередь амфибий, так и за счет палеозойских крессоптеригий. Совершенно очевидной становится также необходимость прослеживания структурных преобразований от древних к поздним крессоптеригиям в ходе их филогенезов, что возможно лишь при изучении максимального числа ископаемых форм из разных стратиграфических горизонтов.

Настоящая работа отчасти восполняет пробелы в знаниях относительно остеолепиформных крессоптеригий. Исследования, проводившиеся автором на протяжении 15 лет, выявили многообразие фауны этих рыб на территории СССР. Из 25 родов мировой фауны здесь, в отложениях среднего девона — нижнего карбона, обнаружены 19 родов, из которых 13 известны только для Советского Союза.

Изученные материалы впервые дают возможность проследить последовательную смену форм в отдельных филетических линиях остеолепиформов, что вносит коррективы в их систему и увеличивает возможность использования остатков этих рыб для целей стратиграфии. Сохранность скелета позволяет реконструировать для ряда представителей форму черепа и такие детали его строения, как носовые капсулы, основные сосудистые и нервные стволы головы и другие мягкие ткани. Впервые удалось восстановить ход морфогенезов существенно важных структур черепа в филогенетических рядах, что позволяет выявить направления и некоторые общие закономерности эволюции крессоптеригий. В результате во мно-

гом яснее обрисовываются структурные преобразования позвоночных при переходе к наземной жизни.

Работа подразделяется на три части. В первой, (вводной), приводятся краткие сведения о материале, методике его обработки и терминологии, истории изучения остеолепиформов в СССР и вариантах их классификации. Во второй части дается общий очерк морфологии головы остеолепиформов, рассматриваются их филогения и особенности эволюционного развития. В морфологическом разделе детально описываются отделы черепа, слабо освещенные в литературе (отико-окципитальный отдел; небно-квадратный и гиоидный комплексы; нижняя челюсть; нервная и венозная система головы). Такие отделы, как этмосфеноидный щит, щечная пластинка и бранхио-гулярная область, достаточно хорошо известны по работам Ярвика, анализируются в эволюционном аспекте. Приводятся сводные данные по микроструктуре зубов и скульптуре дермальных костей.

В систематической третьей части описываются 23 вида остеолепиформов, относимых к 14 родам, 8 подсемействам и 4 семействам. При этом в диагнозах и описаниях их приводятся все известные сведения не только по черепу, но и по посткраниальному скелету¹. В заключение дается обобщение основных результатов работы.

Работа выполнена в Палеонтологическом институте АН СССР на основе значительно переработанной и сокращенной докторской диссертации автора (1972) по ископаемым материалам, хранящимся в этом институте. Отдельные коллекционные экземпляры палеозойских кистеперых рыб были любезно предоставлены автору для изучения Э.Курик (Академия наук Эстонской ССР) и Л.А.Лярской (ВНИИМОРГЕО Латвийской ССР). При написании общих глав ряд ценных замечаний по тетраподам с указанием литературных источников получены от Л.Н.Татарина.

Значительная часть исследованных ископаемых остатков отпрепарирована В.В.Доброхотовой. Шлифы изготовлены Е.Ф.Прошкиной и автором². Рисунки выполнены художниками К.П.Мешковым, В.И.Дорофеевым и К.К.Флегонтовым. Фотоработы проводились В.А.Пресняковым.

Автор выражает искреннюю благодарность всем этим лицам, а также руководству института и другим товарищам и коллегам по работе, оказавшим помощь в сборе материала, организации и проведении палеоихтиологических исследований и подготовке рукописи к публикации.

¹ В общей морфологической части последние данные не анализируются в связи с недостаточностью и обычной несопоставимостью фактических материалов по разным группам и формам.

² В работе использованы также шлифы, переданные автору проф. А.П.Быстровым.

І. ВВОДНАЯ ЧАСТЬ

І. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ

Изученные ископаемые остатки происходят более чем из 100 местонахождений девона и карбона европейской части СССР, Сибири и Средней Азии. Большая часть их хранится в Палеонтологическом институте АН СССР и представлена экспедиционными сборами его сотрудников (Д.В.Обручева, В.С.Бишофа, Р.Ф.Геккера, Я.М.Эглона и др.) либо получена от различных геологических организаций. Автор лично участвовала в сборах ископаемого материала на территории Главного девонского поля (1956–1971 гг.) и в Якутии (1967 г.).

Всего исследовано свыше 1500 образцов, в том числе около 600 черепных остатков и около 300 шлифов, изготовленных из дермальных костей, чешуй и зубов. Некоторые виды представлены единичными находками, другие – десятками образцов. Помимо многочисленных чешуй, остатки посткраниального скелета встречаются редко (кости плечевого пояса, фрагменты внутреннего либо наружного скелета плавников). Преобладает черепной материал в виде фрагментов и относительно полных щитов крыши, костей щеки, гулярных и бранхиостегальных пластинок и чаще всего нижних челюстей. Остатки нейрокrania встречаются реже, но отличаются хорошей сохранностью и значительно расширяют сведения о группе в целом.

Наиболее полные сборы происходят с территории Главного девонского поля Русской платформы (дер. Лука на р. Ловать; дер. Столбово на р. Сясь; местонахождения Каркси и Тамме в Эстонии), из Минусинской котловины (окрестности оз. Шири) и Якутии (бассейн р. Вилюй). Уникальные единичные находки черепных остатков имеются из местонахождений Билово (Ленинградская обл.), Любовша (Тульская обл.), с. Медведское (Минуса) и пос. Таловка (Тува).

Специфика материала определяла методику его изучения. Основное внимание уделялось анализу черепных остатков. Поскольку систематика наиболее многочисленного семейства остеолепидформов–остеолепидид основана на пропорциях черепа, существенное место занимало вычисление индексов по схеме, предложенной Ярвиком (Jarvik, 1948) (рис. 1), по которой промеры черепа обычно соотносятся с длиной покровных (дермальных) щитов черепной крыши. Но поскольку эти щиты сохранились далеко не у всех видов, вводились контрольные индексы, где отдельные промеры относились к длине предносового отдела этмоида и т.д. Дополнительно вычислялись также индексы, видовая и родовая диагностичность которых выявилась в ходе работы (например, соотношение длины и глубины слезно-челюстной выемки и отношение ее длины к длине орбитальной вырезки).

При реконструкции наружных костей черепа немаловажную роль играл элемент косвенной оценки, когда форма и положение недостающих костей восстанавливались путем совмещения шовных поверхностей. В случае принадлежности дермальных элементов разноразмерным особям меньшие из них увеличивались путем фотографирования до совмещения контактов.

При исследовании скульптуры дермальных костей и чешуи устанавливались пределы топографической, возрастной и индивидуальной изменчивости. Микростроение зубов исследовалось на поперечных шлифах, которые фотографировались с увеличением в 10–100 раз, при этом применялась разработанная ранее автором (Воробьева, 1962) методика. Сравнимые шлифы изготавливались обычно путем распила погруженного в кость основания зуба диаметром 2,5–3,0 мм. Сложность складчатости стенок зубов оценивалась по общему числу складок и их боковых ответвлений. Для ряда форм прослеживалось изменение микроструктуры по мере увеличения размеров зубов, начиная с диаметра 1–2 мм и включая клыки.

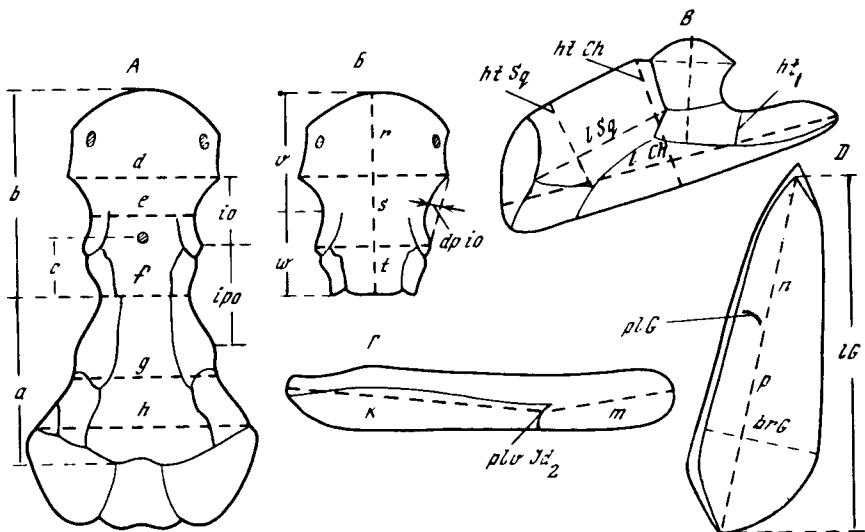


Рис. 1. Схема основных промеров дермального покрова черепа (по Jarvik, 1948)

a — длина отико-окципитального щита; b — длина этмосфеноидного щита; brG — ширина gulare; c — расстояние от пинеального отверстия до заднего края этмосфеноида; d—h — ширина черепной крыши: d — у преорбитальных углов, c — на уровне орбит, f — посторбитальной вырезки; g — спиракулярной вырезки, h — у заднего края отико-окципитального щита; dpio — глубина орбитальной вырезки; htCh — высота наружной щечной пластины; htSq — высота squamosum; ht₁ — высота заднего края lacrimale; io — орбитальная вырезка; ipo — посторбитальная вырезка; k, m — расстояния от вертикальной ямочной линии plv Id₂ до заднего и переднего концов нижней челюсти; lCh — длина щечной пластины; LG — длина gulare; lSq — длина squamosum; n, p — расстояния от гюлярной ямочной линии (plG) до переднего и заднего концов gulare; r, s, t — длина преорбитального, орбитального и посторбитального отделов этмосфеноида; v, w — расстояние от середины орбитальной выемки до переднего и заднего краев этмосфеноидного щита

На местах изломов фрагментов черепа делались иногда шлифовки, что облегчало прослеживание нервно-сосудистых и сейсмодатчиков каналов и особенностей перекрывания дермальных костей. Для определения швов между костями изредка удалялся скульптурированный поверхностный слой; швы слегка протравлялись уксусной кислотой. В случаях, когда светлые кости слабо отличались по окраске от вмещающей породы, проводилось окрашивание их ализарином (70% спиртовой раствор без добавления уксусной кислоты). Образцы фотографировались преимущественно с опылением.

В морфологических разделах за основу принята терминология, разработанная Э.Ярвиком (Jarvik, 1942, 1944, 1948, 1954, 1963, 1972). Однако термины "фронтально-этноидный" и "париетальный" щиты заменены на "этмосфеноидный" и "отико-окципитальный", что связано с принятием номенклатуры костей крыши у кистекрылов по Т.Вестоллу (Westoll, 1938, 1943a), достаточно обоснованной в последних работах других авторов (Parrington, 1967; Шишкин, 1973).

В связи с заключением автора о гомологии апикальной ямы остеолепиформов с интерназальной полостью поролепиформов обе эти структуры обозначаются в работе как небная яма (fossa palatinus). Употреблявшийся Ярвиком термин "антеро-латеральная дужка" (anterolateral bar) заменен на топографически более точный — "височная дужка", arcus temporalis).

Некоторые структуры черепа описываются впервые. Нервно-сосудистые желобки в дне носовой капсулы, ведущие к входным отверстиям назо-базального и палато-назального каналов, именуется соответственно назо-базальной и палато-базальной бороздками. В нижней челюсти вентральный фланг, образованный сплениальными костями, назван передним инфраденальным, а ангулярными — задним инфраденальным (ff. infradentalis anterior et posterior). Борозды, проходящие вдоль на-

ружного и внутреннего края короноидов, обозначаются как наружная и внутренняя короноидные (*sulci coronoides externa et interna*). Вентральный край нижней челюсти, прикрываемый снаружи инфраденральными флангами, а изнутри (в задней части) — вертикальным гребнем *articulare*, назван вентральным мандибулярным желобом (*sulcus mandibularis ventralis*).

В конце работы приводится список условных обозначений структур, указанных на фототаблицах и рисунках.

2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Начало изучения остеолепиформов (как и вообще большинства ископаемых рыб) с территории СССР относится ко второй половине XIX в. и связано с именами известных русских палеонтологов: Л.Агассиса, Э.Эйхвальда, Х.Пандера, Г.Траутшольда и И.В.Рогона. Однако, по сравнению с другими группами древних рыб, кистеперые занимают в этих исследованиях ничтожный объем и представлены описанием чешуи, зубов и редких фрагментов черепа, разрозненных регионально и стратиграфически. Описания целых экземпляров в классических трудах Пандера основаны исключительно на шотландских коллекциях среднедевонских остеолепидид, что оказало влияние на все последующие исследования рыб этого семейства. И поскольку наиболее распространенным признавался род *Osteolepis*, то все новые находки обычно относили к этому роду. Соответственно чешуя и кости плохой сохранности с верховьев Енисея и с Тимана были описаны Рогоном (Rohon, 1889a, 1900) в качестве *Osteolepis tscherskyi* и *O.timanensis*. В.Гроссом (Gross, 1942) также по этому принципу была выделена как *Osteolepis striata* — чешуя с тонкой полосатостью¹ из слоев, переходных между средне- и верхнедевонскими в Латвии, а как *Osteolepis?* n. sp. упоминалась чешуя из келлерской свиты Латвии. Отдельные находки остеолепидидных чешуй под названием "*Osteolepis* sp." или "*Osteolepididae* gen. nov." фигурируют в работах Д.В.Обручева и отмечаются для девонских отложений Ленинградской и Новгородской областей, Урала, Сибири (Минуса, Кузнецкий бассейн и др.), Средней Азии и Донецкого бассейна². Под такими же наименованиями остеолепидиды обычно упоминаются в сводных списках рыб балтийского девона (в работах В.Гросса, Э.Марк-Курик, В.Н.Талимаа, О.П.Обручевой, Л.А.Лярской и др.). Подобная идентификация базируется на таких таксономически мало ценных для остеолепидид признаках, как присутствие косминового (дентинового) паркета, ромбическая форма чешуи, ее мелкие размеры и особенности микростроения. В последнем случае исследователи опираются на данные Пандера (Pander, 1860) по микростроению покровных костей "*Osteolepis macrolepidota*", хотя под этим наименованием могли значиться разные роды шотландских остеолепидид совместно с формами из России (преимущественно северо-западные районы).

Первой существенной находкой остеолепидид на территории СССР следует признать неполный этмосфеноидный щит из сборов А.Фольборта у дер. Марьино на р. Славянке (наровские слои среднего девона Ленинградской обл.). Этот щит, первоначально ошибочно отнесенный Пандером (Pander, 1860) к *Osteolepis macrolepidota*, затем был описан Эйхвальдом (Eichwald, 1860) как *Osteolepis fischeri* и позднее Ярвиком (Jarvik, 1948) как близкий к *Thursius pholidotus*³.

Для вида *Osteolepis grewingki*, основанного на фрагментарных остатках черепа из низов верхнего девона Латвии (Gross, 1933), Ярвиком (Jarvik, 1948) устанавливается род *Latvius*. Подробное описание покровных костей и микроструктуры чешуи *Latvius grewingki* дается Гроссом (Gross, 1956a).

Наиболее интересные единичные находки черепов остеолепидид с остатками нейрокrania принадлежат эстонскому исследователю В.Паулю и происходят из арукюласких слоев среднего девона Эстонии (Тамме у оз. Вуртсьярв). Эти остатки бы-

¹ Признак, варьирующий среди остеолепидид Шотландии (Jarvik, 1948) и не представляющий таксономической ценности.

² Д.В.Обручев (1941) указывал, однако, что эти наименования чисто условные.

³ В настоящей работе эта форма описывается как ? *Thursius fischeri*.

ли поверхностно описаны самим Паулем (Paul, 1940) как *Osteolepis* sp. 1 и sp. 2. Позднее эта коллекция (из Академии наук Эстонской ССР) дополнена сборами Э. Марк-Курик, в том числе из уникального по составу и сохранности остатков ихтиофауны местонахождения в буртниеких слоях среднего девона Эстонии — Каркси. Часть этих материалов описывается в настоящей работе как *Thursius estonicus*, *Gyroptychius pauli* и *G. elgae*.

Список изученных прибалтийских остеолепидид дополняет: *Thursius talsiensis* (Воробьева, 1971а), установленный по неполному черепу и передней части тела рыбы, найденной в керне пярнуского горизонта среднего девона в Латвии.

Помимо остеолепидид с территории Русской платформы описывалась сборная группа остеолепидид с территории Русской платформы описывалась сборная группа остеолепидид, известная под названием "ризодонтов"¹ (Воробьева, 1962). В ней объединялись формы со сложноскладчатым ("ризодонтным") строением зубов и костной скульптурой костей, принадлежащие к двум семействам — зузеноптеридам и пандерихтидам. Номенклатура этих рыб основательно запутана. Первые данные по ним опубликованы Пандером (Pander, 1960), установившим на основе зубной микроструктуры род *Polyplacodus* и обратившим внимание на их сходство с зубами лабиринтодонтов. Геологический возраст этих зубов в работе Пандера не указывается; они могли происходить как из среднего девона Латвии (Gross, 1930), так и из верхнего девона Новгородской и Олонецкой губерний (Pander, 1860).

Рогон (Rohon, 1889b) описал под названием *Cricodus (Polyplacodus) wenzukowi* и *Dendrodus biporcatus* три обломка передней части черепа и нижнюю челюсть из франа с р. Оять (Вачукинцы) и р. Сясь (дер. Юхора) Ленинградской обл. Материалы Рогона ревизованы Ярвиком (Jarvik, 1937), который отнес все остатки к роду *Eusthenopteron (E. wenzukowi)*.

Гроссу (Gross, 1930) принадлежит описание фрагментов нижней челюсти и чешуй из гауйских слоев верхнего девона Латвии под названием *Cricodus rhombolepis*, которое затем было заменено, следуя Р. Тракверу, на *Polyplacodus rhombolepis*. С некоторым сомнением Гросс (Gross, 1936а) отнес также к роду *Eusthenopteron* фрагменты нижней челюсти и этмосфеноидного щита из низов верхнего девона Латвии под видовым названием *E. foordi*, переописанные Ярвиком (Jarvik, 1937) как *Eusthenopteron saevesoederberghi*.

А. П. Быстров (Bystrow, 1939), изучавший микроструктуру дермальных костей и чешуй кистеперых, выделил среди "ризодонтов" с р. Сясь зузеноптериодный и полиплокодонтный типы зубов. Вскоре после этого Гросс (Gross, 1941) предложил для зубов, описанных Пандером и Быстровым под родовым наименованием *Polyplacodus*, новое название — *Panderichthys*, сделав типом этого рода — *Cricodus (Polyplacodus) rhombolepis*. В этой же работе Гросс дал описание переднего конца нижней челюсти нового вида — *Panderichthys bystrowi* — из кетлерской свиты Латвии.

Таким образом, к сороковым годам с территории Главного поля из немногих местонахождений были известны единичные находки "ризодонтов", которые относили к двум видам *Panderichthys* и двум видам *Eusthenopteron*. Автор данной работы занимался изучением этих рыб начиная с 50-х годов. Благодаря дополнительным материалам по скелету в целом были уточнены описания *Eusthenopteron wenzukowi*² (Воробьева, 1960б, 1962). На основе преимущественно черепных остатков установлен новый род зузеноптериид — *Platycephalichtys*, характерный для верхнего девона Главного поля, с тремя видами: *P. bischoffi* с р. Ловать Новгородской обл.; *P. rohani* (pars. *Cricodus Polyplacodus wenzukowi* Рогон) с р. Оять Ленинградской обл. и *P. scuenicus* с р. Скуене в Латвии (Воробьева, 1959, 1962). Выделен третий вид рода *Panderichthys* — *P. stolbovi* — с р. Сясь Ленинградской обл. (Воробьева, 1960а, 1962) и дан детальный анализ морфологии его мозговой коробки (1971б).

¹ Название неудачно, так как вносит путаницу в существующие систематические представления, особенно при выделении отряда Rhizodontidae в составе Crossopterygii (Andrews, Westoll, 1970; Andrews, 1973).

² "*Eusthenopteron*" *wenzukowi* был отнесен нами первоначально (Воробьева, 1960б) к роду *Eusthenodon*, известному из верхнего фамена Гренландии (Jarvik, 1952), и описывается в настоящей работе как новый род — *Jarvikina*.

Значительно расширены представления о двух других видах этого рода и особенно о *P. rhombolepis* (Воробьева, 1962, 1969; Wogobyewa, 1973, 1975a) в связи с раскопками уникального местонахождения Лоде (гаульские слои Латвии), где найдены целые экземпляры этих рыб, исследование которых продолжается.

Существующие в литературе сведения об остеолепиформах из других регионов Союза ограничиваются (не считая сомнительных находок остеолепидид) родом *Megistolepis*. Этот эндемичный сибирский род был установлен Д.В.Обручевым (1955) для кохайской и тубинской свит Минусы и Тувы на основе чешуи и неполной нижней челюсти, описанных как *M. klementzi*. Дополнительные материалы в данной работе показывают, что этот вид является сборным. Геологическое распространение *Megistolepis klementzi* в действительности ограничивается фаменом — тубинской и джаргинской (Хакассия) свитами, тогда как для франа (кохайская свита) Минусинских котловин нами выделяется нозый вид — *M. doroschkoi*.

Использованные в настоящей работе материалы по остеолепиформам не только дают возможность описать новых представителей этой группы рыб, но вместе с тем значительно расширяют морфологические характеристики группы, в целом уточняя систематическое положение большинства форм, известных ранее.

3. КЛАССИФИКАЦИЯ

Взгляды на таксономический ранг групп, входящих в состав *Crossopterygii*, и положение остеолепиформов в системе существенно отличаются у разных авторов. В "Каталоге ископаемых рыб" А.Вудворда (Woodward, 1891) отряд *Crossopterygii* подразделяется на два подотряда — *Rhipidistia* и *Actinistia* (целаканты). В первом выделяются три семейства: *Holoptychiidae* (с длиннолопастными грудными плавниками); *Rhizodontidae* и *Osteolepidae* (с коротколопастными плавниками). Впервые устанавливаемое семейство *Onychodontidae* — *incertae sedis*.

Эта классификация в целом принимается многими, более поздними исследователями, хотя иногда ризодонтид объединяют вместе с остеолепидидами (Westoll, 1943a; Arambourg, 1958; Воробьева, Обручев, 1964; Lehman, 1966; Romer, 1966).

Исходя из строения рыльной части головы, Э.Ярвик (Jarvik, 1942) резко противопоставлял голоптихид Вудворда остеолепидам и ризодонтидам и предложил принципиально новую классификацию *Crossopterygii*: А. *Porolepiformes*; сем. *Porolepidae*; сем. *Holoptychiidae*. Б. *Osteolepiformes*; сем. *Osteolepidae*; сем. *Rhizodontidae*. В. *Colacanthiformes*.

Ярвик считал, что все три основные группы занимают равноценное положение в системе, хотя первые две объединял формально как *Rhipidistia*, без определенного таксономического ранга. В более поздних работах Ярвик (Jarvik, 1960, 1964) приравнивает эти группы к основным таксономическим единицам — стволам позвоночных, каждому из которых Э.Стеншё (Stensiö, 1963) придает ранг класса. В качестве самостоятельного ствола кистеперых выделяется теперь и *Struniliformes* (Jarvik, 1968) — группа, обнаруживающая некоторые палеонископодобные черты (Jessen, 1966b) и включающая сем. *Onychodontidae* Woodward. Наконец, в последние годы Ярвик (Jarvik, 1972) вообще отказывается от объединенной систематической группы *Rhipidistia*, подчеркивая тем самым резкую обособленность остеолепиформов и поролепиформов. Выделение семейств в двух последних группах Ярвик считает чисто условным, поскольку оно базируется на незначительных признаках (форма чешуи и наличие косминового паркета), претерпевающих к тому же параллельные преобразования в обоих стволах: ромбическая чешуя и присутствие космина на покровных костях характерны для *Osteolepidae* и *Porolepidae*; округлая чешуя и костная скульптура — для *Rhizodontidae* и *Holoptychiidae*.

Наиболее дробная классификация семейственного состава остеолепиформов дана Л.С. Бергом (1955), который в противоположность Ярвику восстанавливает крупные группы Вудворда, повышая их ранг до отряда.

Подкласс *Crossopterygii*

Надотряд *Osteolepides* (*Rhipidistia*)

Отряд *Osteolepiformes*

Семейство *Osteolepidae*

Семейство *Gyrotychiidae*

Семейство *Glyptopomidae*

Семейство *Parabatrachidae* (*Ectosteorhachidae*)

Отряд *Holoptychiiformes* (*Porolepiformes*)

Семейство *Porolepidae*

Семейство *Holoptychiidae*

Отряд *Rhizodontiformes*

Семейство *Rhizodontidae*

Семейство *Eusthenopteridae*

Надотряд *Coelacanthi*

Отряд *Coelacanthiformes* (*Actinistia*)

В вышедшем вскоре "Traite de Zoologie" под редакцией П.П.Грассе (Arambourg, 1958) число отрядов в надотряде *Rhipidistia* сокращено до двух, так как ризодонтиды включены в качестве семейства в отряд *Osteolepiformes*. Приведенным у Берга четырем семействам отряда *Osteolepiformes* соответствует одно — *Osteolepidae*. В "Traite de Paleontologie" под редакцией Ж. Пивто (Lehman, 1966; Jessen, 1966b) эта классификация сохраняется, но в состав *Rhipidistia* наряду с отрядами *Osteolepiformes* и *Porolepiformes* включается также отряд *Struniiformes*.

В "Основах палеонтологии" (Воробьева, Обручев, 1964) по сути повторяется классификация "Traite de Zoologie", однако в связи с объединением кистеперых вместе с дипноями в подклассе *Sarcopterygii*¹ ранг *Crossopterygii* снижен до надотрядного, а в подотряде *Osteolepiformes* (= *Osteolepidoidei*) выделено дополнительно семейство *Eusthenopteridae*.

В последнем издании "Палеонтологии позвоночных" Ромера (Romer, 1966), где также принимается объединенный подкласс *Sarcopterygii*, *Crossopterygii* рассматриваются в ранге отряда, *Rhipidistia* — подотряда (наравне с *Coelacanthini*). *Rhizodontidae* включаются наряду с *Osteolepidae* в надсемейство *Osteolepidoidea* (*Osteolepiformes*), а *Onychodontidae* наряду с *Porolepidae* и *Holoptychiidae* — в *Holoptychoidea* (*Porolepiformes*).

К. Томсон (Thomson, 1962, 1964, 1968b), пытаясь доказать отсутствие резких различий между остеолепиформами и поролепиформами, приходит к выводу, что в отношении не только отдельных признаков посткраниального скелета, но и многих структур эндокрания остеолепидиды отличаются от ризодонтид в такой же мере, как и от поролепиформов. Соответственно он, как и Берг (но на иной основе), делит отряд *Rhipidistia* на три группы (надсемейства): *Holoptychoidea*, *Osteolepidoidea*, *Rhizodontoidea*, считая, что они составляют три последовательных ступени в эволюции отряда. Остеолепиформы представлены у него единственным семейством (*Osteolepidae*), тогда как в ризодонтах объединяются три семейства (*Tristichopteridae*, *Rhizodontidae* и *Rhizodopsidae*). Таким образом, *Eusthenopteron*, являющийся по Ярвику типичным остеолепиформом, относится Томсоном к ризодонтидам (*Tristichopteridae*).

К выводу о необходимости подразделения рипидистий на три группы приходят также С.М.Эндрьюс и Т.Вестолл (Andrews, Westoll, 1970), основывая его на изучении внутреннего посткраниального скелета. Однако в принимаемом ими объеме отряд *Rhizodontidae* значительно меньше отряда *Rhizodontiformes* Берга (1955) и надсемейства *Rhizodontoidea* Томсона (Thomson, 1968b) и содержит всего три рода — *Rhizodus*, *Strepsodus* и *Sauripterus*. Зустеноптерид и ризодопсид эти авторы причисляют к остеолепиформам, объединяя их в одном отряде с остеолепидидами, а они-

¹ В дальнейшем автор (Воробьева, 1974б, 1975а; Worobyewa, 1975b), как и большинство исследователей, отказался от объединенной группы *Sarcopterygii*, признавая ее в достаточной мере искусственной.

ходонты рассматриваются ими в качестве подкласса (*Onychodontia*) наравне с подклассами *Rhipidistia* и *Actinistia* (*Coelacanthi*). Вскоре после этого Эндрьюс (Andrews, 1973) была предложена в качестве модели для дальнейшей дискуссии новая система подкласса *Crossopterygii*, в корне меняющая представления о соотношении их основных групп и основанная на применении математического направления в таксономии. Согласно этой классификации, отвергается систематическая группа *Rhipidistia*, вместо которой вводятся два надотряда: *Quadrostitia* (объединяет ризодонтид, остеолепидид и ониходонтид) и *Binostia* (голоптихииды, поролепиформы и целаканты). Состав семейств в отрядах, в частности остеолепиформов (*Osteolepididae*), сохраняется прежний (Andrews, Westoll, 1970). Выделение надотрядов основывается на диагностическом количественном анализе признаков — подсчете сходства и отличий ряда структур черепа и посткраниального скелета в отрядах *Crossopterygii* (с учетом 26 признаков). Особое внимание обращается на строение отико-окипитального дермального щита, включающего две (*Binostia*, рис. 4, Г) либо четыре (*Quadrostitia*, рис. 2, Б) пары костей.

Предлагаемая Эндрьюс система представляется нам весьма спорной и вызывает ряд возражений, связанных прежде всего со статистически формальным подходом к анализу особенностей строения *Crossopterygii* и явной переоценкой признака, положенного в основу выделения надотрядов. Вместе с тем эта система лишней раз доказывает недостаточность наших знаний о кистеперых рыбах, крайне затрудняющую выявление действительных филогенетических связей между ними.

Анализ ископаемых материалов в геологически последовательных рядах форм, используемых в работе, приводит нас к выводу, что остеолепиформы и поролепиформы сближаются корнями и противостоят целакантам по ряду важных структурных особенностей, касающихся, в частности, иннервации и кровоснабжения головы (Воробьева, 1974б). Ризодонтиды, безусловно, близки к остеолепиформам, представляя скорее всего боковую, морфологически прогрессивную ветвь, возникшую после дивергенции остеолепиформов от общей предковой группы с поролепиформами (бифуркации рипидистий). Возможно, ближе к остеолепиформам, чем к поролепиформам, стоят и ониходонтиды. Это поддерживается, в частности, открытием новой aberrантной группы тизанолепидин в позднем девоне и раннем карбоне Сибири, обнаружившей сходное строение зубов с ониходонтидами. В соответствии с такими филогенетическими представлениями мы считаем целесообразным на сегодня сохранить деление подкласса *Crossopterygii* на две группы (надотряды) — *Rhipidistia* и *Actinistia* (*Coelacanthi*), не выделяя самостоятельного отряда ризодонтид, как это делают Эндрьюс и Вестолл (Andrews, Westoll, 1970), из состава остеолепиформов. Такое выделение, основанное преимущественно на строении плечевого пояса, представляется нам условным, учитывая его вариабельность у некоторых остеолепиформов (Worobyewa; 1975а, б). И этот вопрос будет оставаться спорным до тех пор, пока не будет достаточно полно известно строение черепа ризодонтид.

Поскольку остеолепиформы являются гораздо более разнообразной структурной группой, чем это считалось до сих пор, мы сохраняем также определенную дробность их деления на семейственные таксоны, следуя здесь в основном Л.С. Бергу (1955). В результате предлагается следующая классификация:

Подкласс *Crossopterygii*

Надотряд Rhipidistia

Отряд *Porolepiformes* (*Holoptychiida*)

Семейство *Porolepididae* Berg, 1940¹

Семейство *Holoptychiidae* Owen, 1860

Отряд *Osteolepiformes* (*Osteolepidida*)

Семейство *Osteolepididae* Cope, 1889

Подсемейство *Osteolepidinae* Cope, 1889

Подсемейство *Gyroptychiinae* Berg, 1955

Подсемейство *Glyptopominae* Goodrich, 1909

¹ Не исключено, что раннедевонский *Powichthys* (Jessen, 1975) представляет новое семейство поролепиформов.

Подсемейство Megistolepidinae Vorobyeva, subfam. nov.

Подсемейство Thysanolepidinae Vorobyeva, subfam. nov.

Подсемейство Megalichthyinae (=Ectosteorhachinae) Berg, 1940

Подсемейство Viluichthyinae Vorobyeva, subfam. nov.

Семейство Lamprotolepididae Vorobyeva, fam. nov.

Семейство Eusthenopteridae Berg, '1955

Подсемейство Platycephalichthyinae Vorobyeva, subfam. nov.

Семейство Panderichthyidae Vorobyeva, 1968

Семейство Rhizodopsidae Berg, 1940

Семейство Rhizodontidae Traquair, 1881¹

Отряд Onychodontiformes

Семейство Onychodontidae Woodward, 1891

Надотряд Actinistia (Coelacanthi)

¹ Это семейство с территории СССР достоверно известно по единственному роду *Ruspoptenion* (Воробьева, Обручева, 1977), представленному преимущественно чешуей (в работе не описывается).

II. МОРФОЛОГИЯ ЧЕРЕПА

I. ДЕРМАЛЬНЫЙ ПОКРОВ

По общему расположению покровных черепных костей и сенсорных каналов на них все *Rhipidistia* обнаруживают большое сходство. Число и форма отдельных костей подвержены индивидуальной изменчивости, и отличия здесь обычно не представляют таксономической ценности.

Различаются следующие комплексы костей: 1) передний (этмосфеноидный) и 2) задний (отико-окципитальный) щиты с расположенной позади них серией экстра-скапулярных костей; 3) кости небной поверхности этмосфеноида; 4) щечная пластина; 5) оперкуло-гулярные кости; 6) небно-квадратный комплекс; 7) нижнечелюстные и симфизные кости; 8) зубные пластинки жаберных дуг; 9) склеротическое кольцо. Последние два комплекса не представлены в материале. Покровные кости небно-квадратного комплекса и нижней челюсти описываются вместе с первичными окостенениями этих структур.

А. ЭТМОСФЕНОИДНЫЙ ЩИТ

Комплекс прочно связанных друг с другом костей, составляющих этмосфеноидный щит, в деталях известен у многих остеолепидид (Jarvik, 1948). В типичных случаях щит образован премаксиллами, роstralной, постростральнoй, носовой и надглазничной сериями, париетальными (= фронтальным, по Ярвику) и интертемпоральными (= супратемпоральным, по Ярвику) костями и пинеальными пластинками (рис. 2, А-Д). У всех *Osteolepidae* и обычно у самых крупных особей остеолепиформов с костным орнаментом скульптуры кости передней части крыши нередко сливаются поверхностно так, что границы между ними снаружи не прослеживаются.

Премаксиллы (*Praemaxillaria*, Pmx) редко бывают самостоятельными (Jarvik, 1942, 1944, 1948) и состоят из лицевой пластины, несущей передние верхнечелюстные зубы, и небной, образующей часть небной пластины щита. Степень развития последней варьирует: у поздних остеолепиформов пластина обычно относительно более широкая, чем у древних форм, и образует срединные отростки, которые могут нести пару крупных передних клыкоподобных зубов (*Megalichthys*, *Platycephalichthys*).

Премаксиллы остеолепиформов часто сливаются со срединной роstralной костью (*rostrale mediale*), пронизанной вентрально этмоидной комиссурой, и передней носовой (*nasale*) в комплексное *naso-rostro-praemaxillare* (NRP) (рис. 2, А), тогда как для поролепиформов считается характерным самостоятельное *rostrale mediale*, с расположенной впереди вершины нейрокrania этмоидной комиссурой (Jarvik, 1966). Однако подобное состояние встречается среди остеолепиформов у *Panderichthys*, являясь, возможно, анцестральным для рипидистий в целом¹. Отнюдь не специфично для поролепиформов и слияние *naso-praemaxillare* с латеральным роstralным элементом (*rostrale laterale*). Варьирующее слияние этих костей наблюдается у *Panderichthys* (рис. 2, В), где оно связано с перемещением ноздрей к оральному краю рыла и сильным перекрытием премаксиллой *rostrale laterale* (Воробьева, 19716).

¹ Ранее Ярвиком (Jarvik, 1942) также отмечались случаи сохранения у отдельных экземпляров *Eustenopteron foordi* самостоятельного *praemaxillare* и возможного образования назо-ростро-премаксиллы у поролепиформа *Glyptolepis*.

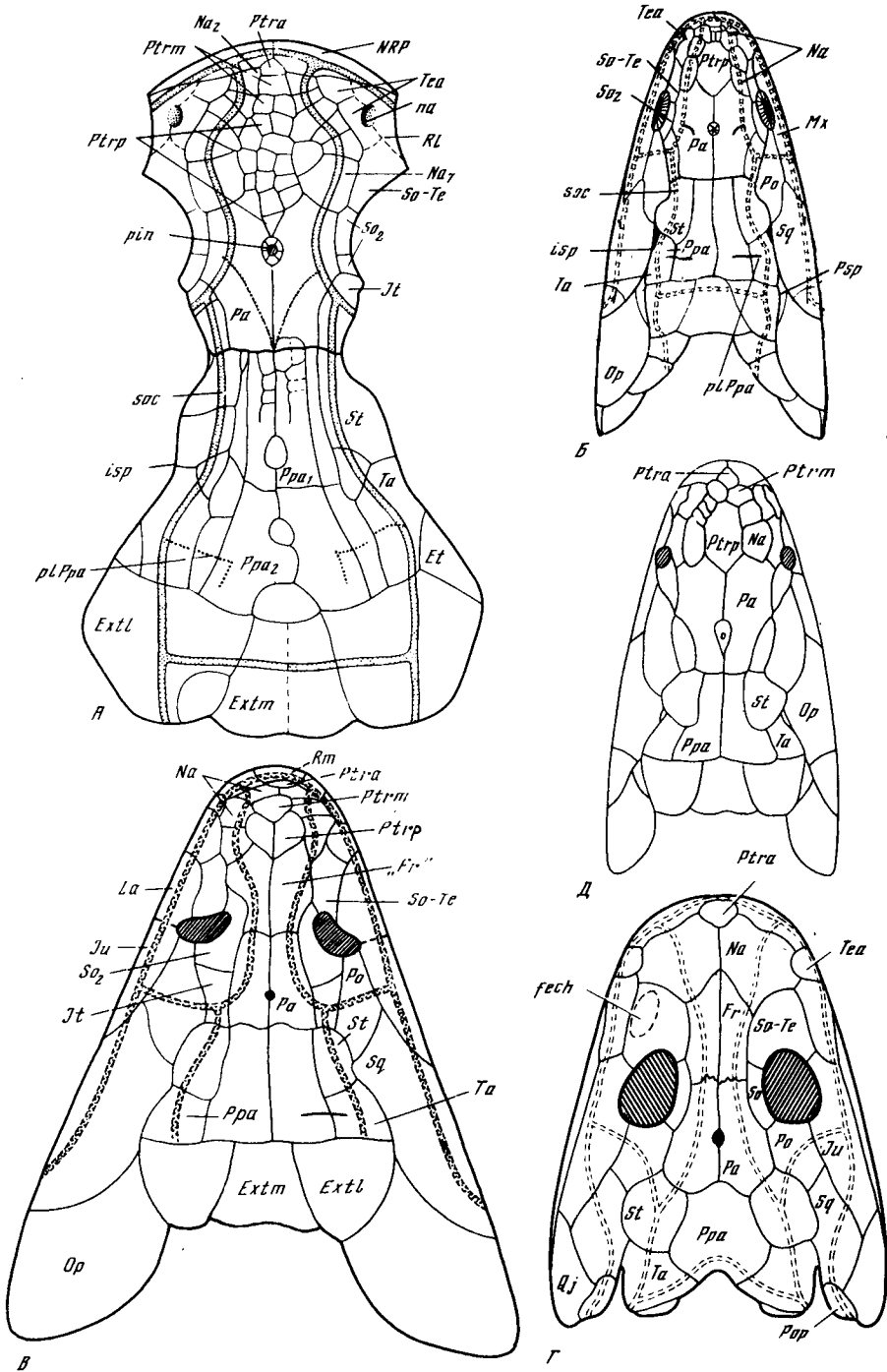


Рис. 2. Крыша этмосфеноида

А — примитивное состояние у остеолепидин, общая схема; Б, Б', Д — прогрессивные кистеперые (*Eusthenopteron*, *Panderichthys rhombolepis*, *Eusthenodon*); Г — древняя амфибия (*Ichthyostega*); А — по Jarvik, 1948; Б — по Jarvik, 1944; Д — по Jarvik, 1952

Необычное строение переднего края рыла обнаруживается у тизанолепин — *Thysanolepis micans*, где этот край, по-видимому, образован короткой непарной косточкой (рис. 38, 7), несущей зубы и, также, судя по многочисленным сенсорным порам, этmoidную комиссуру. Эта косточка по форме напоминает praemaxillare или rostro-praemaxillare некоторых палеонисцид и, возможно, представляет продукт слияния rostrale mediale с обособившимися медиальными участками обеих премаксилл (rostro-praemaxillare)¹.

Постростральная серия (postrostralia) в типичных случаях содержит передний (Ptra), срединные (Ptrm) и задние (Ptrp) элементы. Передний и срединные элементы изредка отсутствуют (*Osteolepis macrolepidota*, *Eusthenodon waengsjoei*) и носовые кости соединяются между собой. Задние элементы многочисленны (до десяти) у остеолепидид (рис. 2, А), у поздних остеолепиформов обычно представлены одной костью (рис. 2, Д). Длина постростральной серии у среднедевонских остеолепидид значительно превосходит половину длины щита, и задняя постростральная кость может достигать пинеального отверстия (у *Osteolepis macrolepidota*, Jarvik, 1948). У поздних остеолепиформов по мере разрастания межорбитальной области протяженность серии сокращается неравномерно внутри семейств. Среди эустеноптерид длина серии значительно превышает половину длины щита у *Eusthenopteron saevesoederberghi*, составляет около половины — у *Eusthenopteron waengsjoei* и *Eusthenopteron trauquairi*, несколько менее этой величины — у *Eusthenopteron foordi* и *Jarvikina wenjukowi* и менее одной трети — у *Platycephalichthys bischoffi*. Множественный состав постростральной серии и ее значительная каудальная протяженность являются, по всей вероятности, примитивными состояниями.

Носовая серия (nasalia, Na), маркируемая надглазничным сенсорным каналом, изменчива по протяженности и числу костей, которые сливаются в различных комбинациях. Обычно число nasalia не превышает семи, и передние обычно входят в состав комплексной naso-rostro-praemaxillare (NRP, рис. 2, А). В отличие от лабиринтодонтов (рис. 2, Г), носовые кости, как правило, не смыкаются по срединному шву, но у *Osteolepis macrolepidota* две-три передние могут контактировать медиально. Каудальный конец nasalia лежит примерно на уровне задней границы постростральной серии. Сравнительно четким таксономическим признаком является положение nasalia относительно надглазничных костей: у эустеноптерид задняя носовая кость контактирует с передней надглазничной, у остеолепидид она граничит также с задней надглазничной костью.

Надглазничная, текто-супраорбитальная (tectale-supraorbitale) серия наиболее полно представлена у остеолепидид, где она, как и у поролепиформов и целакантов, включает четыре элемента: передний (Tea, рис. 2, А) и задний тектальные и супраорбитальные. Обычно tectale posterior и supraorbitale anterior образуют комплексное supraorbito-tectale (So-To, рис. 2, Б, В), однако у *Eusthenopteron foordi* отмечена самостоятельность этих костей (Jarvik, 1948, с. 50). Tectale anterior образует верхний и задний края ноздри и обычно имеет отросток, участвующий в подразделении носовой полости².

Supraorbitale posterior (So₂, рис. 2, Б, В) редко сростается с костями щита и обычно теряется при захоронении. Однако форма этой кости реконструируется по площадкам налегания ее на щите (при наличии щечной пластины). У остеолепидид supraorbitale posterior может быть представлено двумя элементами (So, рис. 2, А).

Ростральная серия представлена rostrale mediale (Rm, рис. 2, В) и rostrale laterale (Rl, рис. 2, А). Обе кости состоят из небных отростков и наружной лицевой части, пронизанной подглазничным сенсорным каналом и этmoidной комиссурой, которые, однако, могут проходить между ростральными костями и премаксиллой (*Panderichthys stolbovi*, *Eusthenopteron obruczevi*).

Rostrale laterale (Rl), образующее нижний край ноздри остеолепиформов, несет дерминтермедиальный отросток (pdm, рис. 7), налегающий на эндокраниальный ин-

¹ Аналогичная, но парная кость между praemaxillaria описана Х.-П.Шульце (Schultze, 1974) в качестве intermaxillare у карбонового *Megalichthys*.

² Отросток не прослеживается, однако, у *Thursius estonicus*.

термедиальный. Степень развития этого отростка, его конфигурация, расположение и характер подразделения им носовой полости варьируют, иногда даже индивидуально. Это может быть связано с различной степенью окостенения отростка (*Platycephalichthys bischoffi*), с разным положением ноздрей (*Eusthenopteron* и *Panderichthys*) и с общим уровнем развития форм в ходе эволюции. У наиболее древних рыб отросток обычно представлен небольшим утолщением по нижнему краю ноздри (*Thursius*, *Cyroptychius*) и сходен с таковым у некоторых поролепиформов — *Porolepis* (Kulczycki, 1960). Эндокраниальный интермедиальный отросток у таких форм скорее всего отсутствует.

У некоторых остеолепиформов (*Megalichthys nitidus*) нижний край ноздри образован двумя костями — пренариальной и постнариальной, из которых с *rostrale laterale* гомологизируется первая, тогда как вторая сопоставляется с *tectale anterior* (Jarvik, 1966).

У наземных позвоночных латеральной роstralной кости соответствует септомаксилла (Jarvik, 1942; Шмальгаузен, 1958а, 1964), которая у хвостатых амфибий гомологизируется не с *rostrale laterale*, а с *dermonariodale* (Dnd, рис. 8, А) поролепиформных рипидистий (Jarvik, 1966). Эта маленькая кость имеется у *Holoptychius* (Jarvik, 1972), у которого она разделяет переднюю и заднюю наружные ноздри и не связана с инфраорбитальным сенсорным каналом, проходящим под ней по премаксилле, что наводит на мысль о вхождении *rostrale laterale* у *Holoptychius* в состав комплексной предчелюстной кости. У изученного нами одного из видов *Glyptolepis* обе ноздри разделены крупной костью (топографически соответствующей, таким образом, *dermonariodale*), однако эта кость участвует вместе с *praemaxillare* в образовании инфраорбитального канала, который проходит вдоль границы обеих костей. Таким образом, "сенсорные" критерии, позволяющие противопоставлять *dermonariodale* и *rostrale laterale*, теряют силу, и гомологизация обеих костей (Parrish, 1967) вполне допустима. Дополнительным аргументом в пользу такой гомологизации служит строение *rostrale laterale* у *Panderichthys rhombolepis*, где она иногда сливается с премаксиллой (NP + R1, рис. 8, В) и вместе с *lacrimale* участвует в ограничении небольшого отверстия (пр?), которое сообщается одновременно с носовой полостью и сенсорным инфраорбитальным каналом и топографически сопоставимо с отверстием задней ноздри у поролепиформов.

Parietalia, парная кость (Pa, рис. 2), занимающая по крайней мере заднюю половину щита и обычно несущая пинеальное отверстие, долгое время сопоставлялось с *frontalia* других рыб и наземных позвоночных. Однако позднее распространилось представление о гомологии ее с *parietalia* тетрапод (Pa, рис. 2, Г), подтверждающееся топографическими соотношениями со структурами нейрокrania (Westoll, 1938, 1943а; Parrington, 1967; Шишкин, 1973). Ярвик также сопоставляет эту кость с *parietalia* лабиринтодонтов, но считает, что она гомологична не теменным, а лобным костям ныне живущих амниот и бесхвостых амфибий (Jarvik, 1952, 1968). Соответственно, он сохраняет за этой костью рипидистий (и лабиринтодонтов) наименование "frontale", которое мы, следуя терминологии Вестолла, заменяем на "parietale".

Пинеальное отверстие (pin, рис. 2, А), достоверно отсутствующее среди остеолепиформов только у мегалихтиин (и, вероятно, у платицефалихтиин), занимает разное положение на крыше черепа располагаясь всегда между *parietalia* (=frontalia, по Ярвику) и нередко окружено пинеальными пластинками. Последний признак может варьировать индивидуально, тогда как положение отверстия характеризует виды, роды, а подчас и таксоны семейственного ранга. У древних и более примитивных форм отверстие находится, как правило, в средней части щита — в межглазничной области и соответственно между передними частями *parietalia* (остеолепидины).

Положение отверстия относительно центра окостенения *parietalia* колеблется в небольших пределах, тогда как относительно орбит и заднего края щита оно меняется существенно (Воробьева, 1962). При переходе к поздним формам нередко отмечается смещение отверстия в посторбитальную область. Это смещение рекапитулируется, очевидно, у лабиринтодонтов, у которых в онтогенезе происходит некоторый сдвиг пинеального отверстия назад (Быстров, 1935; Шишкин, 1973). Вопреки прежним предположениям (Шмальгаузен, 1950а) этот сдвиг не может свидетель-

ствовать против вестоловой гомологии теменных костей у рипидистий и тетрапод, поскольку он происходит у тех и у других в пределах гомологичных костей (parietalia).

Вероятные гомологи лобных костей лабиринтодонтов, до сих пор отмечавшиеся только у *Elpistostege* (Westoll, 1938), обнаружены также у *Panderichthys rhombolepis* ("Fr", рис. 2, В), где они, как и frontalia у ихтиостегид (Fr, рис. 2, Г), достигают сзади середины межглазничного промежутка. Дальнейшее разрастание костей — до уровня заднего края орбит — происходило уже у тетрапод.

Прохождение в "frontalia" у *Panderichthys* надглазничного канала и положение этих костей говорит о их вероятной гомологии с сильно разросшимися задними nasalia. Неясно, ассимилировали ли эти кости также задние постростральные элементы или же последние были вытеснены ими.

Преобразования этмосфеноидной крыши. Если сопоставить крышу этмосфеноида у геологически разновозрастных остеолепиформов, *Elpistostege*, ихтиостег и типичных тетрапод, то отмечается: 1) сокращение числа постростральных элементов до полной их элиминации на стадии ихтиостег¹ (рис. 2, Г); 2) сокращение числа и укрупнение nasalia с последующим их смыканием по срединной линии и преобразованием в frontalia тетраподного типа; 3) ретро-каудальное разрастание лобных костей и вытеснение теменных из межглазничного промежутка; 4) разрастание преорбитальной области и смещение орбит из переднего положения на черепе назад.

В отдельных линиях рипидистий при переходе к поздним формам наряду с сокращением числа postrostralia и nasalia наблюдается интенсивный рост в ретро-каудальном направлении парietальных костей (рис. 2, Д). Таким образом, "изометрические" пропорции этмосфеноидного щита у древних остеолепиформов (рис. 2, А), выражающиеся в срединном положении на нем орбит и пинеального отверстия и примерно одинаковой длине теменных и постростральных костей, изменяются у поздних форм в результате диспропорционального разрастания преорбитального (рис. 2, В) либо, напротив, посторбитального (рис. 2, Б, Д) отделов. При этом происходит относительное смещение орбит назад либо вперед. В первом случае parietalia частично вытесняются из межглазничной области за счет разрастания новообразующихся "frontalia". Аналогичные тенденции роста отмечаются и у лабиринтодонтов, у которых на ранних стадиях онтогенеза наблюдается равномерное разрастание посторбитальной части трабекулярного отдела нейрокrania и покрывающих его дермальных костей (рис. 5, В), а на поздних — неравномерный и интенсивный рост либо только преорбитальной, либо обеих сразу областей с вытеснением parietalia из межглазничного промежутка (Шишкин, 1973).

Б. ОТИКО-ОКЦИПИТАЛЬНЫЙ ЩИТ

Дермальный покров otico-occipitale у остеолепидид в типичных случаях образован тремя парами костей: латерально — supratemporale (St) (= intertemporale, It, по Ярвику) и tabulare (Ta) (= supratemporale, St, по Ярвику), медиально — postparietalia (Pra, рис. 2, Б; 5, В) (= parietale; по Ярвику — Jarvik, 1948). Для остеолепидид и глиптопомин обычна еще extratemporale (Et) — маленькая косточка, образующая задний наружный угол щита (рис. 2, А), которая индивидуально может сливаться с tabulare. У среднедевонских Osteolepididae наблюдаются случаи более дробного подразделения щита в области supratemporale и postparietale (рис. 2, А); двойной состав postparietale отмечается для *Eusthenopteron* (Jarvik, 1944).

Множественность покровных окостенений может рассматриваться как примитивное состояние или быть результатом фетализации.

Широко распространено слияние костей щита, несущих косминовый паркет, которое варьирует индивидуально. Поверхностное слияние костей наблюдается также у форм с костной скульптурой, и в этих случаях швы между костями лучше заметны у молодых особей, а также на внутренней поверхности щита, где прослежи-

¹ Свойственная некоторым лабиринтодонтам (*Eryops*) непарная межлобная кость между передними концами frontalia (Romer, 1947), возможно, соответствовала заднему постростральному элементу рипидистий.

ваются гребешки нарастания, иррадирующие из центра роста костей. Через центры роста *supratemporale* и *tabulare* проходит надглазничный (супраорбитальный) сенсорный канал (*soc*, рис. 2 А,Б), продолжающийся в поступной.

Postparietale (*Ppa*) — анамнестическая кость и ее центр роста пересекается горизонтальной ямочной линией (*p1Ppa*), продолжающейся на *tabulare*. Центры роста *tabulare* и *supratemporale* расположены на одном горизонтальном уровне и смещены в заднюю треть щита (рис. 5,В). Центр роста *supratemporale* лежит в задней либо средней части кости. Конфигурация костей щита и их соотношение варьируют индивидуально (*Jarvik*, 1948). Расположение гребней нарастания указывает на преимущественно передний рост щита. Однако это отнюдь не означает непрерывное экспорциональное удлинение передней его части по мере роста рыбы. Вероятнее всего этот рост приурочивался к относительно ранним стадиям развития дермальных костей (еще до их слияния в щит). В пользу последнего говорит сопоставление щитов у молодых и взрослых особей *Eusthenopteron foordi* (*Thomson*, *Hahn*, 1968) и *Jarvikina wenjukowi*. У первых — по мере роста пропорции щита не менялись. У вторых — отмечается разрастание щита в ширину, сопровождаемое расширением черепной полости. Расположение и характер зон роста на отдельных костях при этом остаются постоянными. *Supratemporale* и *tabulare* росли в ширину примерно с одинаковой интенсивностью на всем протяжении, тогда как *postparietale* расширялось преимущественно сзади. *Tabulare* и *postparietale* удлинялись равномерно, *supratemporale* — интенсивнее в задней половине, в результате чего площадка налегания *postorbitale*, образующая у ювенильных особей *Jarvikina* край брызгальца, смещается в дефинитивном состоянии вперед.

Расширение щита по мере роста рыбы сопровождалось относительным укорочением его¹ и происходило, по-видимому, параллельно в разных линиях: *Gyroptychius Jarvikina*, *Platycephalichalichtys*, *Hyneria*). Спиракулярная выемка впереди образована обычно *supratemporale*, сзади — *tabulare*. Протяженность и глубина ее варьируют. У среднедевонских остеолепидид она обычно небольшая, у поздних форм может быть очень глубокой и длинной, как, например, у *Platycephalichthys*, у которой кости образуют по краю выемки отчетливое понижение. Внутренняя поверхность щита несет в области выемки в разной степени развитый вертикальный гребень, образующий медиальную стенку спиракулярной полости. Гребень может тянуться далеко назад, выполаживаясь либо прерываясь в области гиомандибулярных фасеток и маркируя тем самым их положение. На уровне передней части спиракулярной выемки (либо непосредственно впереди нее) на вентральной стенке валика инфраорбитального канала имеется вырезка, соответствующая дорсальному отверстию спиракулярного канала. У *Jarvikina wenjukowi* и *Platycephalichthys bischoffi* впереди этой вырезки на стенке канала имеются еще две-три, пропускавшие, по-видимому, веточки *n. oticus VII* и кровеносные сосуды к сенсорному каналу. Аналогичные отверстия прослеживаются по ходу валика канала в передней части бриджиевых ям (*fossae Bridgei*) у *Platycephalichthys bischoffi*.

Наружная поверхность щита несет площадки налегания *postorbitale* (*Po*, рис. 2, Б) и экстраскапулярных элементов (*Ext1*, *Extm* рис. 2, А). У остеолепидид *postorbitale*, как правило, далеко не достигает спиракулярной выемки (*isp*), что связано с передним положением орбит. Участие *postorbitale* в образовании края брызгальца у ювенильной особи *Jarvikina wenjukowi* и его оттеснение от этого края у взрослых указывает, возможно, на возрастное удлинение *postorbitale* отдела.

Щит прочно срастается с крышей отико-окципитального отдела нейрокrania, отатки которого обычно сохраняются на внутренней поверхности щита (рис. 44, Г; 45). При этом передний край щита совпадает с передним краем этого отдела моз-

¹ У поролепиформов в процессе эволюции прослеживается, напротив относительное удлинение отико-окципитального щита (*Jarvik*, 1972).

говой коробки, тогда как задний обычно соответствует границе ушной и затылочной его областей. У некоторых форм (*Megapomus*) ушные капсулы выступают назад от щита (рис. 11, Е). По отпечаткам нейрокrania на щитах восстанавливается положение спиракулярного канала, дорсальной гиомандибулярной фасетки, горизонтального и заднего вертикального полукружных каналов, бриджиевых ям. Последние иногда прикрыты тонкой эндохондральной выстилкой, прираставшей к дермальной крыше (*Megalichthys*, *Osteolepis*).

У форм с костной скульптурой вдоль переднего края щита нередко тянется нескульптурированная площадка с неровным задним краем, аналогичная площадке на заднем крае атмосферноидного щита. Костная скульптура на костях щита варьирует у разных видов и на разных стадиях роста. В дефинитивном состоянии она иногда однородна по всей поверхности щита (*Eusthenopteron*, *Platycephalichthys*, табл. XIII, фиг. 4), но может отличаться величиной компонентов орнамента на разных костях (Воробьева, 1962). У *Jarvikina wenjukowi*, например, орнамент мелкобугорчатый на *supratemporale* и *tabulare* и крупнобугорчатый на *postparietale*. При однородном орнаменте мелкие и крупные его компоненты могут чередоваться, однако в зонах нарастания они, как правило, мельче. Более мелкий и однородный орнамент свойствен также молодым особям (табл. XII, фиг. 5). От орнамента взрослых особей он может, кроме того, отличаться по составу компонентов (у *Jarvikina wenjukowi* гребешки с возрастом преобразуются в бугорки).

В. НЕБНЫЕ КОСТИ

Дермальная выстилка вентральной поверхности атмосферноида представлена небной пластиной щита, сошниками и парасфеноидом (рис. 3). Древние рипидистии характеризуются слабым развитием этой выстилки и соответственно значительной обнаженностью нейрокrania в области неба. Развитие выстилки покровных костей прогрессирует в различных филогенетических линиях остеолепиформов, достигая наибольшего развития среди эустеноптерид.

Небная пластина атмосферноидного щита (*lplal*, рис. 3, В) варьирует по степени развития даже индивидуально. У остеолепидин пластина обычно узкая и не имеет срединных и боковых отростков, свойственных поздним остеолепиформам, у которых они покрывают небную яму и могут смыкаться с сошниками. У некоторых поздних форм (*Megalichthys hibberti*) срединные отростки несут клыки (рис. 3, Г).

Сошники (*Vo*, рис. 3, А, Б) у древних остеолепиформов (*Thursius estonicus*) имеют сходное с поролепиформным строение (рис. 3, А), будучи представлены короткими широко раздвинутыми пластинами, ограничивающими небную яму постеролатерально и не контактирующими с парасфеноидом (рис. 3, Б). В отличие от поролепиформов, однако, такие сошники несут, хотя и слабо развитые, озубленные вертикальные пластины. У поздних остеолепиформов в разных линиях прослеживается формирование "типично остеолепиформных" сошников (рис. 3, В) путем: 1) расширения передних и 2) удлинения задних отростков; 3) смыкания сошников друг с другом в области горизонтальных и вертикальных пластин; 4) разрастания последних в высоту; 5) смыкания сошников с парасфеноидом; 6) развития срединных передних отростков до контакта со срединными отростками небной пластины. Все эти преобразования особенно наглядно прослеживаются среди остеолепидид (рис. 3Б, Д, Г).

Преобразования парасфеноида (*Psph*, рис. 3) во многом коррелятивно связаны с сошниками. У остеолепидид парасфеноид с сравнительно коротким основанием, низкими восходящими отростками и умеренно широким шагреневым полем (рис. 3Б; 25, В). В дальнейшей эволюции отмечается росто-каудальное разрастание парасфеноида, внедрение его в межсосовую область и смыкание с сошниками, относительное сужение шагреневого поля (рис. 3, В-Д) и прогрессивное развитие восходящих отростков парасфеноида, выстилающих снаружи базиптеригойдные¹.

¹ Аналогичная дермализация (прогрессивное развитие покровных костей) наблюдается в небноквадратном комплексе за счет разрастания небных и крыловидных костей по вентральной поверхности *palatoquadratum* (см. ниже).

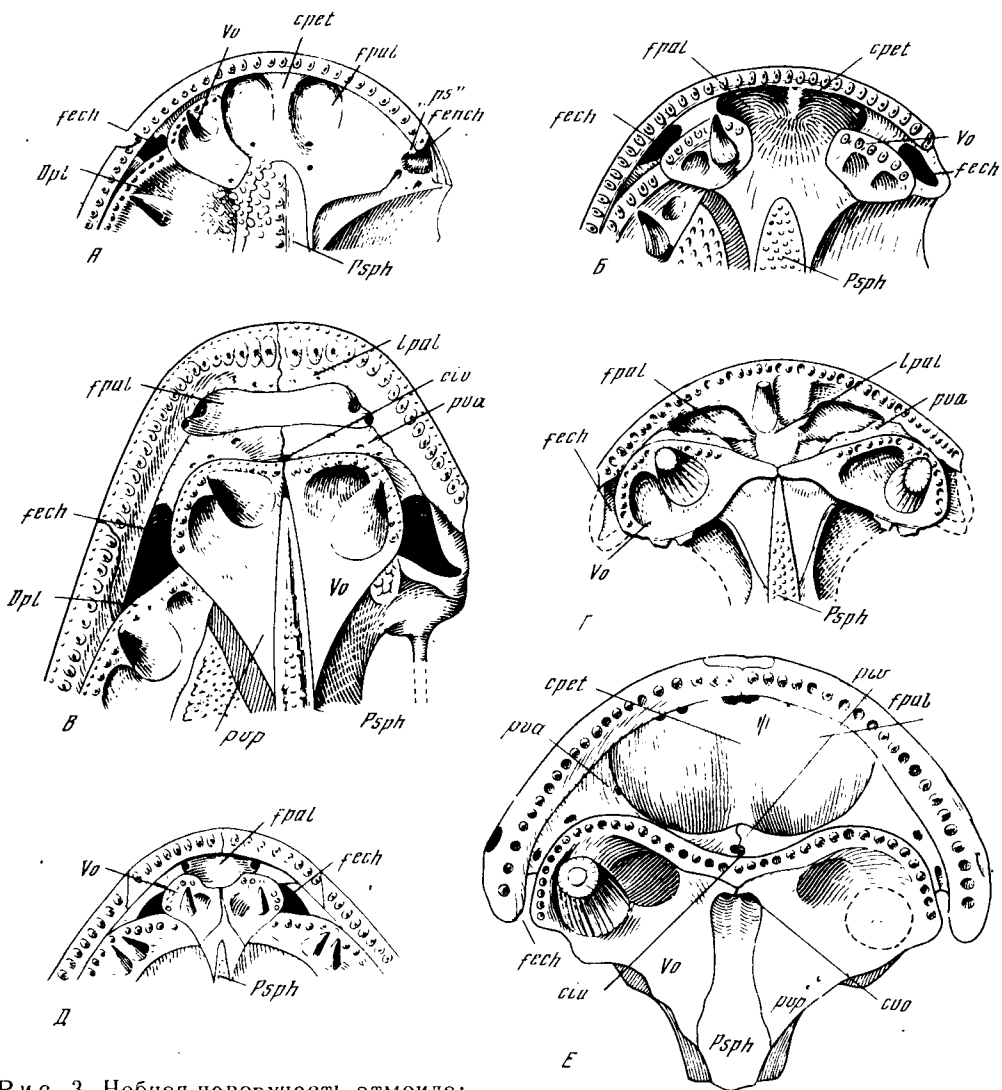


Рис. 3. Небная поверхность этмоида:

А - *Porolepis*; Б - *Thursius estonicus*; В - *Eusthenopteron*; Г - *Megalichthys*; Д - *Gyroptychius pauli*; Е - *Panderichthys stolbovi*; А, В, Г - по Jarvik, 1966

Г. ЩЕЧНАЯ ПЛАСТИНА

Lacrimale (La), jugale (Ju), postorbitale (Po), quadrato-jugale (Qu), squamosum (Sq) и праеоперкулум (Pop) у остеоплеидин остаются самостоятельными (рис. 4, В), хотя и у них два (реже три) последних элемента могут срастаться между собой (табл. IV, фиг. 6). У большинства поздних остеоплеидформов кости щеки образуют единую пластину, в состав которой иногда входит maxillare (Mx). Степень консолидации костей, составляющих эту пластину, может варьировать индивидуально, но обычно в ней разбиваются два комплекса: передний (lacrimale, jugale, а иногда также maxillare и postorbitale) и задний (squamosum, праеоперкулум и quadrato-jugale). Соединение между этими комплексами до известной степени подвижно, поскольку squamosum несет широкую площадку налегания для postorbitale и jugale, вклиниваясь между этими костями, а quadrato-jugale налегает снаружи на maxillare и нижнюю челюсть (рис. 4, В). Postorbitale нередко остается также самостоятельным, объединяя оба комплекса.

Пропорции щечной пластины и составляющих ее костей, так же как участие их в образовании орбитальной вырезки и положение относительно крыши, положение

сенсорных ямочных линий на quadrato-jugale и праеорепкулум и иногда каналов (югального на squamosum), имеют различное таксономическое значение (Воробьева, 1962). Характер перекрывания щечных костей (Jarvik, 1944, 1948) сходен у всех остеолепиформов.

Д. СКЕЛЕТ ОПЕРКУЛО-ГУЛЯРНОЙ МЕМБРАНЫ

У рипидистий по сравнению с другими костными рыбами, включая целакантов, скелет оперкуло-гулярной мембраны имеет, по-видимому, более примитивное строение, обнаруживая двойной состав (рис. 4, А, Г). Помимо обычных брахиостегальных (Rbr) лучей он содержит субмандибулярную серию¹ (Sbm), являющуюся производным не гиоидной, а мандибулярной дуги.

Бранхиостегальные лучи у рипидистий, как и у других рыб, в той или иной степени консолидируются, образуя гулярные пластинки и крышечные кости — орегскулум (Op) и suboregculum (Sop). Характерно присутствие двух больших гулярных пластин, покрывающих большую часть межчелюстной области, которые у поролепиформов заходят также на боковую поверхность головы (рис. 4, Г). Впереди боковые гулария (Gl) обычно связаны срединным непарным (Gm, рис. 4, А), несущим ямочную линию. Медианное гуларе необычно крупное у *Panderichthys* (Worobyewa, 1975a), может редуцироваться в той или иной степени у некоторых поздних форм (глиптомины) (рис. 4, Б). Между suboregculum и гулярными пластинами у остеолепиформов имеется кость, достигающая постеро-вентрального края нижней челюсти и интерпретируемая (Jarvik, 1963) как комплексный субмандибулярно-бранхиостегальный элемент (Sbm-Rbm, рис. 4, А). У некоторых, кроме того, над антеро-дорсальным углом oregculum расположена преспиракулярная пластинка (Psp, рис. 2, Б), представляющая, по-видимому, верхний элемент брахиостегальной серии, который у других, возможно, сливается с oregculum.

Субмандибулярная серия у многих остеолепиформов (*Gyroptychius*, *Thursius*, *Eusthenodon*), как и у поролепиформов, тянется впереди почти до симфиза (рис. 4, А, В), тогда как у других (*Osteolepis*, *Glyptopomus*) оканчивается далеко позади него, вероятно, в результате вторичной редукции. Особенно коротка эта серия у *Megapomus* (рис. 4, Б), где она едва заходит между гулария и нижней челюстью. При полном развитии серии у остеолепиформов в ней насчитывается семь пластинок (рис. 4, А), у поролепиформов (голоптихиид) имеются еще две, расположенные позади нижней челюсти и впереди субмандибулярных лучей (рис. 4, Г). Дорсально к ним примыкает праеорепкулум, которое здесь находится позади quadrato-jugale, частично обособлено от щечных костей и является, вероятно, по происхождению элементом субмандибулярной серии.

Ярвик (Jarvik, 1963) придает большое значение различиям в строении скелета оперкуло-гулярной мембраны у рипидистий. Однако эти различия могут быть связаны с разными эволюционными уровнями развития единого структурного типа рипидистий. При этом попоролепиформное состояние, вероятно, ближе к анцестральному для костных рыб в целом и по ряду признаков предшествует остеолепиформному. Древними особенностями поролепиформов могут считаться: одновременно развитые субмандибулярная и оперкуло-гулярная серия (многочисленность элементов, значительная протяженность и непрерывность серий); слабо выраженная дифференциация скелета оперкуло-гулярной мембраны на крышечные кости и брахиостегальные лучи; отчетливая обособленность праеорепкулум от щечных костей; обычное присутствие срединной гулярной пластинки, а также, по-видимому, сохранение вентрального спиракулярного отверстия и наличие кожной складки в области субмандибулярных пластинок.

Одновременное присутствие субмандибулярной и оперкуло-гулярной серий у рипидистий может свидетельствовать о первоначальном функционировании у костных рыб гиоидной щели наряду с остальными жаберными, когда жаберные крышки мог-

¹ Термин, предложенный впервые О. Иеккелем (Jaekel, 1927), и затем принятый Ярвиком (Jarvik, 1963). Пластинки обеих серий называются также брахиостегальными (Jarvik, 1944, 1948).

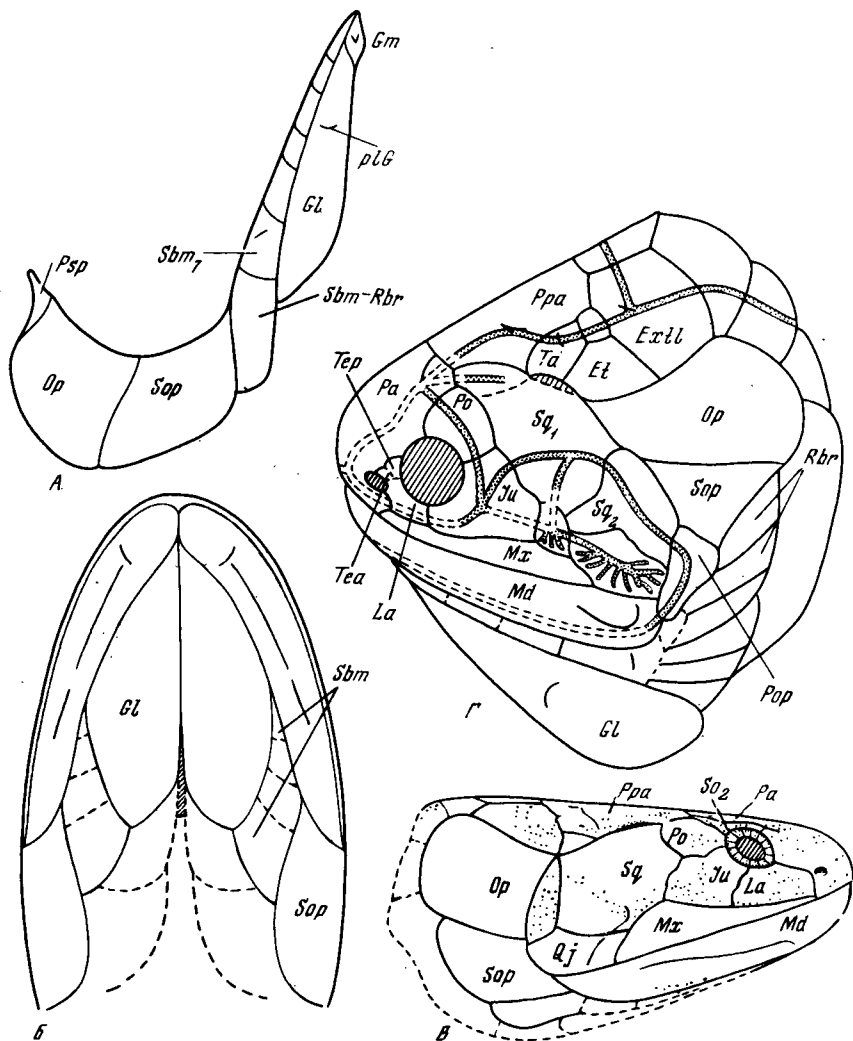


Рис. 4. Оперкуло-гулярная и щечная область:

А — полная бранхиостегальная серия (у остеолепиформов); Б — укороченная серия (*Megarotus markowskyi*); В — щечная область остеолепиформа (*Latvius*); Г — щечная область и бранхиостегальная серия у поролепиформов (*Holoptychius*); А — по Jarvik, 1963; Б — реконструкция, голотип; В — по Jessen, 1966; Г — по Jarvik, 1948

ли присутствовать не только на гиоидной, но и на челюстной дуге. Редукция гиоидной щели могла сопровождаться слиянием крышек обеих дуг (комплексная субмандибулярно-бранхиостегальная пластинка у остеолепиформов) и частичной (рипидистии) либо полной (лучеперые) редукцией субмандибулярной серии.

2. НЕЙРОКРАНИЙ (ЭНДОКРАНИЙ)

В мозговой коробке рипидистий, окостеневающей, как и у других Crossopterygii, в виде двух самостоятельных блоков — переднего (ethmosphenoideum) и заднего (otico-occipitale) — не различимы отдельные окостенения. Неокостеневающие участки сохраняются в дне передней части нотохондрального канала (базикраниальная, или нотохордальная, вырезка, feb); в основании ушных капсул (базикапсулярная фонтанель, febc); в области носовых капсул и изредка вдоль границы затылочного и ушного отделов (боковая затылочная щель — *fissura occipitalis lateralis*, focl и ушная вентральная щель — *fissura oticalis ventralis*, fotv, рис. 5, В).

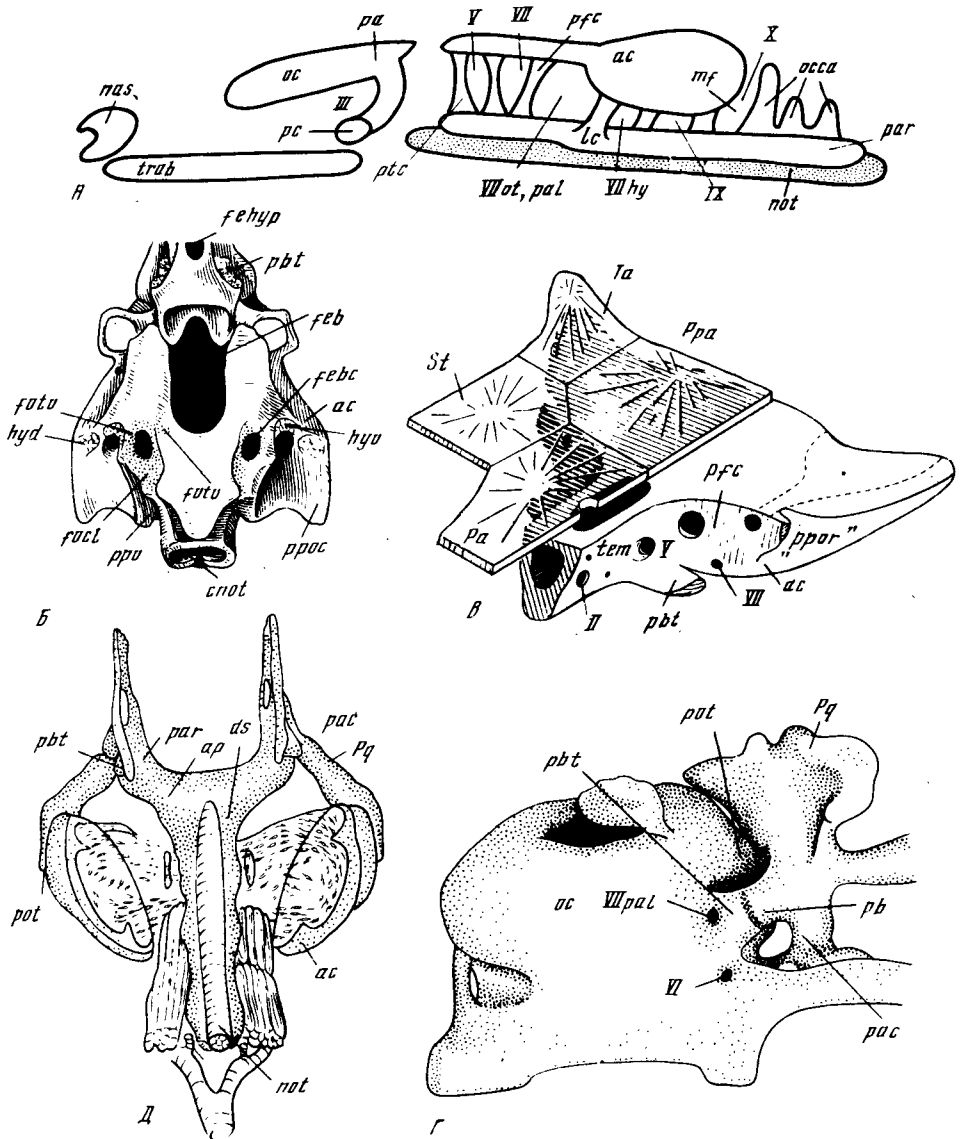


Рис. 5. Черепные компоненты у низших позвоночных:

А – эмбриональный состав нейрокrania у Rhipidistia, схема; Б – связь черепных блоков у кистеперых (*Eusthenopteron*); В – пропорции нейрокrania и костей крыши у личинки лабиринтодонтов; Г, Д – положение ушных капсул относительно переднего конца паракордалий у личинок Urodela (*Hynobiidae*, *Ranodon sibiricus*); Г – длиной 20 мм, Д – длиной 49 мм; А – по Romer, 1937; Б – по Jarvik, 1954; В – по Шишкину, 1973; Г-Д – по Регель, 1968

Вряд ли есть основания говорить о более полном окостенении мозговой коробки у древних рипидистий (Holmgren, Stensio, 1936), поскольку и у поздних форм она окостеневает не менее полно (Воробьева, 1975а). Скорее имеет место широкая изменчивость соотношения кости и хряща локально, на определенных участках черепа – даже у близко родственных представителей и индивидуально, – например, у эустеноптерид (*Eusthenopteron foordi* и *Platycephalichthys bischoffi*). У древнего поролепиформа – *Porolepis* – носовая капсула окостеневает полностью, исключая область вентро-латерального окна. Однако у этой формы вблизи базикапсулярной фонтанели сохраняется обширная хрящевая зона, охватывающая переднюю базикапсулярную комиссуру (Bjerring, 1967). У древних остеолепиформов – *Osteolepis* и *Thursius* – задненосовая стенка окостеневает сильнее, чем у *Porolepis*, но дно

носовой капсулы развито слабее. У *Gyoptichuis elgae* хрящевой могла оставаться большая часть носовой капсулы, тогда как у *Panderichthys stolbovi* и *P. rhombolepis* не окостенела практически вся задненосовая стенка, хотя в остальном капсула хорошо оссифицирована. Затылочный сегмент, вероятно, недоокостеневает у *Osteolepis* (Thomson, 1965), а у пермского *Megalichthys* (= *Ectosteorhachis*, Romer, 1937) сравнительно слабое окостенение этмоида сочетается с полной оссификацией заднего черепного блока и отсутствием базикапсулярной фонтанели (рис. 9, Г).

В онтогенезе рипидистий (насколько об этом позволяют судить данные по *Jarvikina wenjukowi*) затылочный сегмент срастался с ушной областью на поздних стадиях и у ювенильных особей он мог сохранять известную самостоятельность (рис. 9, Б). Поздно окостенела здесь также область базикапсулярной фонтанели и соответствующих комиссур (рис. 9, А).

А. СОСТАВ ЭНДОКРАНИАЛЬНЫХ БЛОКОВ

Нет оснований сомневаться в том, что этмосфеноидный блок черепа кистеперых соответствует прехордальному (трабекулярному, *trab*), а отико-окципитальный-парахордальному (*par*) отделам черепа эмбрионов гнатостомат (рис. 5, А), и что в состав этмосфеноида входит базисфеноидная область вместе с *pila antotica* (*pa*) (Romer, 1937; Jarvik, 1954; Шмальгаузен, 1964; Schaeffer, 1968). Щели между черепными блоками в дефинитивном черепе других гнатостомат соответствует *fenestra prootica* в орбито-темпоральной области, расположенная впереди ушной капсулы (*ac*) и префациальной комиссуры (*pfс*) и используемая для выхода тройничного нерва (V). В верхней части боковой стенки оба блока объединяются *taenia marginalis posterior*, соединяющей заглазничный отросток ушной капсулы с *pila antotica* (de Beer, 1937). В основании черепа (рис. 5, Б) границе блоков соответствует соединение между базисфеноидом и основной пластинкой *basioccipitale*, где у большинства примитивных тетрапод сохраняется хрящ (Romer, 1947).

Вхождение базисфеноидной области в состав этмосфеноида означает, что в формировании этого отдела черепа кистеперых помимо собственно трабекул, имеющих висцеральное происхождение, участвует материал осевого происхождения — акрохордали и, возможно, полярные хрящи (*pc*, рис. 5, А). Это доказывает, что по крайней мере в своей задней части этмосфеноид, как и *otico-occipitale*, имеет сегментный состав. Можно считать общепринятым, что прехордальная часть головы гнатостомат соответствует двум передним предушным сомитам (премандибулярному и мандибулярному)¹ (Goodrich, 1930; de Beer, 1937; Holmgren, 1943). При этом базисфеноидная область вместе с *pila antotica* (*pa*) является, по-видимому, производным мандибулярного, а энтомезенхимная (задняя) часть трабекул вместе с *pila tertotica* — премандибулярного сегментов (Bertmar, 1959; Bjerring, 1967). Некоторые особенности эмбрионального развития хвостатых амфибий (Нупобиidae рис. 5, Г, Д) дали основание (Регель, 1968) для предположения о вхождении в этмосфеноидный блок кистеперых также предушного (гиоидного) сомита, производным которого считаются в таком случае передние парахордали (*ар*, рис. 5, Д).

Однако передние парахордали — образование весьма непостоянное. Помимо хвостатых и бесхвостых амфибий они известны у дипной, некоторых костистых рыб (*Gasterosteus*), птиц и у единичных млекопитающих (*Lepus* — см. de Beer, 1937). Наличие или отсутствие их зависит, по-видимому, от небольших гетерохроний в развитии (Северцов, 1899), и самостоятельность закладки не имеет особого филогенетического значения (de Beer, 1937). Протяженность передних парахордалей варьирует, и в типичных случаях задние парахордали развиваются в постушной области (de Beer, 1937; Holmgren, 1943; Шмальгаузен, 1964), так что в образовании первых участвуют обычно межушные сомиты. Передние парахордали, как правило, образуют префациальную (*pfс*) и переднюю базикапсулярную, а иной раз и заднюю базикапсулярную комиссуры (de Beer, 1937; Шмальгаузен, 1964). Эти комиссуры входят в состав отико-окципитального отдела черепа кистеперых (рис. 5, А), и предположение о вхождении "предушных" передних парахордалей в этмосфеноид рипидистий

¹ А также, возможно, согласно последним исследованиям шведских палеоихтиологов, включает терминальный сомит, расположенный впереди премандибулярного.

стей неизбежно ведет к сомнительному выводу о негомологичности данных структур у кистеперых и всех прочих гнатостомат. Трудно понять и потерю топографической связи гиоидного бранхиомера (гиоидная дуга и спиракулярный жаберный мешок) с соответствующим ему преддушным сомитом, если допустить, что он входит в этмосфеноид. Вполне возможно, что парахордалии кистеперых подразделялись на "передние" и "задние", из которых передние были короткими и располагались почти исключительно в преддушной области. Границу между передними и задними парахордалиями в таком случае отмечает *fissura oticalis ventralis* (fotv, рис. 5, Б), расположенная непосредственно позади передней базикапсулярной комиссуры (*Eusthenopteron* – Jarvik, 1954).

Подразделение черепа кистеперых на два блока сопоставимо с аналогичным разделением эмбрионального хондрокrania гнатостомат на ранних стадиях онтогенеза. Дело не меняется от того, что в состав этмосфеноида помимо трабекул вошли акрохордалии: эти хрящи возникают в связи с поперечной комиссурой между премандибулярными сомитами и при своем формировании обычно теснее связаны с трабекулами, чем с парахордалиями (de Beer, 1937). В.Грегори¹, по-видимому, первый высказал мысль, что подразделение черепа на блоки могло быть филогенетически исходным для позвоночных. Позже к аналогичному выводу пришел Ярвик (Jarvik, 1954). Такой вывод предполагает, что кистеперые рыбы либо обособились на уровне "протогнатостомат" и, следовательно, до своего первого появления в палеонтологической летописи прошли длительную и совершенно неизвестную историю (Jarvik, 1960), либо что все остальные группы рыб приобрели монолитный череп независимо друг от друга. Большинство авторов поэтому считают подразделенный череп кистеперых специфической адаптацией, которую Шмальгаузен (1960, 1964) связывает с приспособлением к "затаенному" дыханию. По мнению Ромера (Romer, 1937), к которому присоединяется и автор, эта новоприобретенная черта кистеперых основывается на сохранении у взрослых раннего эмбрионального состояния. Ромер (Romer, 1937) впервые дал схему эмбрионального расчленения черепа кистеперых (рис. 5, А). Существенные дополнения в эту схему внес Ярвик (Jarvik, 1954), выделивший в отделах эндокrania элементы висцерального и соматического происхождения. Последующие уточнения схемы сделаны Г.Бертмаром (Bertmar, 1959), Х.Бьеррингом (Bjerring, 1967, 1968) и Б.Шеффером (Schaeffer, 1968).

По схеме Ромера (рис. 5, А) собственно трабекулы (trab) образуют основание этмосфеноида между гипофизарной областью и носовыми капсулами (nas) ниже отверстий для n. opticus и гипофизарной вены. Боковая стенка этмосфеноида позади носовых капсул образована эмбриональными орбитальными хрящами (ос.). В связи с разделением эндрокrania на два блока *taenia marginalis posterior*, соединяющие у других позвоночных орбитальные хрящи с ушными капсулами (ас), у кистеперых разорваны межкраниальной щелью. Передняя часть *taenia marginalis* представлена дорсальными сочленовными отростками этмосфеноида, а задняя – латеродорсальным выступом височной области заднего блока. Поперечный костный мостик, формирующий *crista cellaris* и основание заднего края этмосфеноида (рис. 5, Б), идентифицируется с акрохордалиями, а задняя часть боковой стенки этмосфеноида, соединяющей орбитальные хрящи с *crista cellaris* и расположенная позади отверстия гипофизной вены – с *pila antotica*. Полярные хрящи (рс, рис. 5, А) по Ромеру, расположены в области базиптеригоидных отростков (pbt, рис. 5, Б). Переднее основание *taenia marginalis posterior* представлено задними верхне-боковыми выступами этмосфеноида. Позднее в боковой стенке этмосфеноида были выделены *pilae metoptica*, расположенные между отверстиями для n. opticus и n. oculo-motorius (Bertmar, 1959).

В *otico-occipitale* отмечается четкое подразделение на затылочную (осса) и ушную (ас, рис. 5, А) области (Jarvik, 1954). *Fissura oticalis ventralis* (fotv, рис. 5, Б) разделяет парахордалии² на задние и передние; последние принимают участие в образовании передней базикапсулярной комиссуры. Между передними парахордали-

¹ См. ссылку на устное сообщение Грегори в отчете А.Ромера (Romer, 1937).

² Имеющие, в отличие от трабекул, не висцеральное, а соматическое происхождение.

ями пожизненно сохраняется переднее базикраниальное окно (feb), соответствующее эмбриональной фонтанели.

Предушная височная стенка, соответствующая в основном префациальной комиссуре (Romer, 1937), у кистеперых занимает продольное положение и необычайно удлинена (рфс рис. 5, А), что резко отличает этих рыб от всех гнатостомат. Однако предушная часть парахордалей относительно длинна на ранних стадиях онтогенеза практически у всех позвоночных (de Beer, 1937). Поэтому возможно, что укороченность префациальной комиссуры, например у амфибий (ср. рис. 5, В и 5, Д с рис. 5, А), является вторичным состоянием. Явно вторично исчезновение префациальной комиссуры, ведущее к совместному выходу тройничного и лицевого нервов через единую fenestra rootica, характеризующее осетровых, дипной и бесхвостых амфибий (de Beer, 1937).

Б. ИНТРАКРАНИАЛЬНЫЙ КИНЕТИЗМ

Эндокраниальные блоки связаны хордой, "пронизывающей" otico-occipitale (ot) и входящей в углубление на задней поверхности этмосфеноида (et) под черепной полостью (pot, рис. 6, А). Кроме того, оба блока соединяются непосредственно на уровне черепной полости и над нотохордальной фасеткой этмосфеноида.

Дорсальная связь черепных блоков у большинства рипидистий осуществляется налеганием переднего края отико-окципитального щита на задний выступ этмосфеноида (рис. 6, В, Г). Нескольким видоизменено это соединение у *Megalichthys*, у которого этмосфеноидный выступ образует два коротких дорсо-латеральных отростка, входящих в ямки на otico-occipitale (Romer, 1937). Перекрывания щитов не наблюдается. Линия их стыковки прямая либо слегка выпуклая вперед, реже зубчатая (*Panderichthys rhombolepis*). Оба щита могут объединяться налегающими на них сверху связующими косточками (Jarvik, 1944)¹.

У ряда остеолепиформов имелось вентральное соединение блоков посредством сочленовных отростков этмосфеноида (pr. connectens, pcv, рис. 6, Б, В), выше которых оставалась латерально интракраниальная щель (рис. 6, В). У некоторых поздних форм (*Eusthenopteron*, *Rhizodopsis*) блоки соединены в "стык" по всему краю черепной полости (рис. 6, Г).

Характером "стыковки" черепных блоков определялся в значительной мере интракраниальный кинетизм у рипидистий. Если при соединении блоков "в стык" возможны лишь ничтожные смещения ("качания") этмосфеноида, то соединение посредством сочленовных отростков допускало его заметное опускание (и поднимание) относительно otico-occipitale. Механизм его действия по-разному оценивается исследователями. Шмальгаузен (1960, 1964) говорит о подтягивании этмосфеноида назад, сопровождающемся его опусканием. Ромер (Romer, 1937) предполагает, что в состоянии покоя этмосфеноид был максимально опущен, тогда как по Томсону (Thomson, 1967a) из этого среднего положения он мог опускаться и подниматься.

Представляется, что "нормальным" было выпрямленное положение этмосфеноида, сочетающееся с относительно широким налеганием на его дорсальный выступ отико-окципитального щита. Опускаясь, этмосфеноид поворачивался вокруг поперечной оси, проходившей через одну из нижних интракраниальных связей — вентральные сочленовные отростки либо через передний конец хорды, соединявшейся связками с этмосфеноидом (Romer, 1937). Такое предположение наиболее вероятно, поскольку при более высоком положении оси вращения опускание этмосфеноида возможно лишь при сжатии вдоль длинной оси массивной хорды², оболочка которой могла частично окостеневать (Romer, 1937). В остальных интракраниальных соединениях происходило, по-видимому, скольжение суставных поверхностей, что подтверждается их широким перекрыванием как в области сочленовных отростков, так

¹ Томсон (Thomson, 1967a) считает такие косточки аномалией патологического характера, однако следы их присутствия обнаружены у ряда остеолепиформов (*Eusthenopteron*, *Platycephalichthys*, *Jarvikina*).

² Ромер (Romer, 1937) пишет о дорсо-вентральном сгибании хорды.

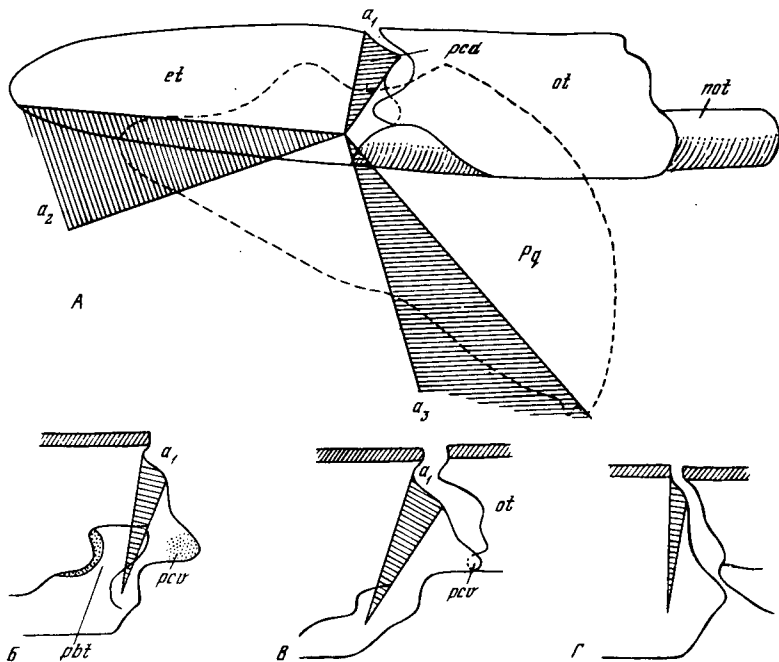


Рис. 6. Межкраниальный кинетизм черепа остеолепиформов:

А — схема углов движения этмосфеноида, отико-окципитального отдела и palato-quadratum ($a_2 = a_1 = a_3$); Б, Б', Г — угол скольжения блоков в дорсальном сочленении (Б — *Jarvikina*; Б' — *Gyroptychius*; Г — *Rhizodopsis*)

и дорсального выступа этмосфеноида. Главным "рабочим" движением интракраниального кинетизма было, вероятно, опускание этмосфеноида, обеспечивавшееся мощной подчерепной мышцей (*m. subcranialis* = *m. basicranialis* 2, Bjerring, 1968; Jarvik, 1972). Эта мышца, известная у латимерии как *m. subcephalicus* (Millot, Anthony, 1958b), у ископаемых кистеперых могла занимать впадины на вентральной поверхности ушных выступов, прикрывавшиеся снизу паротикальными зубными пластинками (Bjerring, 1967). Месту ее прикрепления к этмосфеноиду соответствуют глубокие борозды по бокам заднего конца парасфеноида. Подчерепная мышца не имеет прямого антагониста, но подъем этмосфеноида мог достигаться действием *m. levator arcus palatini* (благодаря достаточно жесткой связи небно-квадратного комплекса с этим блоком¹), а также подъязычной мускулатуры через висцеральный скелет (Thomson, 1967a), по-видимому, *m. sagacobranchialis* и *m. sagacohyoideus* (Шмальгаузен, 1960, 1964). Известную роль в этом движении могла играть и эластичность хорды, несколько деформировавшейся при сокращении *m. subcephalicus*.

Даже максимальное опускание этмосфеноида не приводило, вероятно, к потере связи его сочленовных поверхностей с otico-occipitale. Ширина дорсального выступа может поэтому давать представление об амплитуде смещений этмосфеноида, которая выражается углом с вершиной в центре хордальной фасетки и сторонами, пересекающими соответственно передний и задний края дорсального выступа (a_1 , рис. 6). Величина этого угла не превышает 8–9° (*Megalichthys*, *Gyroptychius*) либо 4–5° (*Thursius*, *Rhizodopsis*, *Jarvikina*). Небольшая амплитуда интракраниальной подвижности согласуется с сохранением целостности сосудов, нервов и сенсорных каналов, переходящих с одного черепного блока на другой. Незначительное растяжение перечисленных структур могло осуществляться за счет эластичности их стенок.

¹ Такое действие *m. levator arcus palatini* возможно лишь при положении оси вращения этмосфеноида вентральнее мест прикрепления мышцы к otico-occipitale и небно-квадратному комплексу.

Опускание этмосфеноида должно было вызывать поворот небноквадратного комплекса (Pq, рис. 6, А) вокруг той же поперечной оси с поворотом переднего конца его — вниз и назад, задневерхнего угла — вверх и вперед, а задненижнего — вверх и назад. Эта простая схема усложняется тесной связью постеро-дорсального края palato-quadratum с гиомандибулой и двойным причленением последней к otico-occipitale. Такое сочленение позволяло повороты гиомандибулы вокруг вертикальной оси, проходившей через обе сочленовные головки этой кости, с отведением ее дистального конца вперед и наружу и приведением его затем назад и внутрь. Связь с гиомандибулой вела к трансформации постеро-дорсального смещения задненижнего угла небно-квадратного комплекса в постеро-медиальное и соответственно обратно — в антеро-латеральное (Шмальгаузен, 1960, 1964; Thomson, 1967a). Подобная трансформация требовала смещения небно-квадратного комплекса и его деформации (поперечного изгибания) на уровне бази- и супраптеригоидного сочленений с мозговой коробкой. Однако массивность небно-квадратного комплекса и его нередко жесткая фиксация на этмосфеноиде делает эту трансформацию незначительной. Подвижность гиомандибулы была не столь существенным фактором в ограничении интракраниального кинетизма, как это предполагается (Thomson, 1967a). Последний в основном определяется характером соединения черепных блоков и характером контакта покровных щитов. При этом даже у латимерии, у которой прилежащая к otico-occipitale квадратная часть palato-quadratum окостеневаает самостоятельно, а гиомандибула значительно обособлена от нее, возможны были лишь весьма ограниченные движения этмосфеноида (Millot, Anthony, 1958a).

Существует представление (Thomson, 1967a), что увеличение относительной длины этмосфеноида вело к ограничению интракраниального кинетизма, поскольку при заднем положении интракраниального сустава небольшие движения в нем приводили к существенным смещениям переднего конца черепа (a_2) и связанного с ним небно-квадратного комплекса. Однако величина углового смещения (a_3) последнего определяется исключительно угловым смещением этмосфеноида (a_1 , рис. 6, А) в интракраниальном суставе, так как комплекс поворачивается вместе с ним вокруг одной и той же поперечной оси. Абсолютное же смещение комплекса даже повышается у форм с относительно удлиненным otico-occipitale, поскольку у них задненижний угол palato-quadratum дальше удален от оси интракраниального сустава. Небно-квадратный комплекс становится существенным фактором в ограничении кинетизма, по-видимому, лишь с появлением жестких ушных связей, при которых palato-quadratum фиксируется одновременно на обоих черепных блоках. При лигаментарном характере ушной связи подвижность этмосфеноида, вероятно, существенно не нарушается.

Функциональное значение интракраниального кинетизма у кистеперых недостаточно ясно. Предположение Ромера (Romer, 1937) о том, что он способствовал более широкому раскрытию рта при проглатывании пищи, мало убедительно, поскольку главной "кинетической" мышцей была опускающая этмосфеноид *m. subganialis* и нормальным было отнюдь не максимально опущенное положение этмосфеноида. Сомнения вызывают и популярные в прошлом суждения об амортизирующей функции интракраниального кинетизма, способствующего смягчению толчков при заглатывании добычи (Watson, 1926; Moy-Thomas, 1939). Реально такая амортизация осуществляется скорее в соединениях hyomandibulare и palato-quadratum с нейрокранием (особенно, в базиптеригоидном сочленении).

Недостаточно аргументировано также высказывание (Thomson, 1967a), что *m. subganialis* существенно повышала силу сжатия жертвы челюстями. Прикрепление подчерепной мышцы к этмосфеноиду в непосредственной близости от оси интракраниального сустава свидетельствует о ее преимущественной работе на скорость, а не на силу опускания рыла. В этой связи сомнительной кажется и гипотеза (Шмальгаузен, 1960, 1964), будто интракраниальное сочленение обслуживало механизм "затаенного" дыхания. Дыхательные движения должны быть при этом замедленными, чтобы токами воды не "спугнуть" подкарауливаемую жертву, что не увязывается с быстрым действием *m. subganialis*. Против этой гипотезы свидетельствует также ослабление интракраниальной подвижности у придонных рипидистий, для которых "затаенное дыхание" было бы особенно важным. Наибольшего внимания заслуживает, по-видимому, предположение (Thomson, 1967a), согласно которому опу-

скание этмосфеноида, сопровождающееся оттягиванием назад и внутрь небо-квдратного комплекса и приведением нижней челюсти, могло способствовать заглатыванию пойманной добычи. Однако такая элементарная функция вряд ли оправдывает всю сложность морфологического разделения черена на два блока, и здесь можно скорее говорить об использовании интракраниальной подвижности, а не о причинах ее появления у кистеперых рыб.

В. ЭТМОИД

Наиболее известно строение передней — этмоидной части *ethmosphenoideum* у *Eusthenopteron* и *Porolepis* (рис. 7, Д, Е) (Jarvik, 1942, 1954). Данные о структурах этого отдела у других рипидистий весьма отрывочны и неравноценны. В отношении интерпретации структур этмоида взгляды расходятся. Ярвик (Jarvik, 1942) полагает, что: 1) по строению этмоида остеолепиформы и поролепиформы резко отличаются друг от друга и от всех прочих рыб, включая целакантов; 2) в пределах каждого из двух стволов рипидистий строение этмоида не претерпевает существенных изменений при переходе от древних форм к поздним. Иного мнения придерживаются другие исследователи (Kulczycki, 1960; Воробьева, 1962, 1971в, 1974а, б; Worobyewa, 1975b; Thomson, 1962, 1968b), которые считают различия в строении этмоида между остеолепиформами и поролепиформами не столь существенными. Новые данные по строению этмоида у геологически разновозрастных и филогенетически разных остеолепиформов подтверждает многообразие их структур, показывая однако, что масштаб различий в строении этмоида между типичными остеолепиформными и поролепиформными рипидистиями порой недооценивается (Thomson, 1962, 1964).

Ярвик (Jarvik, 1942) выделял 26 особенностей строения этмоида, отличающих оба ствола рипидистий, среди которых наряду с существенными признаками перечислялись явно второстепенные: частью эти признаки коррелятивно связаны друг с другом, частью они менее специфичны, чем это предполагалось. Одной из отличительных особенностей поролепиформов (Jarvik, 1942, с. 489) первоначально считалось наличие широкой межносовой области (рис. 7, Е), вмещающей переднюю (этноидную) часть черепной полости, в отличие от остеолепиформов, где межносовая область обычно представлена узкой перегородкой (рис. 7, Д). Более поздние исследования показали, что этмоидная полость рипидистий является артефактом (Воробьева, 1971б; Jarvik, 1966, 1972; Worobyewa, 1975b), а широкая межносовая область свойственна также ряду остеолепиформов. Этот признак, по-видимому, следует считать первичным для рипидистий, поскольку ширина межносовой области зависит не столько от общей конфигурации этмоида, сколько от размеров носовых капсул (ср. нас, рис. 7, А, Б) и их положения (Воробьева, 1971б). Поэтому широкая межносовая область свойственна не только ширококрылым формам (*Gyroptychius*, *Platycephalichthys*, *Porolepis*, рис. 7, Б, Г, Е), как представлялось ранее (Шмальгаузен, 1964), но и относительно узкорылым, если последние имеют маленькие носовые капсулы (*Panderichthys*, рис. 7, Ж), которые к тому же могут быть поперечно ориентированы вдоль переднебокового края рыла (среднедевонские остеолепидиды, рис. 7, Б).

Другой специфической особенностью поролепиформов считается (Jarvik, 1942) наличие на вентральной поверхности этмоида большой парной небной ямы, подразделенной срединным эндокраниальным гребнем (срет, рис. 3, А, Е) и приуроченной к межносовому отделу. У типичных остеолепиформов небная яма (fpa1, рис. 3, В, Г) расположена в предносовом отделе, образует мелкие парные боковые углубления (преназальные ямки) и выстлана большей частью покровными костями (небными пластинами и отростками сошников), в то время как нейрокраний непосредственно выходит на поверхность лишь в области небольшой передней небной вырезки.

В передней небной яме всех рипидистий реконструируется межчелюстная железа, сопоставляемая Ярвиком у поролепиформов с парной межчелюстной железой хвостатых, а у остеолепиформов — с непарной железой бесхвостых амфибий. Первичная непарность железы у остеолепиформов обосновывается наличием у них непарного межсошникового канала для ее выводного протока, проходившего между сошниками и соединяющего небную яму с позади лежащей частью ротовой полости (сiv, рис. 3, В, Е).

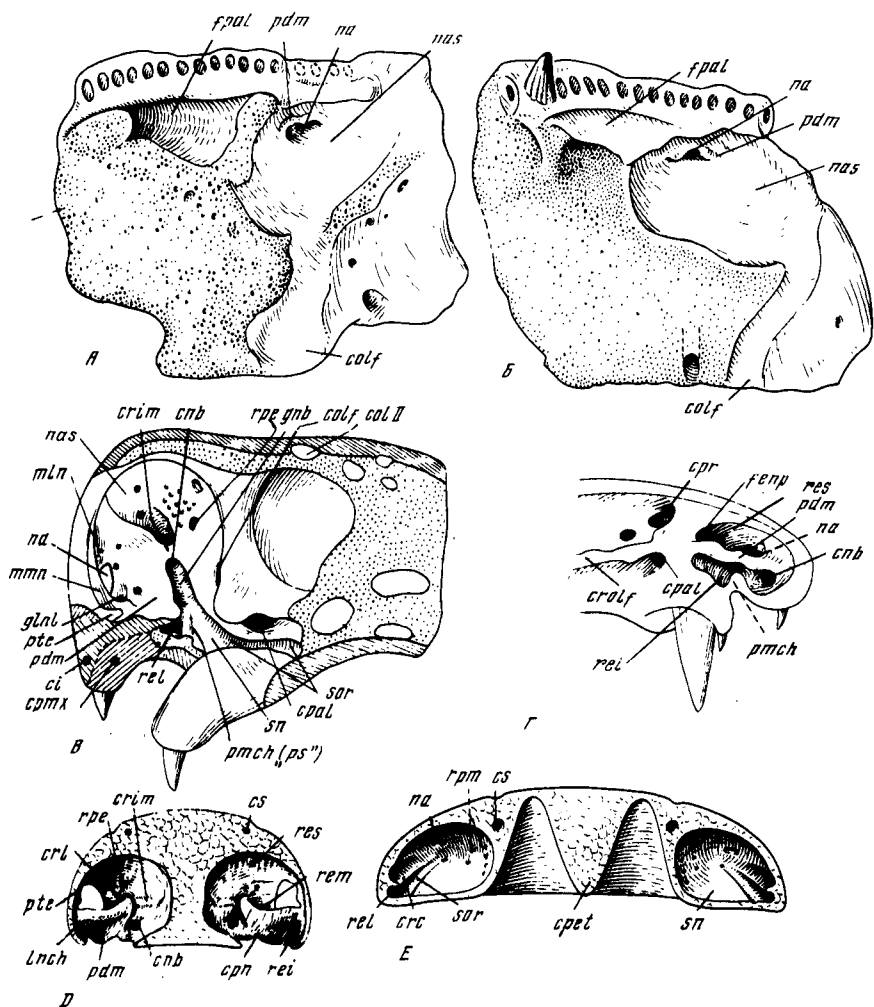


Рис. 7. Носовые капсулы Rhipidistia:

А, Б — переднее положение и слабая дифференциация капсул у древних форм (А — *Porolepis*; Б — *Gyroptychius elgae*; В, Г — вид на носовую капсулу со стороны внутреннего задненосового отверстия: В — *Panderichthys stolbovi*; Г — *Platycephalichthys bischoffi*; Д, Е — поперечные распилы через этмоид и носовые капсулы: Д — остеолепиформа (*Eusthenopteron*) и Е — поролепиформ (*Porolepis*); А — по Kulczycki, 1960; В — по Воробьевой, 1971б; Г — по Воробьевой, 1962; Д-Е — по Jarvik, 1942

Ряд авторов отмечают однако возможность гомологии небных ям и расположенных в них структур у рипидистий (Thomson, 1968b; Parsons, Williams, 1963; Peregud, 1968). Это подтверждается и на некоторых наших материалах по остеолепиформам. Так, у среднедевонских остеолепидид с широкой межносовой областью и поперечно ориентированными носовыми капсулами (*Gyroptychius*, *Thursius*, *Shirolepis*) предносовой отдел этмоида практически не развит и небное углубление, как и у поролепиформов (fpal, рис. 7, А), расположено в межносовой области (рис. 7, Б; табл. IV, фиг. 2, 8; табл. II, фиг. 6). Сходство с небной ямой поролепиформов может усиливаться у них также: 1) вследствие слабо развитой дермальной выстилки и соответственно больших размеров небной вырезки, 2) присутствия в передней части ямы срединного эндокраниального выступа (cret), 3) захождения ямы между сошниками (Vo), 4) широкой раздвинутости последних и 5) отсутствия непарного межсошникового канала. Отличия от типичной поролепиформной межносовой ямы здесь (*Thursius*, рис. 3, Б) сводится, по сути дела, к меньшей глубине ямы и слабому развитому срединному эндокраниальному гребню. Отдельные признаки сходства с поролепиформами

мами в строении небной ямы обнаруживаются также и у более поздних остеолепиформов. У *Panderichthys stolbovi*, например (Vorobyewa, 1973), небная яма длинная, почти лишена дермальной выстилки и отчетливо подразделена сзади эндокраниальным гребнем (срет, рис. 3, E). Присутствие последнего, по-видимому, не столь необычно для остеолепиформов. Зачаточный широкий низкий гребень, разделяющий преназальные ямки, имеется фактически у всех этих рыб, в том числе и у *Eusthenopteron* (ср. Jarvik, 1942), (рис. 48, 56); но у большинства он скрыт под покровными костями. В последних случаях на присутствие эндокраниального гребня может указывать развитие на его поверхности срединного выступа, образованного отростками предчелюстных костей или сошников (*Megalichthys*, *Platycephalichthys*, *Megistolepis*, рис. 35, B).

Многие авторы не без основания считают, что строение небной ямы определялось в значительной мере развитием зубов на симфизе нижней челюсти, которые при сомкнутых челюстях входили в эту яму (Holmgren, Stensiö, 1936; Romer, 1937; Thomson, 1962, 1968b). Присутствие в небной яме зубной спирали у голоптихий — *Glyptolepis* (Jarvik, 1972) и передних клыкоподобных зубов у некоторых остеолепиформов — *Megalichthys* (Thomson, 1962) и *Lamprotolepis* подтверждает связь ее глубины, протяженности и степени обособленности с характером озубления. Соответственно у форм с мелкими передними нижнечелюстными зубами (*Eusthenopteron foordi*, среднедевонские остеолепидиды) небная яма неглубокая; с появлением крупных зубов (*Eusthenopteron*, *sauesoederberghi*, *Jarvikina wenjukowi*) либо клыков (*Megalichthys*, *Megistolepis*, *Platycephalichthys*) яма углубляется. Длина небной ямы при этом варьирует. У *Platycephalichthys* и *Megistolepis* узкая и глубокая небная яма разделена высоким срединным дермальным выступом и практически целиком занята зубами. Межчелюстная железа у них могла располагаться либо вдоль срединного выступа, либо диффузно по стенкам ямы. В типичных случаях межчелюстная железа находилась, по-видимому, в центральной части ямы, ближе к предчелюстным костям. У *Panderichthys* небная яма значительно удлинена, на границе между нейрокранием и центральной частью небной пластины имеется крупное отверстие, ведущее в предэтомидную ямку, расположенную между этmoidом и дермальным щитом (Воробьева, 1971б). Возможно, как и у бесхвостых амфибий, в этой ямке помещалась передняя часть межчелюстной железы.

Число и положение каналов, соединяющих небную яму с задней частью ротовой полости и пропускавших по Ярвику (Jarvik, 1942) протоки межчелюстной железы, у остеолепиформов изменчиво. У *Eusthenopteron*, *Eusthenodon* (Jarvik, 1942), *Platycephalichthys* (Воробьева, 1959, 1962) и *Megistolepis* известен один непарный межсошниковый канал; у *Megalichthys* (Jarvik, 1966) — один парный межсошниковый; у *Panderichthys stolbovi* (Vorobyewa, 1973) — непарный межсошниковый и парный сошниковый (между парасфеноидом и сошниками)¹.

Г. НОСОВЫЕ КАПСУЛЫ

По Ярвику (Jarvik, 1942), у остеолепиформов, как и у *Anura*, носовая полость в области передней ноздри подразделена на верхний (*recessus superior*) и нижний (*recessus inferior*) отделы, между которыми вклинивается небольшой средний (*recessus medius*) у переднего края ноздри, слабо отграниченный от *recessus superior* (*res, rei, rem*, рис. 7, Д). Главная часть носовой полости образует, кроме того, два вентральных кармана: расположенный позади ноздри — латеральный (*recessus lateralis, rei*, рис. 7, В) и вентромедиальный (*recessus ventro-medialis*) — в медиальной стенке капсулы, сопоставляемый с яacobсоновым органом *Anura*.

Существенную роль в дифференциации носовой полости у остеолепиформов играют латеральный и медиальный горизонтальные гребни передней стенки носовой капсулы и особенно интермедиальный отросток боковой стенки (*pr. intermedius*), вдающийся внутрь носовой полости по нижнему и переднему краям ноздри. Интермедиальный отросток у *Eusthenopteron* снаружи покрыт экзоскелетным дерминтермедиальным отростком *rostrale laterale* (*pdm*, рис. 7, Д) и образован главной частью

¹ Возможно, парный сошниковый канал здесь пропускал вперед ветви небного нерва и не был связан с протоками межчелюстной железы.

laminae nariochoanalis (Inch), отделяющей хоану от ноздри. Его задненижняя часть формирует горизонтальную *lamina inferior*, а передневерхняя круто поднимается вдоль переднего края ноздри и переходит в латеральный горизонтальный гребень, образуя совместно с ним *lamina superior*. Средний отдел носовой полости заключен между обоими пластинами, нижний расположен под *lamina inferior*, а верхний — над *lamina superior*. Медиальный горизонтальный гребень (*crista intermedia*, *crim*) продолжается внутрь *lamina superior* и отделяет верхнюю часть носовой полости от нижней. Дерминтермедиальный отросток у заднего края ноздри соединяется с вдающимся в носовую полость отростком *testale anterior*. Латеральный и вентро-медиальный карманы носовой полости представляют незначительные углубления в стенках и не обособлены специальными гребнями.

По краям ноздри развиты два небольших углубления для мышц ноздри. Латеральная мышца (*m. lateralis narium*, *mln*, рис. 7, В) располагалась над верхним краем ноздри, медиальная (*m. medialis narium*, *mmn*) — у заднего ее края в ямке на медиальной поверхности тектального отростка (*pte*). Передняя часть ноздри пропускала перепончатый ноздревой проток¹, задняя была занята латеральной носовой железой (*gl. nasalis lateralis*, *glnl*), которой соответствует углубление на дорсальной поверхности дерминтермедиального отростка.

Задняя ноздря у остеолепиформов, по Ярвику (Jarvik, 1942), преобразована в слезный проток (*ductus lacrimalis*) и представлена большим отверстием в вентролатеральной части задне-носовой стенки, открывающимся в глазницу (*fenp*, рис. 8, Е). Дно капсулы (*solum nasi*, *sn*, рис. 7, В) слабо окостеневает и занято почти целиком эндохоанной вырезкой (*fenestra endochoanalis*), отделенной от упомянутого выше внутреннего задне-носowego отверстия костной перемычкой. Передняя часть носовой полости сообщается с небной ямой широким назо-базальным (*snb*, рис. 7, Д, В) и палато-назальным каналами, пропускавшими соответственно нисходящую ветвь *n. profundus* и *n. palatonasalis*. Все эти структуры, гомологизируемые (Jarvik, 1942, 1966) с подобными образованиями у современных Anura, противопоставляются структурам носовой капсулы поролепиформных рипидистий.

У поролепиформов носовая полость образует только латеральный карман (*gescus lateralis*, *rel*, рис. 7, Е), расположенный позади вентральной ноздри и сопоставляемый (Jarvik, 1942) с якобсоновым органом хвостатых амфибий. Этот карман обособлен сверху от главной части капсулы росто-каудальным гребнем (*crista rostro-caudalis*, *crс*) боковой стенки, проходящим позади и ниже ноздри. Латеральный рецесс развит намного сильнее одноименного образования у остеолепиформов и подстилается непосредственно вентролатеральной частью дна капсулы — *solum nasi* (*sn*).

Задняя ноздря у поролепиформов открывается наружу (*np*, рис. 8, А), и перепончатый задне-носовой проток, по мнению Ярвика (Jarvik, 1966), находится на пути преобразования в слезный проток (*ductus lacrimalis*), разрастаясь в желобке на наружной поверхности слезной кости (*La*) от отверстия задней ноздри по направлению к глазнице. Передняя часть этого протока реконструируется над росто-каудальным гребнем и сопоставляется с передней частью слезного протока Urodela. *Solum nasi* (*sn*, рис. 7, Е) окостеневает относительно полно, эндохоана маленькая, слита с внутренним отверстием задней ноздри, образуя так называемое вентролатеральное окно (*fenestra ventro-lateralis*, *fevl*¹). Собственно эндохоана (*fench*, рис. 3, А) обособлена в этом окне антеролатерально небольшим отростком *solum nasi* ("ps"), направленным назад. Снаружи этот отросток ограничивает экзохоанальную вырезку (*incisura ectochoanalis*), в которую этот отросток открывает задний конец латерального рецесса носовой полости, и гомологизируется Ярвиком с сейделевым отростком *solum nasi* (*pr. Seydeli*, *ps*) у Urodela, поддерживающим слизистую складку ротовой полости (*plica palatini*)².

Назо-базальный канал у поролепиформов отсутствует. Вместе с тем в дне капсулы медиальнее хоаны развит орбито-ростральный проход, где ре-

¹ Первоначально Ярвик (Jarvik, 1942) считал, что вся костная ноздря была занята перепончатым протоком передней ноздри.

² По Ярвику (Jarvik, 1966), эндохоана Urodela вторично обособилась от общего эндокраниального отверстия в дне носовой капсулы.

конструируется одноименная ветвь *n. profundus*: и передняя ветвь *n. buccalis* (Jarvik, 1966).

Эти построения Ярвика встретили критику со стороны Томсона (Thomson, 1964), который отмечает, в частности, что вентро-медиальный рецесс у остеолепиформов мог вмещать любое выпячивание носового мешка, не имеющее отношения к якобсонову органу. Кульчицкий (Kulczycki, 1960) также отрицает гомологию латерального рецесса носовой капсулы *Porolepis* с якобсоновым органом хвостатых амфибий¹, а соответствующего отростка *solum nasi* — с сейделевым отростком *Urodela*. Постро-каудальный гребень *Porolepis* (*crista subnarina*), по его мнению, не имеет гомолога у амфибий и образуется как утолщение края дермального щита, вмещавшего сенсорный канал, а также в результате внедрения в стенку капсулы желобка, ведущего к задней ноздре. Эта критика основывается, однако, не столько на открытии новых фактов, сколько на сомнениях общего характера в правильности интерпретации деталей строения носовых капсул у рипидистий. Немаловажное значение имеют поэтому встречающиеся у этих рыб отклонения в строении носовых капсул, не укладывающиеся в схему Ярвика. К таким отклонениям можно отнести, в частности, разную степень развития горизонтальных гребней передней капсулярной стенки и интермедиального (и дерминтермедиального) отростков.

1) *Crista intermedia* (*crim*, рис. 7Д) не развита у *Thursius*, *Eusthenopteron obruchevi* (рис. 41Б) и едва намечается у *Gyroptychius elgae* (рис. 31, А) у *Platycephalichthys* она представляет непосредственное продолжение нижней горизонтальной пластины интермедиального отростка на передней стенке и может отсутствовать при недоокостенении последней. У *Panderichthys* *crista intermedia* (*crim*, рис. 7, В) имеет вид поперечного костного мостика над входным отверстием назо-базального канала, соединяющего передний конец *lamina inferior* с медиальной стенкой капсулы.

2) У некоторых древних форм (*Gyroptychius elgae* *Thursius estonicus*) собственно интермедиальный отросток, по-видимому, отсутствует, а дерминтермедиальный слабо развит и практически не подразделяет носовую полость (*pdm*, рис. 7, Б; 31, А, Б). Это обусловлено не только небольшими размерами самого отростка, но и значительным утолщением расположенной под ним латеральной стенки капсулы. У *Gyroptychius elgae* (рис. 7, Б), у которого передняя капсулярная стенка расположена далеко впереди ноздри, это утолщение продолжается рострально и в своей передней части не связано с нижним краем ноздри. В результате, выступающий внутрь носовой капсулы край дерминтермедиального отростка по степени развития мало отличается от зачаточного интермедиального, отмечающегося Ю. Кульчицким (Kulczycki, 1960) у *Porolepis* (рис. 7, А). Типичный комплексный отросток (с эндокраниальной и дермальной частями) хорошо выражен, по-видимому, лишь у поздних остеолепиформов (*Eusthenopteron*, *Megistolepis*, *Megalichthys*, *Panderichthys*, *Platycephalichthys*, *Jarvikina*). Возможно, что эндокраниальная часть отростка рипидистий возникла путем дифференциации общего утолщения нижней части латеральной стенки, которое могло дать начало и росто-каудальному гребню поролепиформов.

3) У поздних остеолепиформов конфигурация и положение интермедиального отростка может значительно варьировать. У *Eusthenopteron* (*pdm*, рис. 7, Д) и *Jarvikina* отросток треугольный, высокий, находится впереди и его *lamina inferior* отклоняется дорсо-медиально. У *Platycephalichthys* (рис. 7, Г) он развит примерно так же, однако *lamina inferior* расположена горизонтально, а *lamina superior* в связи с недоокостенением передней капсулярной стенки может терять с ней связь. У *Panderichthys* (рис. 7, В) *lamina inferior* четырехугольная и низкая, занимает горизонтальное положение и тянется далеко назад, а *lamina superior* едва намечается в виде утолщения вдоль передне-боковой стенки и ноздри. Выступая далеко назад от ноздри, *lamina inferior* приобретает здесь сходство с росто-каудальным гребнем поролепиформов, подчеркиваемое каудальным смещением ноздри и развитым *solum nasi* (ср. рис. 7, В, Е).

4) Подразделение носовой полости на отделы у остеолепиформов далеко не всегда соответствует схеме *Eusthenopteron* (Jarvik, 1942). У *Platycephalichthys bischof-*

¹ Наличие у рипидистий якобсонова органа отрицается Шмальгаузенем (1964) и Медведевой (1964, 1975).

fi вентро-медиальный карман слабо обособлен. Ширина интермедиального отростка и соответственно протяженность верхнего и нижнего отделов подвержена индивидуальной изменчивости. У некоторых особей на медиальной стенке развит продольный гребень, продолжающий ольфакторный гребень и соединяющийся впереди с *lamina inferior* интермедиального отростка. В результате, у таких особей нижний отдел носовой полости вместе с латеральным и вентро-медиальным рецессами полностью обособлен от основной части носового мешка (рис. 7, Г). В дне капсулы имеются два продольных желобка, из которых латеральный переходит впереди в палато-назальный, а медиальный — в назо-базальный каналы.

У *Panderichthys*, в связи с особенностями развития *lamina superior*, средний отдел носовой полости практически не выражен, так же как и вентро-медиальный рецесс. *Lamina inferior* и *crista intermedia* расположены вблизи дна носовой капсулы и большая часть *lamina inferior* впереди подстилается уступом латеральной стенки капсулы (рис. 7, В). На медиальной стенке капсулы, на уровне интермедиального отростка, развита продольная шероховатость, продолжающая вперед ольфакторный гребень и соответствующая, вероятно, неокостеневающему здесь медиальному гребню (как у *Platycephalichthys*). Нижний отдел носовой полости имеет необычную конфигурацию и представлен латеральным желобом, продолжающимся в назо-базальный канал (*so*, рис. 7, В)¹. Позади переднего уступа латеральной стенки капсулы и ниже задней части интермедиального отростка желоб переходит в короткий латеральный карман (*rel*). Последний медиально ограничен низким продольным гребешком *solum nasi* (*pmch*), который отделяет латеральный желоб от медиального, переходящего в палато-назальный канал. В латеральной стенке капсулы имеется необычный дополнительный заднебоковой карман (*recessus postlateralis*), расположенный непосредственно позади интермедиального отростка и выше переднебокового края эндоханы.

Как назо-базальный, так и палато-назальный желобки в дне носовой капсулы *Panderichthys* и *Platycephalichthys* топографически сопоставимы с орбито-ростральным проходом поролепиформов (*so*, рис. 7, Е) и морфологическое значение нижнего отдела носовой полости остеолепиформов в этой связи становится проблематичным. У *Panderichthys* этот отдел практически целиком был заполнен сосудами и нервами назо-базального и палато-назального желобков.

Задненосовая стенка у ряда остеолепиформов (*Panderichthys*, *Platycephalichthys*, *Megistolepis*) явно недоокостеневала и внутреннее задненосовое отверстие сливалось с эндоханой (*fevl*, рис. 8, Ж), приобретая сходство с вентро-латеральным окном поролепиформов (*fevl*, рис. 8, Д) и отличаясь от него более крупными размерами, медиальным положением и, обычно, отсутствием вырезки наружной задней ноздри. Отмечаемое сходство особенно усиливается при сравнении с изученным нами недавно видом *Glyptolepis* из среднедевонских отложений Эстонии, у которого вентро-латеральное окно не продолжается медиальнее эктохональной вырезки, а разрастается вверх на задненосовую стенку, открываясь в глазницу. "Сейделев отросток" в последнем случае располагается у задневнутреннего (а не у передне-наружного) края эндоханы и не может гомологизироваться с одноименным отростком *Urodela*. Топографическое сходство с этим отростком имеет также утолщение на переднем крае эндоханы у *Panderichthys* (*pmch*, рис. 7, В), продолжающее каудально гребешок *solum nasi*, который разделяет латеральный и медиальный желобки дна капсулы.

По Ярвику (*Jarvik*, 1942), поролепиформы отличаются от остеолепиформов также маленькими размерами хоаных вырезок в эндокрании и сильным развитием эндохондрального дна носовых капсул. Однако оба эти признака, так же как положение эндохан относительно капсул, варьируют среди остеолепиформов (*fech*, рис. 3). Крупные эндоханы, занимающие почти все дно капсул, характерны для *Eusthenopteron*, *Jarvikina wenjukowi*, *Megalichthys*, *Megistolepis* и *Platycephalichthys*. Впереди они не замкнуты у *Megalichthys* (*Romer*, 1937), у *Thursius estonicus*,

¹ Типичный назо-базальный желобок имеется также у *Eusthenopteron obruchevi* и *Jarvikina*.

Gyroptychius pauli и, по-видимому, у многих остеолепидид, где капсулы вытянуты вдоль переднебоковой стенки этмоида, эндохеоаны сравнительно небольшие и открываются в их заднебоковой части, тогда как *solum nasi* развито в передне-медиальной. У *Panderichthys stolbovi*, где эндохеоаны открываются в задне-медиальной части капсулы, дно ее развито на значительном протяжении.

Размеры эндохеоан и экзохеоан мало связаны между собой. Последние определяются в значительной мере формой и положением сошников и небных пластин. В тех случаях, когда латеральный край совпадает с внутренним краем эндохеоанной вырезки (*Eusthenopteron*, *Jarvikina*, *Megistolepis*), экзохеоаны крупнее, чем у тех форм, где сошники выдаются наружу (*Thursius*, рис. 3, Б). Маленькие экзохеоаны свойственны древним формам (типа *Thursius estonicus*), а также некоторым поздним придонным остеолепидформам (*Panderichthys*, *Platycephalichthys*), что является, вероятно, примитивным признаком.

Приведенные выше данные вносят коррективы в представления Ярвика (Jarvik, 1942) о масштабе и постоянстве различий между рипидистиями в строении носовых капсул. 1) По положению и дифференциации капсул наиболее древние остеолепидформы сближаются с поролепидформами. 2) Типичное остеолепидформное расчленение носовой полости наблюдается преимущественно у поздних форм. 3) Развитие в дне капсулы назо-базального желобка свидетельствует о значительном развитии ветвей п. profundus и у остеолепидформов. 4) Среди остеолепидформов распространено слияние эндохеоаны с внутренним задненосовым отверстием с образованием аналога вентрального окна поролепидформов. 5) Гомология "сейделева" отростка носовой капсулы поролепидформов ("ps" рис. 3, А) одноименному отростку хвостатых амфибий весьма сомнительно, и этот отросток у поролепидформов может соответствовать сходному утолщению на дне носовой капсулы некоторых остеолепидформов (*Panderichthys "ps"* рис. 7, В). 6) Lamina inferior интермедиального отростка, разрастаясь каудально, иногда приобретает сходство с ростро-каудальным гребнем поролепидформов (*Panderichthys stolbovi*, Воробьева, 1971 б) (ср. рdm, рис. 7, В и сс, рис. 7, Е).

Для общих предков рипидистий были скорее всего свойственны: относительно небольшие и впереди расположенные носовые капсулы и соответственно короткий предносовой отдел и широкая межносая область; впереди и вентрально расположенные передние ноздри; присутствие задней наружной ноздри; отсутствие выраженной дифференциации носовой полости, связанное со слабым развитием отростков на латеральной стенке капсулы; сильно окостеневавшее дно капсулы и небольшие размеры хоан. Более полно примитивные черты в строении и положении носовых капсул сохраняются у поролепидформов. Большинство остеолепидформов (за возможным исключением *Panderichthys*) утратили наружную заднюю ноздрю. Среднедевонские остеолепидиды (*Thursius estonicus*, *Gyroptychius pauli*, *G. elgae*, *Osteolepis*) сохраняли небольшие размеры и примитивное положение носовых капсул и антеровентральное положение передней ноздри. Дно капсулы у них полнее окостеневает по сравнению с *Eusthenopteron*. Дерминтермедиальный отросток практически не вдается в носовую полость, а эндокраниальный интермедиальный, по-видимому, отсутствует. У большинства поздних остеолепидформов (*Eusthenopteron*, *Panderichthys*, *Eusthenodon*, *Jarvikina*, *Platycephalichthys*) имело место увеличение размеров и сближение носовых капсул; разрастание предносвого отдела; усиление интермедиального отростка и усложнение дифференциации носовых капсул, которая, однако, далеко не всегда шла по схеме *Eusthenopteron* (ср. рис. 7, В, Г, Д).

Д. К ПРОИСХОЖДЕНИЮ СЛЕЗНОГО ПРОТОКА

По Ярвику (Jarvik, 1942), остеолепидформные рипидистии обладали слезным протоком тетраподного типа, который проходил через внутреннее задненосовое отверстие, соединяющее носовую полость с глазницей (fep, рис. 8, Е). У поролепидформов, напротив, задняя ноздря открывалась наружу (np, рис. 8, А), и лишь у *Glyptolepis* отмечается короткая поверхностная бороздка от задней ноздри, сопоставляемая Ярвиком (Jarvik, 1966, 1972) с зачаточным слезным протоком.

Установленная нами на примере *Glyptolepis* из Эстонии сопоставимость верхней части вентро-латерального окна голоптихийд (fevl, рис. 8, Д) с внутренним задне-

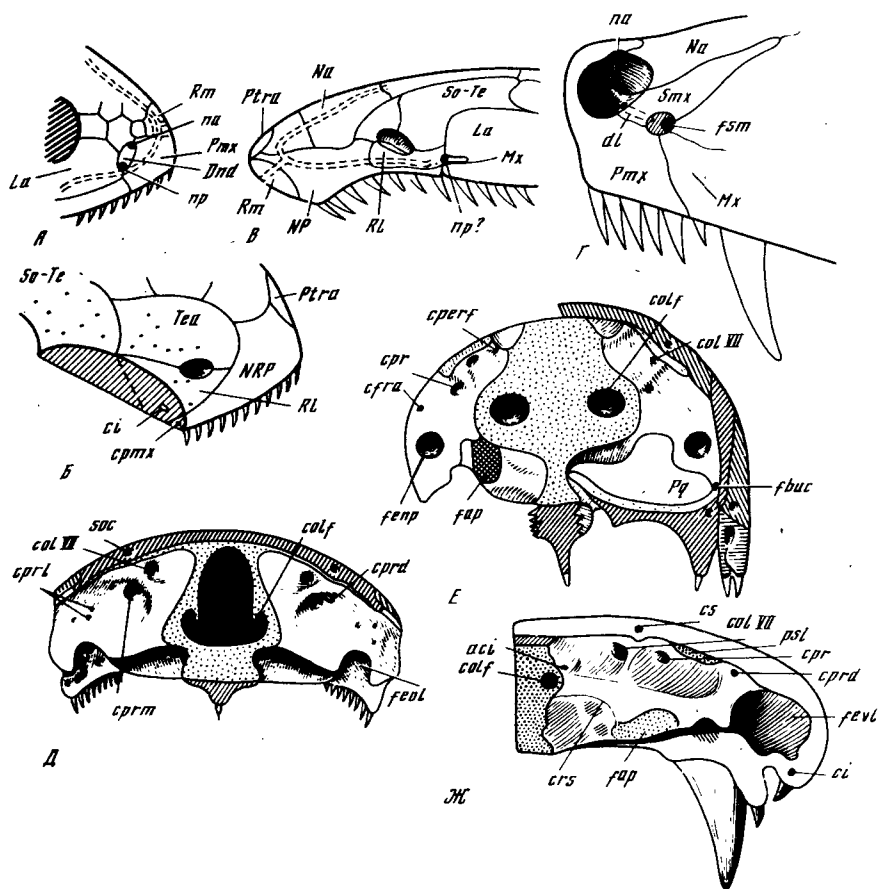


Рис. 8. Область наружных ноздрей: поролепиформов (А – *Holoptychius*), остеолепиформов (Б – *Eusthenopteron*; В – *Panderichthys rhombolepis*), зверообразных рептилий (Г) и вид на задненосовую стенку у Rhipidistia (Д – *Porolepis*; Е – *Eusthenopteron*; Ж – *Panderichthys stolbovi*); А, Б – по Jarvik, 1966; В, Г – по Воробьевой, 1974; Д, Е – по Jarvik, 1942; Ж – по Воробьевой, 1971б

носовым отверстием остеолепиформов (fevl, рис. 8, Ж) вызывает, однако, сомнения в том, что последнее имело отношение к задней ноздре. Кроме того, возможный гомолог задней ноздри голоптихий обнаружен нами у *Panderichthys rhombolepis* в виде отверстия между этмоидом, maxillare и lacrimale, ведущего в носовую полость и связанного одновременно с подглазничным сенсорным каналом (np? рис. 8, В). Весьма вероятно, что через область внутреннего задне-носового прохода у остеолепидид в носовую капсулу проникали только нервы назо-базального, а возможно, и палато-назального желобков и сопровождающие их сосуды. Сомнения в прохождении здесь слезного протока (Thomson, 1964) возникают еще и потому, что у тетрапод этот проток впадает в капсулу через ее боковую стенку¹. Вместе с тем по Шмальгаузену (1964) и Медведевой (1964), производным задне-носового прохода рыб является наряду с хоаной лишь передняя часть слезного протока тетрапод². Задняя

¹ По мнению Кульчицкого (Kulczycki, 1960), у *Eusthenopteron* задненосовому проходу поролепиформов может соответствовать канал, выходящий из носовой полости у нижнего бокового угла этмоида и пропускавший (по Ярвику) n.buccalis (Jarvik, 1942, рис. 55).

² Впоследствии Медведева (1975) приходит к выводу о возможном участии в образовании слезного протока амфибий не задней, а передней ноздри рыб.

часть этого протока выводится из участка инфраорбитального сенсорного канала, вторично слившегося с перепончатым задне-носовым проходом.

У лабиринтодонтов обычно имеются признаки развития только заднего участка слезного протока, проходившего в желобке на внутренней поверхности слезной кости от глазницы в сторону ноздри. Подобный желобок на внутренней поверхности lacrimale намечается и у *Panderichthys* (Worobyewa, 1973), однако его интерпретация пока недостаточно ясна. Гомологом этой части слезного протока могло быть и латеральное отверстие на задненосовой стенке *Megistolepis klementzi* (fenp?, рис. 35, Б, В), расположенное вблизи крыши этмоида.

Ярвик (Jarvik, 1966) полностью отрицает участие сенсорного канала в формировании слезного протока у кистеперых, подчеркивая, что у *Glyptolepis* бороздка зачаточного протока проходит дорсальнее этого канала. Однако тесное топографическое соседство канала с задней (голоптихииды) или передней (остеолепидиды) ноздрей, его постоянная связь с обеими костями, заключающими слезный проток у тетрапод (septomaxillare и lacrimale), связь инфраорбитального канала с носовой полостью и возможным гомологом наружной задней ноздри у *Panderichthys rhombolepis* свидетельствуют скорее в пользу идеи "сенсорного" происхождения слезного протока. Вариации в положении сенсорного канала у рипидистий (внутри rostrale laterale либо на его границе с praemaxillare) сближают этот канал с септомаксиллярным у териодонтов, положение которого варьирует аналогичным образом (Татаринов, 1974, 1976). Предполагается, что последний канал проводил в носовую полость самую переднюю часть слезного протока, имеющую сенсорное происхождение. Специфическое для зверообразных пресмыкающихся наружное септомаксиллярное отверстие, расположенное позади передней ноздри, сопоставимо с наружной задней ноздрей голоптихиид, имея сходное ограничение дермальными костями (fsm, рис. 8, Г), будучи расположено между септомаксиллой, переднечелюстной, челюстной и (у пеликозавров) слезной костями.

Таким образом, результаты последних эмбриологических и палеонтологических исследований ведут к синтезу идей Эллиса (Allis, 1932) и Борна (Born, 1883), впервые высказавшего мысль о происхождении слезного протока из инфраорбитального сенсорного канала рыб.

Е. ОТИКО-ОКЦИПИТАЛЬНЫЙ ОТДЕЛ

Отико-окципитальный отдел нейрокrania рипидистий до сих пор исследован много хуже этмосфеноидного. Новые данные, полученные в результате изучения otico-occipitale и его отпечатков на дермальных щитах у *Latvius obrutus*, *Megapomus heckeri*, *Platycephalichthys bischoffi*, *P. skuenicus*, *Jarvikina wenjukowi*, в известной мере расширяют имеющиеся сведения. У *Jarvikina wenjukowi* удалось выявить, кроме того, некоторые возрастные преобразования этой части черепа, до сих пор не исследовавшиеся у кистеперых.

В дефинитивном состоянии otico-occipitale рипидистий обычно представлен единым окостенением, морфологически подразделяемым на затылочную, ушную и предушную (височную) области, объединяемые снизу базальной пластинкой. Затылочная его часть, по-видимому, оставшаяся самостоятельной на сравнительно поздних стадиях онтогенеза, могла сохранить признаки обособления (например у ювенильных особей *Jarvikina wenjukowi*). В частности, обычное отсутствие затылочного сегмента в материале по среднедевонской *Osteolepis macrolepidota* (Thomson, 1965) может быть связано с самостоятельностью этого отдела. У *Eusthenopteron foordi* между затылочной и ушной областью сохранялись полоски хряща — *fissura occipitalis lateralis* (focl, рис. 5, Б) на боковой стенке черепа и *fissura oticalis ventralis* (fotv) — на вентральной (Jarvik, 1954), которые соответствуют остаткам эмбриональной заушной щели (*fissura metotica*, mf, рис. 5, А). При полном слиянии ушной и затылочной областей (*Megalichthys*, *Latvius obrutus*) границу между ними отмечает отверстие для n. vagus, переходящее книзу в отчетливый желобок (X, рис. 9, В, Е).

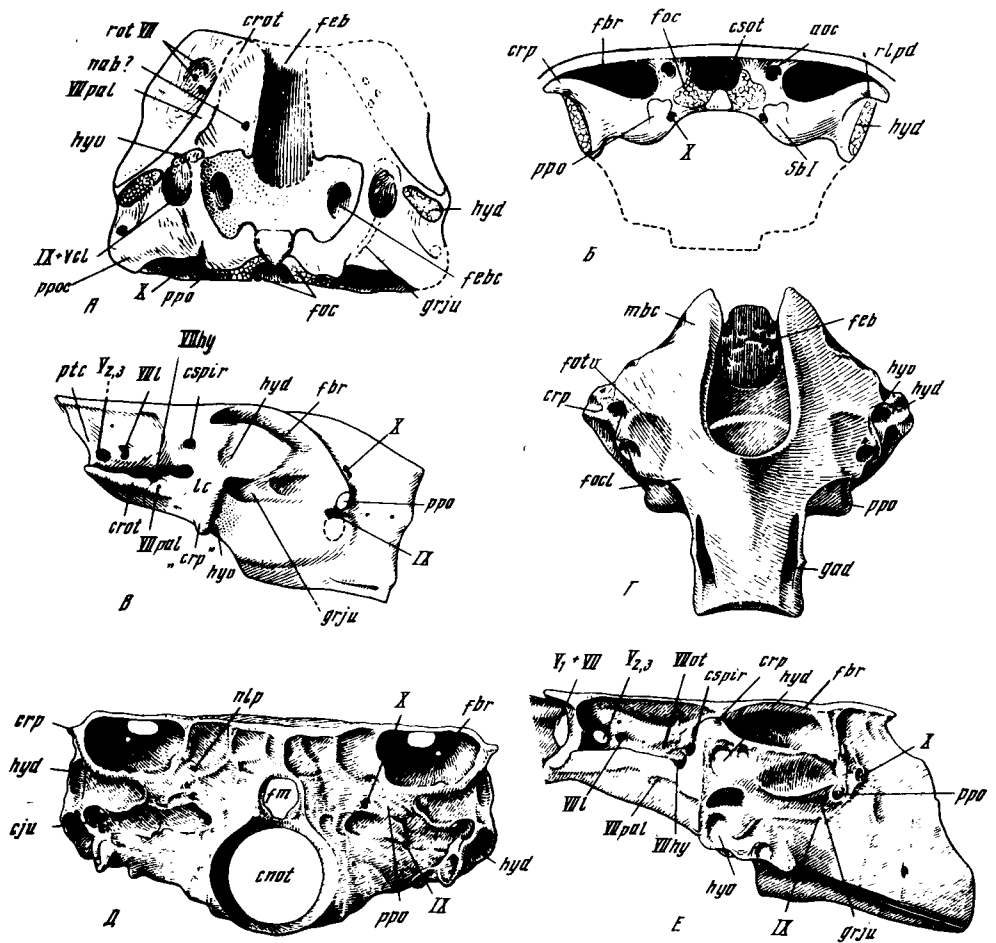


Рис. 9. Отико-окципитальный отдел нейрокrania у остеолепиформов:

А, Б — *Jarvikina wenjukowi* (ювенильная особь, ПИН № 54/123; А — вентрально, Б — сзади); В — *Rhizodopsis* (вид сбоку); Г, Д, Е — *Megalichthys* (вентрально, сзади, сбоку); В — по Säve-Söderbergh, 1936; Г-Е — по Romer, 1937

В строении отико-окципитального отдела рипидистий признаки собственной специализации сочетаются, по-видимому, с необычно примитивными или даже свойственными ранним эмбрионам современных позвоночных. К таким остаточным эмбриональным признакам, помимо хрящевых *fissurae*, можно, по-видимому, отнести самостоятельность *otico-occipitale*, значительную протяженность и большой диаметр нотохордального канала (*spot*, рис. 9, Д), наличие широкой нотохордальной (базикраниальной) вырезки в базальной пластинке (*feb*, рис. 5, Б; 9, А, Г), присутствие вестибулярной, или базикапсулярной, фонтанели (*febc*, рис. 5, Б; 9, А).

Передний конец нотохорды входил у рипидистий в ямку на задней поверхности этмосфеноида, почти достигая гипофизарной области. Подобную протяженность имеет нотохорда также у плакодерм (*Stensiö*, 1963), целакантов, палеонисков и дипной, но в отличие от двух последних групп хорда у рипидистий практически не сужается кпереди. Просвет нотохордального канала (*spot*), расположенного непосредственно под черепной полостью, у рипидистий (по крайней мере вдвое) превышает *foramen magnum* (*fm*, рис. 9, Д). У древних форм канал мог быть еще более широким (например, у *Osteolepis macrolepidota*).

Вестибулярная, или базикапсулярная, фонтанель (*febc*), отделяющая ушную капсулу от базальной пластинки, прослеживается у *Eusthenopteron* (рис. 5, Б) и *Mega-*

potus (рис. 34, Б), но отсутствует у *Megalichthys* (рис. 9, Г) *Rhizodopsis* и *Latvius*. У *Megapomus* края фонтанели образованы костью, у *Eusthenopteron* — хрящом. У ювенильной особи *Jarvikina wenzukowi* (рис. 9, А) фонтанель очень большая и постеро-дорсально соединяется с заушной щелью, а вентро-медиально ограничена неокостеневающей частью базальной пластинки. Положение вестибулярной фонтанели варьирует от более вентрального (*Eusthenopteron*, *Jarvikina*, *febc* рис. 5, Б, 9, А), до вентро-латерального (*Megapomus*, рис. 34, Б). В последнем случае она наиболее сравнима с базикапсулярной фонтанелью эмбрионов позвоночных. Связи ушной капсулы с базальной пластинкой по краям фонтанели соответствуют эмбриональным передней и задней базикапсулярным комиссурам.

Характерной особенностью *otico-occipitale* кистеперых является развитие преддушной области, что связано, по-видимому, с сохраняющимся в течение жизни подразделением черепа на парахордальный и трабекулярный отделы (*trab, par*, рис. 5, А). Это подтверждается тем фактом, что у других позвоночных преддушная область наиболее удлинена на ранних стадиях онтогенеза, предшествующих слиянию трабекул с парахордалами (ср. de Beer, 1937).

Строение затылочной и ушной областей обычное для древних позвоночных. Задняя граница ушной области определяется по выходу IX и X нервов (IX, X, рис. 9, В, Е). Ее граница с преддушной областью отчетливо выражена при крутом изгибе переднебоковой стенки ушной капсулы (*Megapomus*, *Jarvikina*). При более плавном изгибе (*Rhizodopsis*, *Megalichthys*, *Eusthenopteron*, *Platycephalichthys*) передний край ушной области маркируется антеро-дорсальным выступом капсулы позади спирукулярного канала ("ppog", рис. 44, Г; 45), который сопоставим с посторбитальным отростком ушной капсулы других рыб, хотя для кистеперых с их удаленными от орбит ушными капсулами этот термин представляется неудачным.

Преддушная, или височная, область (тригемино-фациальный отдел) соответствует префациальной и нередко претригеминальной комиссурам в черепе позвоночных (Romer, 1937; Schaeffer, 1968). Протяженность ее составляет до 1/3 длины *otico-occipitale*.

Префациальная комиссура (*pfc*, рис. 5, А) занимает примитивное для позвоночных положение — впереди ушной капсулы. У большинства рипидистий отверстия для ветвей лицевого нерва (*г. hyomandibularis* и *palatinus VII*), маркирующие задний край комиссуры, широко разобщены (*VII hy*, *VII pal*, рис. 34, А) и не всегда прослеживаются.

Ушные выступы, ограничивающие вентро-латерально яремную борозду, сопоставимы с одноименными выступами акул (Holmgren, 1940; 1943; Romer, 1937) и аддукторными выступами примитивных *Apura* (*Ascapus* — van Eeden, 1951). К их боковой стенке впереди может прикрепляться ушной отросток *palato-quadratum*. Вентральная поверхность ушного выступа занята отчетливым понижением, служившим, вероятно, местом прикрепления *m. subcranialis* (Bjerring, 1967, 1968; Jarvik, 1972). Сзади с выступом соединяется нижний край латеральной комиссуры, образующей боковую стенку яремного канала.

Верхняя часть преддушной стенки (*tem*, рис. 34, А) занята продольным понижением — вероятным вместилищем *m. letavatores arci palatini* (*mlap*, рис. 45, Г; 45) (Thomson, 1967a) и аддукторов нижней челюсти: впереди оно ограничено боковым выступом стенки, вентральная поверхность которого также, по-видимому, служила местом прикрепления челюстных мышц. Медиальная часть этого выступа может резорбироваться, и тогда он превращается в височную дужку (*Eusthenopteron*)¹, иногда, по-видимому, неполно окостеневающую (*Jarvikina*, *Platycephalichthys* — *at*, рис. 44, Г; 45). Сзади выступ (или дужка) обычно соединяются с латеральным "посторбитальным" выступом ("ppog") передне-боковой стенки ушной капсулы².

¹ Антеро-латеральный мостик (*anterolateral bar*), по Ярвику (Jarvik, 1937).

² Не исключено, что посторбитальному отростку других рыб соответствует не только антеро-дорсальный выступ ушной капсулы, но и описанный выше латеральный выступ височной стенки.

Крыша otico-occipitale срастается с дермальным щитом, исключая срединную заднюю часть (область *cavum supraoticum*, *csot*, рис. 44, Г). Заднебоковая часть крыши занята парными вырезками бриджевых ям (*fbr*), отделяющими центральную часть от постеро-латеральных выступов, которые заключают горизонтальный полукружный канал (*cs*) и несут снаружи *crista parotica* (*crp*, рис. 9, Б, Е; 11, А). Впереди эти выступы достигают области спиракулярного канала, образуя иногда на переднебоковом крае спиракулярную выемку (*cspr*, рис. 45).

Конфигурация центральной части крыши в ушной области варьирует (рис. 5, Б; 9; 32; 44; 45). Заднебоковые ее края могут иметь выступы, соответствующие заднему полукружному каналу (*Rhizodopsis*, *Platycephalichthys*), либо таковые отсутствуют (*Eusthenopteron*, *Jarvikina*, *Megalichthys*). Посредине задний край крыши имеет иногда конический, выдающийся назад выступ с каналом, возможно, для вены (*Latvius obrutus*, рис. 32, Г, *cvlm?*).

Cavum supraoticum частично заключена в эндокраниальную крышу и может широко сообщаться с черепной полостью, открываясь дорсально непарным каналом, понижающим крышу над *foramen magnum* (*csot*, рис. 32, Г). Развитие *cavum supraoticum* связывается с формированием лимфатических мешков (*Jarvik*, 1954). Однако отношение ее к эндолимфатическим протокам внутреннего уха неясно, поскольку иногда (*Megalichthys* — *Romer*, 1937) эта надушная полость, по-видимому, не развита.

Между бриджевыми ямами и *cavum supraoticum* эндокраний пронизан у многих рипидистий короткими каналами затылочных артерий (*a. occipitalis*, *aoc*, рис. 11, Б), выходящих на крышу под дермальным щитом. У *Eusthenopteron foordi* — эти каналы образуют систему широких борозд, соединенных поперечными анастомозами и заключающими, по-видимому, также затылочные вены (*vos*). В основании заднего анастомоза в них открываются эндолимфатические протоки внутреннего уха (*Jarvik*, 1954) (*dend*, рис. 11, Б).

Ушная область обычно перекрыта дермальным щитом. Переднебоковая стенка ушной капсулы занимает относительно продольное положение (*Eusthenopteron*, *Megapomus*) или круто изогнута. Длина капсул варьирует (обычно не превышая половины длины щита), передний их край, маркируемый "посторбитальным отростком", расположен на уровне средней (*Eusthenopteron*, *Jarvikina*) или задней (*Platycephalichthys*) части *supratemporale*, либо на границе его с *tabulare* (*Megapomus*).

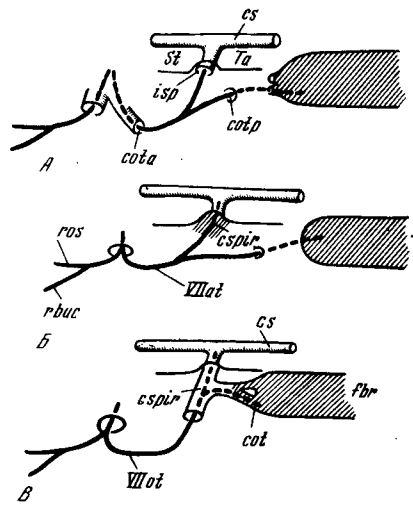
Переднебоковая поверхность ушной капсулы образовывала внутреннюю стенку спиракулярного жаберного мешка и у *Eusthenopteron* здесь сохраняются спиракулярные зубные пластинки (*Jarvik*, 1954).

Спиракулярный сенсорный орган у рипидистий прилежит к мозговой коробке в области брызгальца (*cspr*, рис. 10; 11, Б) и антеро-дорсального дивертикула спиракулярной полости и может быть заключен в костный канал. Нижнее отверстие этого канала расположено непосредственно позади "посторбитального отростка", занимая такое же положение, как у палеонисков (*Nielsen*, 1942) и *Amia* (*Goodrich*, 1930). В спиракулярный канал входил дивертикул полости брызгальца, а его сенсорный нейромаст иннервировался п. *oticus* (VIIот, рис. 10). Инфраорбитальный сенсорный канал проходит непосредственно над спиракулярным и сообщается с ним отверстием, расположенным у *Eusthenopteron* у заднего края *supratemporale* (*Jarvik*, 1954).

Степень развития наружной эндокраниальной стенки спиракулярного органа, его связи с бриджевой ямой и положение относительно дермального щита и каналов п. *oticus* VII — варьируют. У *Osteolepis* (*Thomson*, 1965) и у *Eusthenopteron* (*Jarvik*, 1954) этому органу соответствует небольшая ямка дорсальнее отверстий для п. *oticus* VII (*isp*, рис. 10, А). У *Jarvikina wenzukowi* имеется очень широкий "спиракулярный карман", распространявшийся в область "посторбитального отростка" (рис. 10, Б). У *Megapomus* и *Rhizodopsis* это настоящий спиракулярный канал, имевший значительную протяженность и открывающийся в бриджевую яму (рис. 10, В). Особых отверстий для п. *oticus* VII у последних форм нет; по-видимому, нерв выходил из черепа вместе с п. *ophthalmicus lateralis* и проникал в бриджевую яму непосредственно через спиракулярный канал. Антеро-вентральная часть последнего канала на височной стенке otico-occipitale прослеживается продольная бороздка, по-видимому, для

Рис. 10. Вариации в строении спиракулярного сенсорного органа и прохождении г. oticus VII у остеолепиформов:

А — *Eusthenopteron foordi*; Б — *Jarvikina wenjukowi*; В — *Megapomus* и *Rhizodopsis*



проксимальной части п. oticus (grot VII, табл. VI, фиг. 2а). Связь спиракулярного канала с бриджевой ямой в деталях известна лишь для *Megapomus*, у которого передняя стенка fossae bridgei пронизана парным отверстием. Возможно, что одно отверстие пропускало в бриджевую яму п. oticus (cot, рис. 10, В), тогда как другое было занято задним концом спиракулярного дивертикула. Не исключено, что оба эти отверстия пропускали ветви п. oticus:

Латеральная комиссура, замыкающая в канал участок яремной борозды впереди гиомандибулярных фасеток, образует часть переднебоковой стенки ушной капсулы у ее перегиба в заднебоковую (Ic, рис. 5, А; 9, В; 34, А). У *Osteolepis* и *Megapomus* комиссура расположена на уровне средней части капсулы, у *Megalichthys*, *Eusthenopteron*, *Jarvikina wenjukowi*, *Rhizodopsis* — смещена вперед, а у *Platycephalichthys*, напротив, назад (рис. 11). Дорсально она переходит в переднюю часть паротикального гребня, вентрально — в ушной выступ базальной пластинки. Последняя связь соответствует передней базикапсулярной комиссуре эмбрионов позвоночных.

Фасетки для причленения гиомандибулары расположены вдоль заднего края латеральной комиссуры, по обеим сторонам яремной борозды (hуv, hyd, рис. 5, Б; 9, В, Е). Конфигурация и ориентация их изменчивы и зависят от формы и положения проксимальных головок гиомандибулы.

Отростки ушной капсулы значительно варьируют по топографии и степени развития, и их гомология с отростками тетрапод не вполне ясна. У *Rhizodopsis*, например (рис. 9, В), были отмечены (Säve-Söderbergh, 1936) два отростка — паротикальный (gr. paroticus, "ср") и заушной (gr. postoticus, ррo). Первый представляет вертикальный гребень на заднем крае латеральной комиссуры; второй расположен на каудальной поверхности ушной капсулы, латеральнее гребня, заключающего задний полукружный канал. У *Megalichthys* (рис. 9, Е) в качестве паротикального гребня Ромером (Romer, 1937) описан небольшой латеральный выступ над дорсальной гиомандибулярной фасеткой (ср) и высказано предположение о его гомологии с crista parotica тетрапод. У этой формы имеется также отросток, соответствующий заушному у *Rhizodopsis* (ррo—Säve-Söderbergh, 1936), который интерпретируется как возможный гомолог парокципитального отростка тетрапод (gr. paroccipitalis ?), по-видимому, на основании его топографической связи с отверстием X нерва. Ярвик (Jarvik, 1954) отмечает у *Eusthenopteron* только заушной отросток (ррo, рис. 5, Б), соответствующий одноименному отростку у *Rhizodopsis* (рис. 9, В). Томсон (Thomson, 1965) описывает у *Osteolepis* три отростка: паротикальный — над дорсальной гиомандибулярной фасеткой, парокципитальный у заднебокового края fossae Bridgei, отделенный от паротикального выемкой, и заушной — у внутреннего края этой ямы. Из них парокципитальный отросток, продолжающий постеро-латерально дно бриджевой ямы, не отмечался предшествующими авторами, хотя он и показан на изображениях *Eusthenopteron* (ррoc, рис. 5, Б).

Не оставляет сомнений, что из трех перечисленных отростков заушной, являющийся, по-видимому, местом прикрепления suprapharyngeale первой жаберной дуги (Jarvik, 1954), не имеет гомологов у тетрапод. Во всех случаях он расположен у заднего внутреннего угла бриджевой ямы непосредственно впереди отверстия для X нерва, являясь маркером границы между ушной и затылочной областями. У *Lativius obrutus*, где область прикрепления suprapharyngeale I переносится наружу к

заднему боковому углу бриджиевой ямы (Sb I), типичный заушной отросток отсутствует (рис. 32, Г). У *Jarvikina* (про, рис. 9, Б) этот отросток занимает дорсальное положение — почти на горизонтали заднего края паротикального гребня. Другие два отростка ушной капсулы, вероятно, гомологичны паротикальному гребню и парокципитальному отросткам тетрапод.

Термины *cr. parotica* и *pr. paroccipitalis* употребляются иногда (Goodrich, 1930) как синонимы, хотя в современной литературе все чаще предпринимаются попытки разграничения обоих понятий. У ящеров в качестве *cr. parotica* описан продольный гребень на наружной поверхности ушной капсулы, нависающий над боковой веной головы (Säve-Söderbergh, 1947). Этот гребень сходен с одноименным образованием *Anura*, но расположен косо и в целом ниже горизонтального полукружного канала (Oelrich, 1956), достигая каудально антеро-медиального основания парокципитального отростка. У лабиринтодентов в качестве последнего описывается направленный дорсо-латерально выступ задней части ушной капсулы, подстилающий бриджиевую яму, а в качестве паротикального гребня — фасетки для ушного отростка *palato-quadratum* на переднебоковой части ушной капсулы (Romer, 1947). Парокципитальный отросток здесь соответствует рептилийному, хотя развит намного слабее и не соединяется с *palato-quadratum*.

У рипидистий паротикальному гребню *Anura* соответствует продольный гребень вдоль наружного края бриджиевой ямы, более или менее совпадающий с выпячиванием наружного полукружного канала. В отличие от *Anura*, однако, ушной отросток *palato-quadratum* у рипидистий вообще не соединяется с ушной капсулой, а дорсальная гиомандибулярная фасетка располагается под его передней частью. Паротикальный гребень отчетливо не выражен у *Rhizodopsis* (рис. 9, В). У *Megalichthys* он короткий и ограничен областью гиомандибулярных фасеток (ср, рис. 9, Е). У *Megapomus* тянется назад от фасеток, образуя постеролатеральный выступ у заднего наружного угла бриджиевой ямы (ср, — рис. 34, А). Значительную протяженность имеет паротикальный гребень у *Jarvikina*, особенно у *Eusthenopteron* (рис. 11, А). Наконец, у *Osteolepis* (Thomson, 1965) и *Latvius obrutus* гребень подразделен отчетливым понижением на два отростка, из которых передний примыкает к области гиомандибулярных фасеток, а задний выступает постеро-латерально от края бриджиевой ямы, приобретая значительное сходство с парокципитальным отростком лабиринтодентов и рептилий (прос, рис. 32, Б). Мы обозначаем поэтому в качестве парокципитального отростка только такой более или менее самостоятельный заднебоковой выступ, а во всех остальных случаях говорим о единой *crista parotica*.

Весьма сомнительно связывать укорочение *cr. parotica* с вторичным укорочением *otico-occipitale* (Thomson, 1965), поскольку у *Megalichthys* и *Rhizodopsis* короткий гребень сочетается с длинным задним блоком, а у *Jarvikina* при коротком *otico-occipitale* паротикальный гребень, напротив, длинный.

Бриджиевы ямы (*fossae bridgei*), вмещавшие, по-видимому, эпаксиальную мускулатуру, дорсально перекрываются тонкой эндохондральной пластинкой (*Osteolepis*, *Megalichthys*, *Megapomus heckeri*, *Latvius obrutus*, fbr, рис. 9, Д; 32, Г; 34, Г) либо непосредственно дермальным щитом (*Eusthenopteron*, *Jarvikina*, *Rhizodopsis*, рис. 9, Б, В). Впереди ямы почти достигают уровня спиракулярного канала. При коротком паротикальном гребне они широко открыты латерально (рис. 9, В), при длинном — закрыты снаружи контактом каудальной части этого гребня с *tabulare* (рис. 34, В — *Megapomus heckeri*).

Глубокая вырезка в переднем крае базальной пластинки (*feb*, рис. 5, Б) явно соответствует заднему базикраниальному окну у эмбрионов других позвоночных, ограниченному у них спереди поперечным акрохордальным мостиком. У кистеперых эта нотохордальная или базикраниальная, вырезка, замкнута спереди задним краем этмосфеноида. Ее протяженность обычно составляет у рипидистий до 1/2 длины *otico-occipitale*. У ювенильных особей рипидистий (*Jarvikina wenjukowi*), у которых парохордали, по-видимому, сохраняли большую самостоятельность, вырезка могла тянуться до уровня метотикальной щели, широко сообщаясь с базикапсулярной фонтанелью (*febс*, рис. 9, А).

По обеим сторонам от нотохордальной вырезки расположено вытянутое в длину парное понижение для прикрепления подчерепной мышцы (*mbc*, *subcranialis*, рис. 9,

Г). У остеолепиформов каудальная протяженность этой площадки бóльшая, чем у *Porolepis* (ср. Bjerring, 1967, рис. 17), но меньшая, чем у целакантов, где аналогичный мускул почти достигает уровня затылка. Слабое развитие подчерепной мышцы у *Porolepis* рассматривается как исходное состояние (Bjerring, 1967), и усиление ее связывается с межкраниальным кинетизмом (Thomson, 1967a; Bjerring, 1967; Schaeffer, 1968), хотя происхождение ее остается спорным (Millot, Anthony, 1958a; Bjerring, 1971; Регель, 1968).

Ж. ТОПОГРАФИЧЕСКОЕ СООТНОШЕНИЕ ОТИКО-ОССИПИТАЛЕ С ДЕРМАЛЬНЫМИ КОСТЯМИ

Топографические соотношения костей отико-окципитального щита с эндокранием у остеолепиформов довольно постоянны. Задний край щита обычно совпадает с границей затылочной и ушной области, *tabulare* перекрывает ушную, *supratemporale* — предушную (височную), а *postparietalia* — срединную часть обеих этих областей. Центр радиации *postparietale* (Ppa) расположен в задней трети кости, *supratemporale* (St) и *tabulare* (Ta) посредине их длины, причем последний соответствует, как правило, уровню дорсальной гиомандибулярной фасетки (*hyd*), расположенной над латеральной комиссурой (1с, рис. 11, А), несколько меняя свое положение относительно ушной капсулы (*ac*) и вершины *crista parotica*.

Соотношение длины ушной (*ac*) и предушной (височной, *tem*, рис. 11, В–Ж) областей варьирует у разных форм, тогда как длина затылочного отдела более константна. Среди известных остеолепиформов ушной отдел наиболее развит у среднедевонского *Osteolepis macrolepidota*, где он более чем вдвое длиннее предушного и соответствует 2/3 длины дермального щита. Значительную протяженность имеет ушная область и у карбонового *Rhizodopsis*, превышающая половину длины щита и почти вдвое длину височной области. Относительное укорочение ушных капсул наблюдается у позднедевонского *Megapomus heckeri* (рис. 11, Е) и раннепермского *Megalichthys nitidus* (рис. 11, Ж). У первого височный и ушной отделы примерно равной длины, ушные капсулы не заходят впереди под *supratemporale*, но выступают позади щита. У второго ушная область чуть короче височной, составляет менее 1/2 длины щита, впереди достигает *supratemporale* и сзади полностью перекрывается щитом. Относительное укорочение височной области и соответственно удлинение ушной наблюдается в линии *Eusthenoptera* (рис. 11, А–Г), где оно проходит параллельно с укорочением *otico-occipitale* и расширением затылочно-ушного отдела. У представителей этого семейства ушные капсулы не выступают позади щита и заходят впереди под *supratemporale*. Длина капсул составляет у *Eusthenopteron foordi* до 46% длины щита, у *Eusthenodon waengsjöei* — 57–59% этой длины. У *Platycephalichthys* и *Jarvikina* ушной отдел до 1,5 раз длиннее предушного. С возрастом у рипидистий, по-видимому, происходило относительное удлинение ушных капсул, но интенсивность и направление этого роста, как показывают, в частности, *Jarvikina* (рис. 11, Г, Д) и *Glyptolepis* (Thomson, 1966), были далеко не одинаковы. К сожалению, отсутствует эндокраниальный материал, позволяющий достаточно полно осветить характер этих преобразований.

При переходе от ювенильных стадий к взрослому состоянию пропорции щита у остеолепиформов либо не меняются (*Eusthenopteron foordi* — Thomson, Hahn, 1968), либо отмечается его расширение, особенно в постспиракулярной области (*Jarvikina wenjukowi*). Топографические соотношения щита с *otico-occipitale* и положение центров окостенения его отдельных костей при этом остаются практически неизменными; наблюдается небольшое ростро-каудальное разрастание ушных капсул, сопровождающееся относительным укорочением височной стенки и некоторым удлинением *tabulare*.

Соотношения отико-окципитального щита с нейрокранием у рипидистий сходны в общих чертах с таковыми у лабиринтодонтов, что является основным аргументом в пользу вестолловой интерпретации экзоскелетной крыши у рипидистий (Westoll, 1943a; Parrington, 1967; Шишкин, 1973). Некоторые преобразования этих соотношений с переходом к тетраподам объясняются, главным образом, слиянием черепных блоков, резким укорочением предушной области, внедрением теменных костей между надвисочными и сильным укорочением посттеменных костей либо смещением их

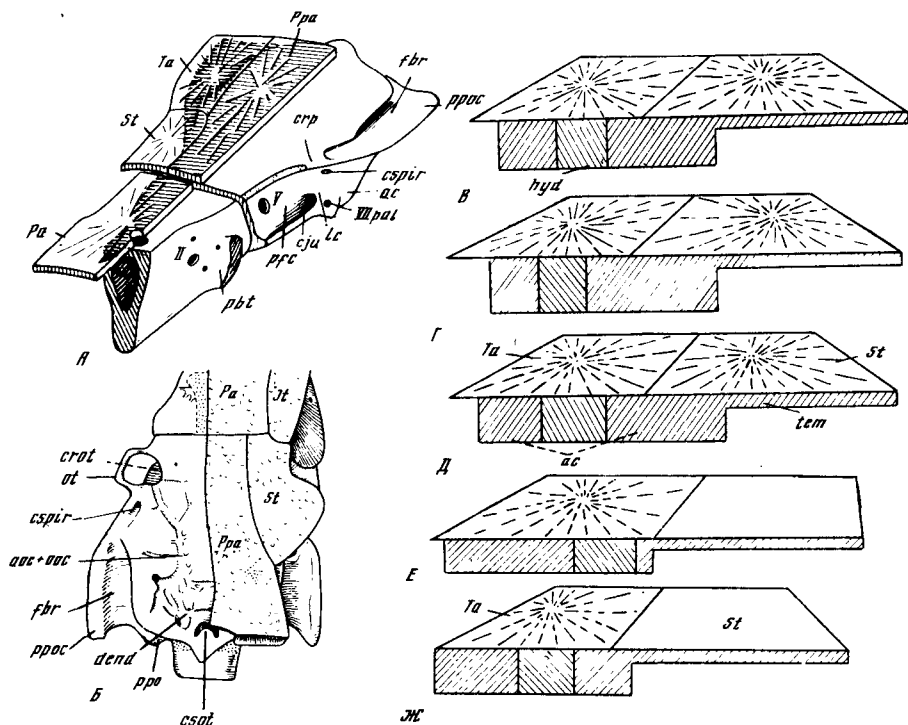


Рис. 11. Отико-окципитальный отдел нейрокrania и соотношение покровных костей с предушной и ушной областями у остеолепиформов:

А, В — *Eusthenopteron fordi*; В — *Platycephalichthys skuenicus*; Г, Д — *Jarvikina wenjukowi* (Г — ювенильная форма); Е — *Megapomus heckeri*; Ж — *Megalichthys*; (В—Ж, схема); А — по Шишкину, 1973; В — по Jarvik, 1954

на затылочную поверхность. У лабиринтодентов, у которых отико-окципитальный отдел сильно укорочен, а ушные капсулы (ас, рис. 5, В), в отличие от таковых у кистеперых, резко выступают наружу и нависают над задним краем базисфеноида, передний край посттеменных костей (Рра) находится на уровне передней ушной стенки, занимающей почти поперечное положение. Префациальная комиссура (pfc) у них соответственно короткая и также ориентирована поперечно, продолжая медиально височную стенку (tem). Впереди ушные капсулы, как и у многих рипидистий, прикрываются заднемедиальной частью supratemporale (St). Парокципитальный отросток (ppos) формирует верхний заднебоковой угол ушной капсулы, располагаясь, однако, под центром окостенения tabulae (Ta) и соответствуя в этом отношении переднему участку crista parotica рипидистий.

У неотенических форм лабиринтодентов отико-окципитальный отдел и postparietalia еще более короткие, и ушные капсулы сильнее нависают над базиптеригоидными отростками (pbt), чем у типичных взрослых особей, в результате чего передняя часть капсул частично перекрывается parietalia (Pa). Все это создает впечатление, что в онтогенезе лабиринтодентов на поздних стадиях происходило некоторое удлинение предушной стенки, сопровождающееся разрастанием postparietalia вперед. В соответствии с этим гипотетические личинки рипидистий наделяются (Шишкин, 1973) такими признаками, как короткие ушные капсулы, превышающие, однако, длину паракордалий (базальной пластинки) и нависающие над базиптеригоидными отростками; короткие, поперечно ориентированные префациальные комиссуры, мощные посторбитальные отростки ("ppog"-ppos). Предполагается в этой связи, что на сравнительно поздних стадиях онтогенеза у кистеперых происходило резкое удлинение паракордалий вперед от ушных капсул, которые, наоборот, разрастались преимущественно назад. В результате короткий у личинок этих рыб отико-окципитальный отдел резко удлинялся, и префациальные комиссуры переходили в продольное положение. Как косвенное доказательство таких преобразований приводится рас-

положение штрихов роста на костях дермального щита рипидистий и отличительные особенности их пропорций по сравнению с лабиринтодонтами. Отсутствие материалов по онтогенезу рипидистий не позволяет судить, насколько точно воспроизведена эта картина. Однако, аргументы в пользу вторичного разрастания предущной стенки кистеперых, основанные на положении центров радиации и вытянутой росто-каудально форме костей их дермального щита, сомнительны. Появление этих костей и их объединение в щит происходило, скорее всего, на тех поздних стадиях онтогенеза, когда *oticо-occipitale* было уже сформировано. В пользу этого свидетельствуют данные по эмбриологии рецентных позвоночных, у которых дермальные кости закладываются обычно после формирования подстилающей их части хондрального черепа (de Beer, 1937; Pehrson, 1940; Лебекина, 1968, 1976). Разрыв во времени появления закладок отдельных дермальных костей при этом может быть значительным, и *postparietalia*, в частности, обычно закладываются позднее *parietalia*.

Заднее положение центра радиации *postparietalia* у остеолепиформов и лабиринтоднтов объясняется иногда (Parrington, 1956) вторичным внедрением этой кости в область щита, занятую у предковых форм самостоятельным передним *postparietale*. Последнее известно, однако, среди остеолепиформов только в качестве индивидуальной вариации — у среднедевонских остеолепидид (Säve-Söderbergh, 1933; Jarvik, 1948) и у *Eusthenopteron* (Jarvik, 1944) — и отсутствует у поролепиформов, у которых центр окостенения единственной пары *postparietale*, по аналогии с *Elpistostege*, но в отличие от ихтиостег (Jarvik, 1952) занимает центральное положение на кости.

Вряд ли в этой связи передний экспропорциональный рост *postparietale* может служить показателем позднего онтогенетического удлинения предущной стенки *oticо-occipitale* у кистеперых рыб. Положение центров окостенения костей щита определялось здесь, по-видимому, исключительно местом закладки и той площадью, которую им предстояло покрыть. Постоянство в расположении центров окостенения на дермальных костях у остеолепиформов может указывать на сходство в местоположении их закладок и характер роста: равномерный росто-каудальный для *supratemporale* и *tabulare* и экспропорциональный — для *postparietale*. Характер орнамента на отдельных костях щита у *Jarvikina wenjukowi* (крупный на *postparietale* и мелкий на *supratemporale* и *tabulare*) может свидетельствовать о более молодом возрасте и, следовательно, о более поздней закладке этих костей по сравнению с *postparietale*. Экспропорциональное удлинение последней кости происходило, по всей видимости, на ранних стадиях ее формирования, еще до слияния всех трех пар костей в щит.

Неизменность пропорций дермального щита и соотношений его костей с эндокранием при переходе от ювенильных стадий ко взрослому состоянию (*Eusthenopteron foordi*, *Jarvikina wenjukowi*) доказывает, что гипотетическая стадия с крайне укороченной предущной стенкой могла существовать, таким образом, только на самых ранних этапах онтогенеза кистеперых. Вместе с тем следует отметить, что наиболее специфическая черта дефинитивных пропорций черепа этих рыб — значительная удлиненность предущной части его отико-окципитального отдела — соответствует пропорциям паракордального черепа на очень ранних стадиях онтогенеза различных рецентных гнатостомат, предшествующих слиянию паракордалией с трабекулами (de Beer, 1937).

В этой связи можно предполагать, что процесс относительного укорочения предущной части паракордалией и разрастания ушных капсул у рецентных наземных позвоночных связан, возможно, со слиянием обоих отделов нейрокrania, т.е. с переходом от рипидистий к тетраподному состоянию. Скорость и степень выраженности этого процесса варьирует в различных группах гнатостомат, но наиболее резко "нависание" ушных капсул над базальным сочленением *palato-quadratum* выражено во взрослом состоянии у амфибий. В этом случае личиночные признаки амфибий могли быть вообще не свойственны личинкам кистеперых, у которых в связи с разобщенностью этмосфеноида и *oticо-occipitale* пожизненно сохраняются пропорции паракордального отдела эндокrania, характерные для весьма ранних эмбриональных стадий других позвоночных. Косвенным аргументом в пользу такого представления могут служить данные онтогенетического развития примитивных современ-

ных хвостатых амфибий — Hynobiidae (рис. 5, Г, Д). Особенности строения и пропорции хондрокrania неотенических лабиринтодонтов свойственны в известной мере поздним личинкам этих Urodela (*Ranodon sibiricus*, стадия 49 мм — см. Регель, 1968), у которых ушные капсулы (ac, рис. 5, Д) также нависают над базиптеригонидными отростками (pbt), префациальные комиссуры очень короткие и поперечно расположены на переднеушной стенке, а на ушной капсуле развиты "посторбитальные отростки" для прикрепления pr. oticus (pot) palatoquadratum, занимающие сходное положение с лабиринтодонтовыми — на периферии переднего полукружного канала у хвостатых земноводных. У взрослых особей Hynobiidae ушные капсулы еще больше надвигаются на базисфеноид (Регель, 1968), и, таким образом, разрастание парахордалей вперед от ушных капсул, как это отмечается для поздних стадий онтогенеза лабиринтодонтов (Шишкин, 1973), не происходит. Более ранние стадии (*Ranodon sibiricus*, стадия 17—20 мм, см. Регель, 1968) (рис. 5, Г), напротив, соответствуют дефинитивной у лабиринтодонтов: ушные капсулы (ac) на этой стадии хотя и сближены с гипофизной областью (dorsum sellae, ds), однако еще не нависают над базиптеригонидными отростками (pbt). На еще более ранних стадиях (на стадии прорывания рта) у Hynobiidae ушные капсулы находятся позади гипофизарной области и передних концов парахордалей (par), как бы отражая дефинитивные пропорции этих отделов нейрокrania у кистеперых рыб.

3. ВИСЦЕРАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТ

А. PALATO-QUADRATUM И НЕБНО-КВАДРАТНЫЙ КОМПЛЕКС

Palato-quadratum (Pq, рис. 12, А) у известных остеолепиформов (*Eusthenopteron*, *Platycephalichthys*, *Osteolepis*, *Gyroptychius*, *Panderichthys*) представлено единым окостенением, в котором условно выделяются (Jarvik, 1954) три части: передняя — pars autopalatinum; средняя — pars metapterygoideum с супра- и базиптеригонидными связями и задняя — pars quadratum, — соответствующие трем отдельным окостенениям у целакантов (Millot, Anthony, 1958b). У примитивных остеолепиформов (*Thursius estonicus*, рис. 12, Г) намечается некоторое подразделение palato-quadratum на два блока по акантодному типу (Miles, 1968), однако при этом передние, по-видимому, недифференцированные заглазничные связи входят в передний блок, соединенный эктоптеригонидом с задним в области тригеминальной вырезки.

У всех Crossopterygii небно-квадратный хрящ образует единый комплекс с медиальными небными костями — palatinum (dermpalatinum, Dpl), entopterygoideum (Enpt) и ectopterygoideum (рис. 12, А). Латерально этот комплекс смыкается с несущими зубы предчелюстной и верхнечелюстной костями, из которых последняя, в свою очередь, тесно связана с костями щечной пластины.

В деталях небно-квадратный комплекс среди остеолепиформов известен у *Eusthenopteron foordi* (Holmgren, Stensiö, 1936; Jarvik, 1954), более поверхностно у *Megalichthys* (Watson, 1926), *Porolepis*, *Holoptychius* (Jarvik, 1954, 1972), *Osteolepis* (Watson, 1954) и *Platycephalichthys* (Воробьева, 1962). Имеющиеся в коллекции небно-квадратные комплексы позволяют впервые провести сравнительный анализ отдельных его структур у геологически разновозрастных остеолепиформов.

Общая форма небно-квадратного комплекса определяется взаимным расположением его передней (горизонтальной) и задней (вертикальной) пластин, а также относительным развитием и ориентировкой квадратной ветви (рис. 12, 13). Коррелятивно все эти особенности связаны с общей формой черепа и соотношениями его этмосфеноидного и отико-окципитального отделов.

Горизонтальная пластина образована частью palato-quadratum впереди базиптеригонидного сочленения (базального отростка, pb, рис. 12, Б) совместно с dermpalatinum (Dpl), ectopterygoideum (Ecpt) и частично — с entopterygoideum (Enpt). Вертикальную пластину образует восходящий дорсальный край palato-quadratum (область восходящего отростка, pac) и entopterygoideum (рис. 12, А). Квадратная ветвь — частью palato-quadratum позади его бази- и супраптеригонидных связей (pac, pot) и задней частью entopterygoideum, прилежащей к аддукторной вырезке.

В области dermpalatinum передний суженный конец комплекса контактирует с сошником, образуя совместно с ним задний и внутренний края наружной хоанной

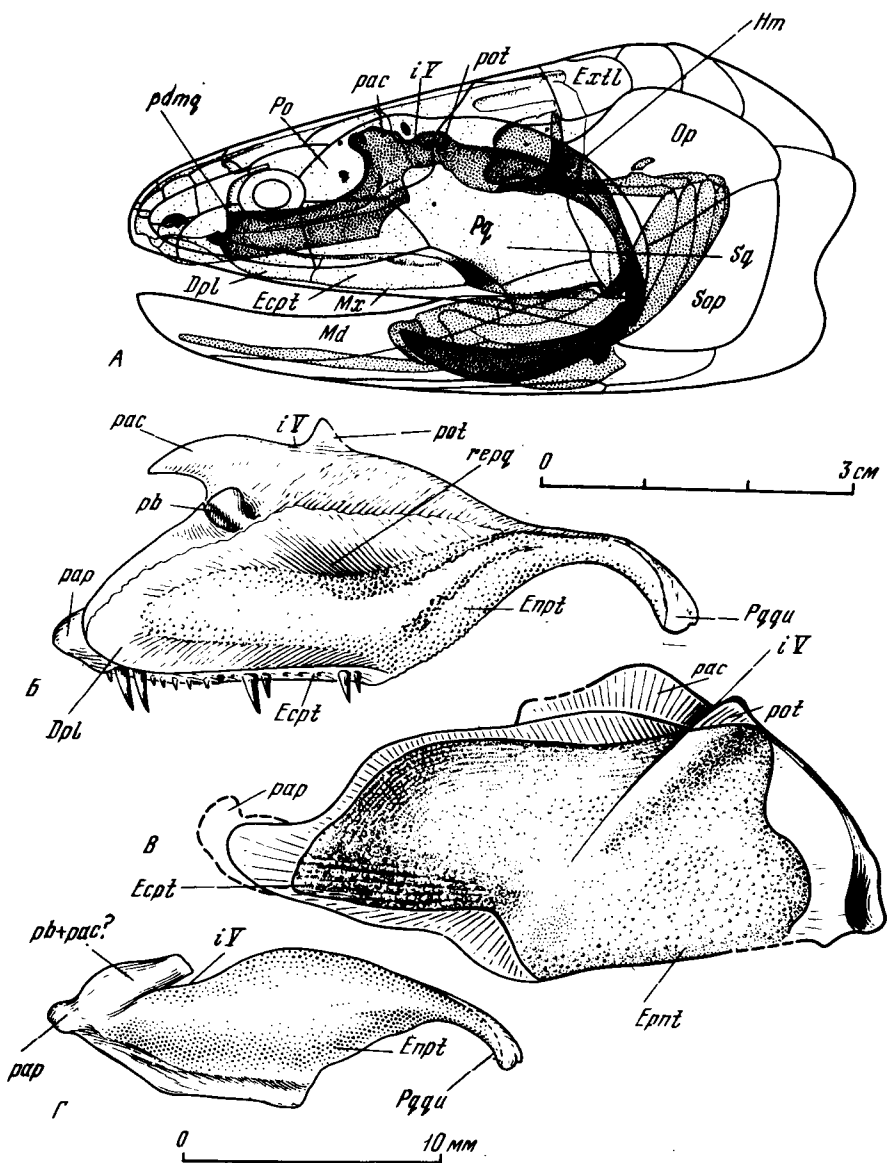


Рис. 12. Небно-квадратный комплекс кистеперых:

А — *Eusthenopteron foordi* (вместе с нейрокранием и гиомандибулой латерально);
 Б — *Gyrotychius pauli*, голотип, медиально; В — ? *Jarvikina wenjukowi*, экз. ПИН
 № 2917/10, медиально; Г — *Thursius estonicus*, голотип, медиально; А — по Schaeffer,
 1965

вырезки (fech, рис. 3, А, В). Верхний край palato-quadratum прилежит к боковой стенке нейрокrania (рис. 12, А) и формирует крышу неба ротовой полости.

Комплекс может занимать вертикальное либо наклонное, иногда почти горизонтальное положение. Вертикально расположенный комплекс, свойственный *Eusthenopteron* (рис. 12, А; 13, А), характерен для рипидистий с высоким черепом и относительно длинным отико-окципитальным отделом. В таком комплексе вертикальная пластина почти под прямым углом переходит в горизонтальную (рис. 13, Г, Ж). Свод ротовой полости высокий, аддукторная камера высокая и узкая. У форм с более широким черепом и вертикально расположенным комплексом (*Platycephalichthys*) наблюдается относительное укорочение вертикальной пластины. Соответственно понижается свод неба и расширяется аддукторная камера. Наклонное положение занимает комплекс у форм с уплощенным черепом и коротким широким атмосферноидом. Передняя часть такого комплекса расположена почти горизонтально (*Thur-*

sius estonicus, *Gyroptychius pauli*, рис. 13, Б, В), а внутренняя и наружная его пластины образуют плавную дугу (рис. 13, Д, Е). У форм с короткой квадратной ветвью (*Jarvikina*, рис. 12, В) вертикальная пластина наклонена медиально и образует с короткой и узкой горизонтальной тупой угол впереди уровня восходящего отростка (рас).

Филогенетически исходным для рипидистий было, по-видимому, умеренно наклонное положение комплекса, свойственное примитивным остеолепидам типа *Thursius estonicus*. Как вертикальную (*Eusthenopteron*, *Platycephalichthys*), так и горизонтальную (*Gyroptychius pauli*) ориентировку восходящая пластина palato-quadratum приобрела вторично.

Вытянутая продольно квадратная ветвь и расположенный на уровне либо позади затылка нижнечелюстной сустав являются, вероятно, также филогенетически исходными для рипидистий (*Thursius*, *Eusthenopteron*). У некоторых поздних форм могло происходить: 1) отведение квадратной ветви вперед и наружу с сохранением заднего положения нижнечелюстного сустава и относительно продольной ориентировки комплекса (*Gyroptychius pauli*, рис. 29, А); 2) укорочение квадратной ветви, принимающей поперечную ориентацию, со смещением нижнечелюстного сустава на уровень передней части ушной капсулы (*Jarvikina*, рис. 12, В). В первом случае обнаруживается известное сходство с личинками лабиринтодонтов (бранхиозаврами и фетализованными лабиринтодонтами — брахиподами, Шишкин, 1973). Во втором — с целакантами и аберрантными триасовыми лабиринтодонтами из группы плагиозавров.

Б. СВЯЗИ НЕБНО-КВАДРАТНОГО ХРЯЦА

Непосредственная связь palato-quadratum с нейрокранием осуществлялась в этмоидной, глазничной, заглазничной и ушной областях с помощью связок и отростков palato-quadratum. В укреплении эндохондральных связей иногда участвуют также покрывные небные кости — энтоптеригоид и парасфеноид.

Примитивные остеолепиды типа *Thursius estonicus* в характере окостенения и прикрепления palato-quadratum имеют много общего с акантодами (Miles, 1968). При этом отмечается: 1) сосредоточение связей palato-quadratum в переднем (этносфеноидном) отделе; 2) сближение этмоидных связей с заглазничными; 3) недеффинцированность заглазничных связей; 4) лигментарно-суставной характер связей и меньшее их число по сравнению с поздними рипидистиями. Распределение и характер связей обеспечивали относительно большую подвижность челюстной и гиподной дуг и обоих отделов мозговой коробки у древних рипидистий.

В ходе эволюции рипидистий помимо дифференциации связей, приобретения новых и укрепления старых наблюдается изменение точек фиксации отростков palato-quadratum и перераспределения мест жестких соединений его с нейрокранием. Отмечается тенденция ко вторичной утрате отдельных связей и замещению эндохондральных соединений дермальными. В целом соединение palato-quadratum с нейрокранием становится более жестким и связи приобретают характер малоподвижных сочленений, укрепленных связками, либо сращений. Общее уменьшение подвижности palato-quadratum сопровождается смыканием отдельных его окостенений и консолидацией костей щечной области.

Одни и те же отростки palato-quadratum у остеолепиформов могут прикрепляться к различным участкам нейрокrania, т.е. гомологичные отростки могут образовывать негомологичные связи¹. Гомологизация отростков palato-quadratum рипидистий и амфибий, основанная в ряде случаев на их топографическом сходстве (Регель, 1968; Шишкин, 1973), отнюдь не исключает качественных различий в положении самих связей. Так, ушной отросток *Urodela* можно считать гомологичным паратемпоральному у *Eusthenopteron* (Регель, 1968), однако ушная связь, расположенная высоко на боковой стенке ушной капсулы над боковой веной головы у амфибий, не соответствует топографически паратемпоральной, расположенной в данном случае на ушном гребне под этой веной (pot, рис. 12, А).

¹ Такая возможность была отмечена впервые Шмальгаузенем (1951) при сравнении рыб с наземными позвоночными.

Ведущими в формировании небно-квадратных связей являются прежде всего отростки palato-quadratum. Места их фиксации на черепе зависят от положения отделов palato-quadratum и конфигурации черепа. Эндокраниальные отростки для palato-quadratum имеют висцеральное происхождение, являясь производным либо фарингеальных элементов премандибулярной и мандибулярной дуг, ассимилированных нейрокранием (Jarvik, 1954), либо дистальной части сочленовных отростков самого palato-quadratum (Регель, 1968). Характер связей определяется преимущественно функциональными моментами, обуславливающими как параллельное сходство в их развитии между рипидистиями и лабиринтодонтами, так и различия между близко родственными представителями одной и той же группы рипидистий, например, остеолепидид.

Классификация связей palato-quadratum с нейрокранием у рипидистий дана Ярвиком (Jarvik, 1954) на основе *Eusthenopteron*, у которого установлены следующие связи: две этмоидные (латеральная и медиальная), две глазничные (посредством дорсо-медиального отростка palato-quadratum (pdmq, рис. 12, А; 13, А) и подвешенного гребня (нейрокrania), две заглазничные (супра- и базиптеригоидная) и две ушные (посредством "паратемпорального" (pac) или ушного (pot, рис. 13, Б, В, Г) отростков и лигаментарной связи). Этот набор является, по-видимому, наиболее полным среди рипидистий и заметно варьирует у отдельных их представителей.

Этмоидные и глазничные связи осуществлялись передней, аутопалатинной частью palato-quadrati, одинаково хорошо развитой у древних и поздних представителей¹.

У *Eusthenopteron* передний конец аутопалатины (pap, рис. 13, А) несет два сочленения с этмоидом, сопоставляемые (Jarvik, 1954) с двумя сочленовными головками epipraemandibulare (= pars autopalatinum). Предполагается, что эти головки сочленяются с фарингеальными элементами предчелюстной дуги, ассимилированными нейрокранием (supra- и infrahyngorpaemandibulare), образуя латеральную и медиальную этмоидную связи. Медиальная (инфрафарингеальная) связь занимает у всех рипидистий одинаковое положение — в промежутке между постназальной и межглазничной стенками. Латеральная, установленная у *Eusthenopteron foordi* (Jarvik, 1942, 1954) и *Jarvikina wenjukowi* (Jarvik, 1937), расположена у заднебокового угла носовой капсулы. Она явно отсутствует у *Thursius estonicus*, *Gyroptychius pauli*, по-видимому, у *Megalichthys* (Romer, 1937) и *Osteolepis* (Thomson, 1965). Отсутствие этой связи у примитивных остеолепидформов дает основание считать ее появление вторичным. Это вполне согласуется и с относительно поздним формированием латеральной связи (по сравнению с медиальной) в онтогенезе лабиринтоднтов (Шишкин, 1973). В таком случае, однако, приходится признать ошибочным предположение (Jarvik, 1954) о гомологии латеральной связи с древним сочленением между эпальным и супрафарингеальным элементами предчелюстной дуги². Регель (1968) полагает, что латеральную этмоидную связь (у Urodela) образует эпальный элемент челюстной дуги. Однако с этим не согласуется положение рудиментарной преспиракулярной жаберной щели у *Eusthenopteron* — непосредственно впереди базиптеригоидного сочленения.

Характер медиальной связи меняется при переходе от ранних к поздним формам. Отсутствие (или слабая выраженность) сочленовных поверхностей на задне-носовой стенке этмоида у некоторых среднедевонских остеолепидид и положение у них небно-квадратного комплекса (*Thursius estonicus*, *Osteolepis*, возможно, *Megaromus markovskyi*) свидетельствуют, что первично этмоидная связь у остеолепидформов носила характер упора аутопалатины в медиальный угол этмоида. Передняя часть palato-quadratum крепилась у таких форм к черепу, главным образом в глазничной области, — посредством связок и подвешенного гребня.

¹ Ошибочное представление о недоразвитии pars autopalatinum у некоторых рипидистий (Thomson, 1965) основано на отсутствии у *Osteolepis* видимых сочленовных поверхностей для нее на нейрокрании.

² Шмальгаузен (19506) отрицал существование у древнейших рыб самостоятельных супрафарингеальных элементов, рассматривая их в качестве вторично обособляющихся дорсальных выростов эпальных элементов.

У более поздних прогрессивных остеолепиформов — *Megalichthys* (Romer, 1937), *Megistolepis klementzi* и, возможно, у *Gyroptychius pauli* — медиальная этмоидная связь становится суставной, на что указывает глубокая сочленовная ямка (с периостальной выстилкой) в медиальном углу этмоида (fap, рис. 35, Б, В). У позднедевонских эустеноптерид и пандерихтиид (*Eusthenopteron foordi*, *Eusthenopteron obruchevi*, *Jarvikina wenjukowi*, *Platycephalichthys bischoffi*, *Panderichthys stolbovi*) медиальная этмоидная связь представлена сращением аутопалатины с медиальной уплощенной фасеткой этмоида (fap, рис. 8, Е, Ж; 41, 43, Б, В).

Верхний край передней части palato-quadratum мог образовывать у поздних форм (*Eusthenopteron foordi*, *Megapomus markovskiyi*) специальный дорсо-медиальный отросток (pdmq, рис. 12, А; 33, А), сочленяющийся с ямкой в глазничной области нейрокрания. Позади этого сочленения palato-quadratum подвешивался лигаментарно к короткому подвесному гребню (crg, рис. 25, Б) этмосфеноида. Обе эти связи Ярвик (Jarvik, 1954) называет глазничными. Поскольку дорсо-медиальный отросток отсутствует у среднедевонских остеолепиформов (*Thursius estonicus*, *Gyroptychius pauli*), вполне возможно, что он является филогенетически поздним образованием.

Приведенные факты свидетельствуют о явно вторичном усилении и, возможно, и о вторичном формировании сочленовных этмоидных и глазничных связей небо-квадратного комплекса в эволюции рипидистий. Все это вызывает известный скепсис к построениям (Jarvik, 1954, 1960), гомологизирующим этмоидные связи с примитивным сочленением epirhamandibulare с фарингеальными элементами предчелюстной дуги, а глазничные — с интераркуальным соединением эпального элемента предчелюстной дуги с инфрафарингеальным челюстной. Не исключено, что фарингеальные элементы отделились от предчелюстной и челюстной дуг и ассимилировались нейрокранием еще до установления этмоидных связей небо-квадратного комплекса. В таком случае эпальный элемент предчелюстной дуги лишь вторично восстанавливает связи с фарингеальными. Не исключено также, что фарингеальные элементы предчелюстной и челюстной дуг были утрачены отдаленными предками рыб при самом формировании небо-квадратного хряща и что материал висцерального происхождения, входящий в состав нейрокрания, лишь вторично заимствуется на palato-quadratum при установлении этмоидных связей последнего. Этот материал только симулирует наличие самостоятельных фарингеальных элементов предчелюстной и челюстной дуг. С таким предположением легче согласовать сложную картину формирования латеральной этмоидной связи у современных амфибий, у которых значительная часть премандибулярного компонента входит, по-видимому, в задненосовую стенку (van Eeden, 1951). Аналогичное заимствование материала из palato-quadratum наблюдается и при установлении ушной связи у современных амфибий (Регель, 1968).

Нижняя заглазничная, или базиптеригоидная, связь представлена в типичных случаях, как и у других рыб и многих тетрапод, сочленением базального отростка (pb, рис. 12, 13) palato-quadratum с базиптеригоидным отростком нейрокрания (pbt, рис. 5, Б; 14, А; 25, Б, В) и сопоставляется (Jarvik, 1954) с сочленением вентральной проксимальной головки epimandibulare (= pr. basalis) с включенным в эндокраний infrapharyngomandibulare.

Эта связь доминировала над супраптеригоидной у древних остеолепидид и носила у них характер сустава, который варьировал от простого шарнирного (*Thursius estonicus*) до сложного замкового (*Gyroptychius pauli*) (рис. 13, Б, В). Отросток palato-quadratum, осуществляющий эту связь, также варьировал по форме и ориентировке от стержневидного, налегавшего спереди на базиптеригоидный (pb + рас?, рис. 13, Б — *Thursius estonicus*), до ступенчатого, массивного, охватывающего последний отросток (pb, рис. 13, В — *Gyroptychius pauli*). Покровные кости (парасфеноид и энтоптеригоид) у древних форм принимают незначительное участие в образовании базиптеригоидной связи. У *Thursius estonicus*, например, отростки птеригоида, выстилающие медиально соответствующий небо-квадратный отросток (pb + рас?, рис. 12, Г)¹, вообще не развиты, а восходящие отростки (рас) парасфено-

¹ Отросток, образующий передний край тригеминальной вырезки, сочленяющийся с базиптеригоидным отростком нейрокрания и расположенный, по-видимому, ниже боковой вены головы, можно считать недифференцированным заглазничным.

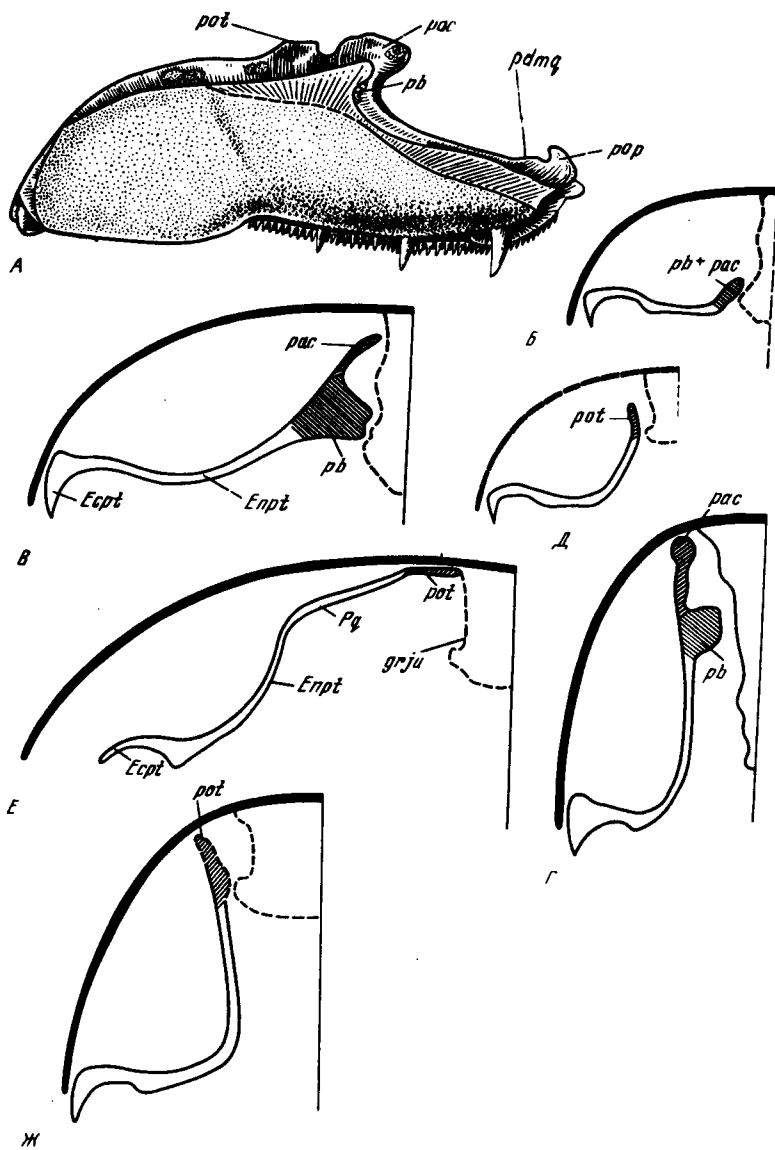


Рис. 13. Palato-quadratum и положение заглазничных связей:

А – palato-quadratum у *Eusthenopteron foordi*, латерально; Б–Ж – передние и задние (ушные) заглазничные связи в поперечном сечении черепа (Б, Д – *Thursius estonicus*; В, Е – *Gyroptychius pauli*; Г, Ж – *Eusthenopteron foordi*)

ида выстилают латерально только основание базиптеригоидного отростка (pbt, рис. 25, Б).

У поздних рипидистий базиптеригоидное сочленение приобретает признаки малоподвижного, утрачивая суставный характер. Наблюдается тенденция к усилению покровной выстилки сочленения в связи с прогрессирующим развитием восходящих отростков энтоптеригоида и парасфеноида. Этот процесс протекает явно параллельно отмечаемому среди лабиринтодонтов, где в связи с прогрессивным развитием парасфеноида эндокраниальная связь замещается птериго-парасфеноидной (Sushkin, 1927).

В отличие от древних рипидистий, у которых *pr. basipterygoideus* несколько обособлен от эндокрания¹, у поздних форм он плотно слит с ним. Наряду с дермаль-

¹ Тем самым подтверждается представление о его инфрафарингомандибулярном происхождении (Jarvik, 1954).

ной выстилкой, такое слияние способствует несомненно укреплению базиптеригоидной связи. Степень развития базиптеригоидного отростка отличается даже у филогетически близких форм. Относительно небольшой отросток у *Eusthenopteron foordi* (Jarvik, 1954), *Megalichthys* (Romer, 1937), и у ювенильных особей *Jarvikina wenjukowi*. Сравнительно лучше он развит у *Platycephalichthys* и в дефинитивном состоянии у *Jarvikina wenjukowi*. Массивный отросток имеют *Rhizodopsis* (Säve-Söderbergh, 1936) и *Megistolepis*. У последнего этот отросток (pbt, рис. 35, А) относительно массивнее, чем у известных среднедевонских остеолепидид (*Thursius estonicus* — pbt, рис. 25, Б; *Gyroptychius pauli*, рис. 29, А). Тем самым теряет силу предположение (Thomson, 1965) о мощном развитии базиптеригоидного отростка только у древних рипидистий как показателе укреплениа базиптеригоидной связи, характер которой, по-видимому, определяется рядом факторов, в том числе и степенью развития базального отростка. В ходе эволюции в некоторых линиях отмечается явное ослабление последнего по сравнению с восходящим отростком (pr. ascendens). И у зуспенотерид, например *Platycephalichthys*, *Eusthenopteron*, базальный отросток представлен маленьким выступом у переднего края основания хорошо развитого восходящего отростка.

Верхняя заглазничная или супраптеригоидная связь у поздних рипидистий осуществлялась прикреплением вершины восходящего отростка (pr. ascendens) к верхней части заднебоковой стенки этмосфеноида (рас, рис. 12, А). Среди девонских форм супраптеригоидная связь известна только у *Osteolepis macrolepidota*, где восходящий отросток сочленялся непосредственно с вентральной поверхностью этмосфеноидного щита снаружи и позади от пинеального отверстия (Watson, 1954). У таких среднедевонских остеолепидид, как *Thursius estonicus*, *Gyroptychius pauli*, сочленовные поверхности для pr. ascendens на этмосфеноиде отсутствуют (рис. 25, Б; табл. III, фиг. 1, б) и характер супраптеригоидной связи здесь не вполне ясен. У большинства позднедевонских рипидистий вершина pr. ascendens сочленяется с особым супраптеригоидным выступом латеросфеноидной стенки (pr. suprapterygoideus, Jarvik, 1954, = pr. antoticus, Jarvik, 1942), но связь здесь могла иметь и лигаментарный характер (*Megalichthys* — Romer, 1937). У *Eusthenopteron foordi* (prsp, рис. 14, А), *Platycephalichthys bischoffi* и на дефинитивной стадии у *Jarvikina wenjukowi* супраптеригоидный выступ небольшой и находится непосредственно позади отверстия для n. trochlearis. У *Megistolepis* (prsp, рис. 35, А) он, напротив, массивный и занимает весь верхний угол заднебоковой стенки.

Восходящий отросток palato-quadratum (рас, рис. 12, А) у кистеперых, как у дипной и тетрапод (de Beer, 1937), образует передний край тригеминальной вырезки (iV). Он представлен у рипидистий более или менее вертикальным выростом верхнего края palato-quadratum, положение которого, высота, массивность, степень медиальной изогнутости варьируют, так же как и положение точек его фиксации на нейрокрании. У среднедевонских остеолепидид (*Osteolepis macrolepidota*, *Gyroptychius pauli*, рис. 12, Б) восходящий отросток пластинчатый (менее массивный, чем у поздних остеолепиформов). У *Thursius estonicus* (рис. 12, Г) отчетливо выраженный pr. ascendens вообще отсутствует (см. выше). Относительно слабое развитие этого отростка и, по всей видимости, лигаментарный характер верхней заглазничной связи у древних рипидистий свидетельствует об относительно большей подвижности у них небо-квадратного комплекса. Не исключено, что pr. ascendens развивается вторично в качестве дорсального выступа epimandibulare, выполняющего роль дополнительного подвеса palato-quadratum и лишь симулирующего suprapharyngomandibulare (Шмальгаузен, 1950б, 1951, 1953). В пользу этой идеи могут служить: 1) совместное окостенение восходящего отростка с ушным у целакантов (Jarvik, 1954) и у примитивных лабиринтоднтов (Romer, 1947), когда "супрафарингеальная" часть palato-quadratum окостеневаает совместно с собственно эпимандибулярной; 2) постоянное участие основания восходящего отростка (= epirterygoideum) у примитивных лабиринтоднтов и рептилий в формировании базиптеригоидного сочленения (Romer, 1947), в которое супрафарингеальный элемент не должен входить.

Топографические соотношения pr. ascendens с нервами и сосудами головы, используемые (Jarvik, 1954) для подтверждения его гомологии с супрафарингеальным элементом, вряд ли достаточны: сходное положение занимает и ушной отро-

сток амфибийного типа, явно не гомологичный *suprapharyngeale*. Определенно в пользу гомологии восходящего отростка с *suprapharyngeale* свидетельствует лишь наличие самостоятельного центра его охрящевания у некоторых примитивных хвостатых амфибий (гинобииды, Регель, 1968). В таком случае отсутствие типичного *pr. ascendens* у некоторых остеолепиформов (*Thursius estonicus*) следует считать вторичным, поскольку нет оснований предполагать здесь существование самостоятельного и не срастающегося с *palato-quadratum* супрафарингомандибулярного элемента.

Ушная связь. Позади тригеминальной вырезки дорсальный край *palato-quadratum* у кистеперых может соединяться с ушной областью черепа. Ушная связь известна лишь у единичных остеолепиформов. У наиболее древних она носила, по-видимому, лигаментарный характер: у остеолепидид — *Thursius* (рис. 12, Г; 13, Д) и *Megalichthys* (Watson, 1926) высокий посттригеминальный край *palato-quadratum* расположен слегка наклонно к боковой стенке нейрокrania и не имеет дифференцированных отростков. У *Eusthenopteron foordi* описаны (Jarvik, 1954) две ушные связи. Передняя (паратемпоральная) представлена сочленением основания дорсального выступа *palato-quadratum* (*pr. paratemporalis*), образующего задний край тригеминальной вырезки, с выступом нейрокrania ниже кранио-квадратного прохода (pot, рис. 12, А; 13, Ж). Вторая реконструируется непосредственно позади нее в виде лигамента. Обе связи интерпретируются как интераркуальные, соединяющие *epimandibulare* с инфрафарингеальным элементом гиоидной дуги, присосшим к ушной капсуле и образовавшим ушной выступ у ее основания. Сериально паратемпоральная связь сопоставляется с интераркуальным соединением эпального элемента первой с инфрафарингеальным элементом второй жаберной дуг у *Amia*, а лигаментарная — с интераркуальными лигаментами лучеперых рыб (Jarvik, 1954). Паратемпоральная связь расположена у переднего края спиракулярной щели, подобно тому, как сериально гомологичное ей орбитальное соединение дорсо-медиального отростка автопалатины — у переднего края преспиракулярной щели.

Ярвик (Jarvik, 1954) предположительно сопоставляет паратемпоральный отросток с "псевдобазальным" отростком *Anura*, акцентируя внимание на сходном положении их связей с нейрокранием. Однако весь верхний край *palato-quadratum* позади тригеминальной вырезки в целом сопоставим с ушным отростком тетрапод, независимо от того, унаследован ли последний от общего с кистеперыми предка или же приобретен независимо. Идея о возможности новоприобретения ушной связи тетраподами и первичного ее отсутствия у кистеперых высказывалась неоднократно (Шмальгаузен, 1923, 1953; Sushkin, 1927; Шишкин, 1973). Существует мнение и о вторичной утрате этой связи кистеперыми (Romer, 1937), основанное на присутствии ее у дипной, химер и древних акул. В любом случае следует заключить, что если сам ушной отросток, возможно, гомологичен у кистеперых и тетрапод, то его связи с нейрокранием (точки его фиксации на последнем) явно негомологичны даже у различных рипидистий.

Формирование жестких ушных связей происходило в разных линиях рипидистий скорее всего самостоятельно. Приобретению *Eusthenopteron* "паратемпоральной" ушной связи способствовало, по-видимому, вертикальное положение небо-квадратного комплекса и отклонение его посттригеминального края наружу. У *Gyroptychius pauli* ушная связь имеет некоторые признаки амфибийной: посттригеминальный край расположен почти в горизонтальной плоскости и образует впереди тонкий ушной отросток, прилежащий к черепной крыше в области *supratempogale* (pot, рис. 13, Е; 29, В). Аналогичный, но более широкий ушной отросток, непосредственно сочленяющийся с ямкой на вентральной поверхности *supratempogale*, описан у *Osteolepis macrolepidota* (Watson, 1954). У обеих форм ушной отросток соединялся с черепом над краниоквадратным проходом, много выше инфрафарингеальной области, и явно не может приурочиваться к интераркуальным связям. Не исключено, что у *Gyroptychius*, кроме того, имелась лигаментарная связь *palato-quadratum* с ушной капсулой. Последняя, скорее всего, отсутствовала у *Jarvikina*, где ушной отросток расположен сзади основания *pr. ascendens* (pot, рис. 12, В) и почти на одной вертикали с нижнечелюстным суставом, причленяясь к нейрокранию, по-видимому, ниже кранио-квадратного прохода. Многообразие типов и, вероятно, вторич-

ное приобретение жестких ушных связей рипидистиями затрудняет вывод паратемпоральной связи *Eusthenopteron* из архаичных интераркуальных соединений древнейших рыб. Все это лишний раз говорит о крайней сложности установления гомологий отдельных соединений небо-квадратного комплекса у позвоночных.

В. ГИОИДНАЯ ДУГА

Сведения о гиоидной дуге у рипидистий неполны. На всем своем протяжении она реконструирована лишь у *Eusthenopteron foordi* (Jarvik, 1954), однако строение ее срединного элемента — *stylohyale* (Sth) и характер его связи с *ceratohyale* (Ch) недостаточно известны и для этой формы (рис. 14, А).

Судя по *Thursius estonicus*, у древних остеолепидид, как и у *Eusthenopteron foordi*, гиоидная дуга состояла из трех элементов, сочленяющихся друг с другом: удлинненной гиомандибулы (Hm), вставочного *stylohyale* (Sth) и вентрального *ceratohyale* (Ch, рис. 14, Д, Е; табл. I, фиг. 2, е, ж, з). Топографически *stylohyale* представляет собой, по-видимому, производное верхнего отдела гиоидной дуги (гиомандибулы). Это подтверждается, в частности, строением *stylohyale* у *Gyroptychius pauli*, у которого вентральный конец этого, отчетливо не обособленного элемента расположен в отличие от *Eusthenopteron* (Jarvik, 1954) на уровне суставной поверхности *palato-quadratum* (Sth, рис. 29, А).

По Ярвику (Jarvik, 1954), оба фарингеальных элемента гиоидной дуги вошли у кистеперых в состав эндокrania, образовав отдельный гребень (*interpharyngohyale*) и латеральную комиссуру (*suprapharyngohyale*). Вентральное сочленение гиомандибулы кистеперых сериально сопоставляется с базиптеригоидным сочленением, дорсальное — с местом сращения восходящего отростка *palato-quadratum* с *epimandibulare* (pr. *suprapterygoideus*, prsp, рис. 14, А).

Гиомандибула детально описана у *Megalichthys* (Romer, 1937, 1941) и *Eusthenopteron* (Westoll, 1943b; Jarvik, 1954). Общая форма ее известна у *Megalichthys* (Watson, 1926) и частично у *Rhizodopsis* (Watson, Day, 1916), *Porolepis* (Jarvik, 1954), *Osteolepis* (Thomson, 1965). Дополнительные сведения о ней дают *Jarvikina wenjukowi*, *Gyroptychius pauli*, *Panderichthys stolbovi* *Thursius estonicus*. У всех этих рипидистий (рис. 14, 29) гиомандибула удлиненная, прямая или изогнутая с продольным желобом для гиомандибулярного нерва (r. *hyomandibularis* VII). В разной степени выраженные проксимальные (дорсальная и вентральная) сочленовные головки лишены периостальной выстилки. Дорсальный край образует более (*Megalichthys*) или менее (*Thursius*) выраженный угловатый выступ — оперкулярный отросток (*operculum*, рис. 14), лишенный периостальной выстилки и служивший для прикрепления *operculum*. У *Eusthenopteron* и, по-видимому, у *Jarvikina* и *Panderichthys* этот отросток оставался хрящевым.

Проксимальнее оперкулярного отростка на латеральной поверхности гиомандибулы (*Eusthenopteron* и *Megalichthys*) развита ямка, по-видимому, для прикрепления мускула — *m. protractor hyoidei* (fmph, рис. 14, А, Г, Д). На медиальной поверхности кости имеется косой либо продольный гребень, сравнительно слабо развитый у *Eusthenopteron* и *Jarvikina*, но высокий у *Megalichthys* и *Thursius* (рис. 14, и служивший, вероятно, местом прикрепления *m. adductor hyoidei* (fmah, рис. 14, В, Г, Д).

Положение борозд и каналов для нервов и сосудов в деталях варьирует. Гиомандибулярный проход для одноименной ветви лицевого нерва начинается на внутренней поверхности кости широкой ложбинкой между ее проксимальными сочленовными головками и у *Megalichthys* почти сразу же переходит в канал, выходящий на латеральную поверхность кости в дистальной трети последней (*trhy*, рис. 14, Б). У *Eusthenopteron* (рис. 14, А) и *Jarvikina* ложбинка сначала переходит в удлиненный желобок, и соответственно гиомандибулярный канал укорачивается. Наконец, у *Panderichthys* (рис. 14, В) и *Thursius* (рис. 14, Д, Е) желоб не замкнут на всем протяжении. У первого он выходит на латеральную поверхность гиомандибулы, огибая по стеро-дорсальный край кости, у второго тянется по ее медиальной поверхности и переходит на латеральную сторону гиоидной дуги лишь в области *stylohyale*. В отличие от *Megalichthys* (Romer, 1941) у *Thursius*, *Jarvikina*, *Panderichthys* и *Eusthenopteron* в гиомандибулярном проходе помещается, по-видимому, только нижнечелюстная (r. *mandibularis*) ветвь гиомандибулярного нерва, тогда как гиоидная

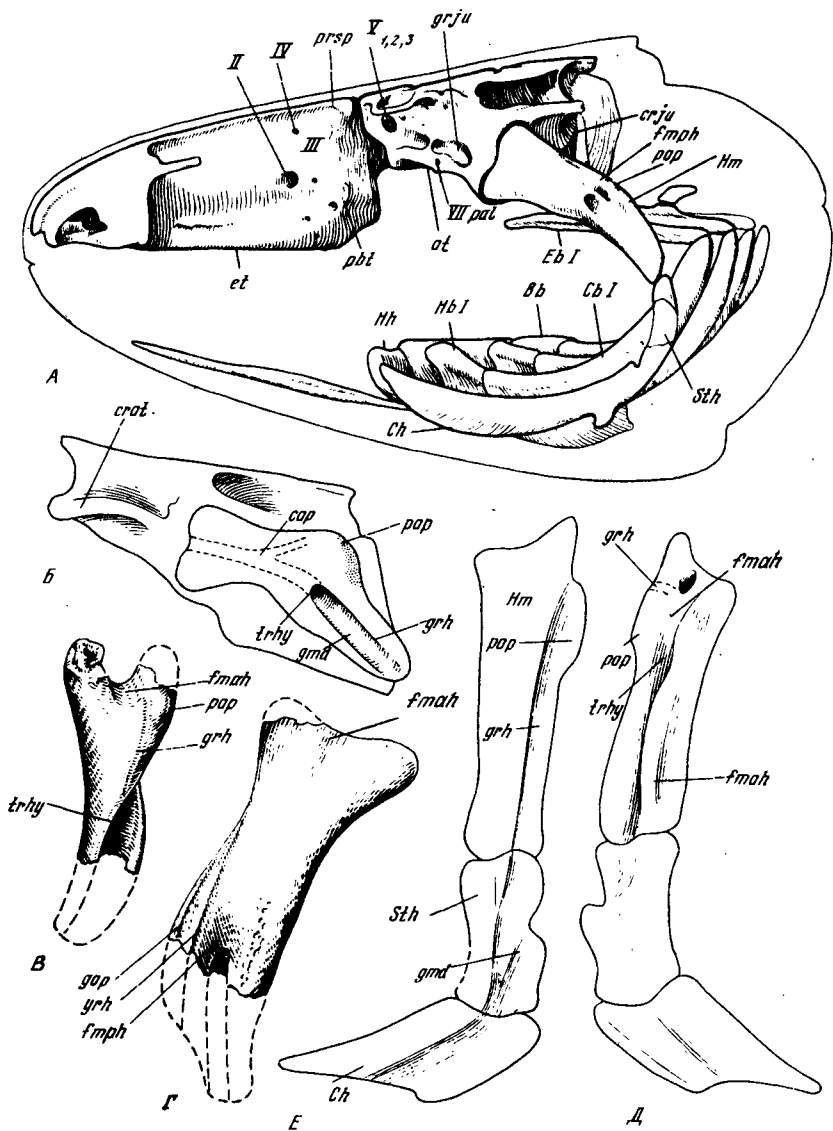


Рис. 14. Гиоидная дуга и гиомандибула остеолепиформов:

А — *Eusthenopteron foordi*; Б — *Megalichthys*; В — ? *Panderichthys stolbovi*, экз. ПИН № 2917/12; Г — *Jarvikina wenjukowi*, экз. ПИН № 2917/11, латерально; (А–Г — позднее состояние); Д, Е — *Thursius estonicus*, голотип, медиально и латерально (примитивное состояние); А — по Jarvik, 1954; Б — по Romer, 1941

(г. hyoideus) следует по бороздке, отделяющейся от его проксимальной (grh, рис. 14, Б, В, Г, Е) части и огибающей дорсальную сочленовную головку гиомандибулы с выходом на латеральную поверхность кости у основания оперкулярного отростка. У *Megalichthys* оперкулярный нерв выходил из гиомандибулярного канала на медиальную поверхность гиомандибулы через отверстие, открывающееся у основания оперкулярного отростка (рис. 14, Б) (Romer, 1941), тогда как у *Eusthenopteron* (рис. 14, А) он отделялся от гиоидного, по-видимому, проксимально на медиальной стороне кости (Jarvik, 1954).

Нижнечелюстной нерв у *Eusthenopteron* и *Megalichthys* по выходе из гиомандибулярного канала продолжается в широком желобке на латеральной поверхности гиомандибулы. У *Eusthenopteron* дистальная часть этого желобка подразделяется низким продольным гребнем на дорсальную и вентральную бороздку, которые, по Ярвику (Jarvik, 1954), соответствуют наружной и внутренней дорсальным ветвям

нерва. Однако у *Megalichthys* описываемый желобок подразделен продольным гребнем на всем протяжении, и здесь в дорсальной бороздке, по-видимому, проходил гиоидный нерв (Romer, 1941). Последний мог занимать такое же положение и у *Eusthenopteron*, поскольку желобок этого нерва сообщается непосредственно с дорсальной бороздкой медиальнее основания оперкулярного отростка (Jarvik, 1954, fig. 16b). Такая интерпретация дорсального желобка более соответствует наблюдениям над современными рыбами, у которых г. mandibularis VII не образует сколько-нибудь выраженной наружной ветви, а гиоидный нерв следует по наружной поверхности гиомандибулы постеро-дорсальнее нижнечелюстного (Шмальгаузен, 1953).

Помимо нервов, в гиомандибулярном проходе помещалась, по-видимому, гиоидная вена. У экземпляров *Eusthenopteron* и у *Jarvikina* медиальная стенка гиомандибулярного канала пронизана отверстием, пропускавшим, вероятно, медиальную ветвь этой вены. На внутренней поверхности гиомандибулы у *Thursius* и у *Megalichthys* прослеживается бороздка для г. praetrematicus IX (у антеро-вентрального края кости) и у последнего — также широкий желобок для v. capitis lateralis (на медиальной стенке гиомандибулярного канала). Эти структуры неизвестны у других рипидистий. Не исключено, что желобку для v. capitis lateralis у ряда рипидистий может соответствовать незамкнутая часть гиомандибулярного прохода на медиальной поверхности кости.

По мнению Ромера (Romer, 1941), исходным состоянием для костных рыб было наличие гиомандибулярного канала и его отсутствие у современных Chondrostei и *Polypterus* является результатом либо некоторой редукции (утонения) гиомандибулы, либо изменения положения гиомандибулярного нерва. По Шмальгаузену (1953, рис. 7, в; 1964, рис. 42), напротив, у первичных костных рыб гиомандибулярного канала не было, и нерв свободно огибал постеро-дорсальный край кости. Для подтверждения своей точки зрения оба автора ссылаются на древнейших лучеперых. Однако среди палеонисков встречаются как формы с гиомандибулярным каналом, так и лишенные его (Nielsen, 1942). Наши данные показывают, что гиомандибулярный канал может отсутствовать у рипидистий, имеющих как тонкую (*Thursius*), так и сравнительно массивную (*Panderichthys*) гиомандибулу. У целакантов (*Nesides* — Jarvik, 1954; *Latimeria* — Millot, Anthony, 1958b) гиомандибулярный канал пронизывает укороченную, но расширенную проксимальную кость. По-видимому, этот признак не имеет большого филогенетического значения¹.

Вентрально гиомандибула, по крайней мере у *Eusthenopteron* и *Thursius*, продолжается самостоятельным элементом (рис. 14, А, Д, Е), интерпретируемым Ярвиком как stylohyale и сопоставляемым сериально с quadratum (Jarvik, 1954). У *Gyrorytichius* (рис. 29, А) самостоятельное stylohyale, видимо, отсутствовало.

Гомология stylohyale *Eusthenopteron* и *Thursius* не вполне ясна. У современных лучеперых гиоидная дуга образует в соответствующей области два самостоятельных элемента — stylohyale (interhyale) и symplecticum, из которых "stylohyale" *Eusthenopteron* морфологически соответствует скорее первое, представляющее связующее звено между дорсальным и вентральным элементами гиоидной дуги (Goodrich, 1930). В то же время рассматриваемая кость явно сравнима с "symplecticum" (а не со "stylohyale") целакантов (*Latimeria* — Millot et Anthony, 1958b). У палеонисков гиоидная дуга образует здесь единственное окостенение, вполне сравнимое со "stylohyale" *Eusthenopteron*, но интерпретируемое в качестве symplectum (Nielsen, 1942). У *Polypterus* также развит единственный элемент, занимающий положение "stylohyale" *Eusthenopteron*, но интерпретируемый то в качестве stylohyale (Allis, 1922; Шмальгаузен, 1964), то в качестве symplectum (Татарко, 1939). Не исключено, что stylohyale и symplectum современных лучеперых и целакантов является продуктом дифференциации единственного элемента, свойственного общим предковым формам Actinopterygii и Grossopterygii и сохранившимся у палеонисков и рипидистий².

¹ Подобную мысль высказывал также Шмальгаузен (1950b), отрицавший возможность использования данного признака для выводов о негомологичности гиомандибулы в разных группах рыб.

² Во избежание путаницы, мы сохраняем название этого элемента по Ярвику (Jarvik, 1954).

Большая передняя часть *stylohyale* рипидистий помещалась в глубокой дистальной части спиракуло-гиомандибулярной ниши *palato-quadratum*. Вентрально *stylohyale* (*Eusthenopteron*, *Thursius*) соединялось с *ceratohyale* (Ch, рис. 14, А, Д, Е). Возможно, однако, что одновременно эта кость была связана здесь и с задним концом нижней челюсти. Наиболее вероятен прямой контакт гиоидной дуги с челюстью у рипидистий с развитым ретроартикулярным отростком (голоптихииды, *Megalichthys*, *Lamprotolepis*). У форм, не имеющих этого отростка, связь могла осуществляться с помощью мандибуло-гиоидного лигамента, реконструируемого в бороздке на постеро-вентральном крае челюсти (Thomson, 1967a).

Гиомандибула (как и *stylohyale*) тесно прилегала к челюстной дуге, заполняя вентральную часть спиракуло-гиомандибулярной ниши *palato-quadratum* (рис. 12, А). Тесный контакт ее с челюстной дугой сближает рипидистий с большинством рыб, в частности с акантодами (Miles, 1968) и с палеонисками (Nielsen, 1942), но отличает их от целакантов. Специальные выросты для сочленения с *palato-quadratum* на гиомандибуле (и *stylohyale*) у рипидистий, по-видимому, отсутствуют.

Глубина спиракуло-гиомандибулярной ниши и протяженность контакта гиомандибулы и *palato-quadratum* варьируют. У *Eusthenopteron*, *Megalichthys*, *Platycephalichthys*, *Thursius* этот контакт длинный и начинается вблизи проксимальных головок гиомандибулы. У *Gyroptychius pauli* (рис. 29) контакт короткий и ограничен дистальной частью гиомандибулы и, возможно, у *Jarvikina wenjukowi* (рис. 12, В) и у *Panderichthys*.

Положение гиомандибулы коррелятивно связано с ориентацией на черепе ее сочленовных площадок, расположенных у рипидистий на стенке яремного канала так, что боковая вена головы (*grju*, рис. 14, А) проходит между проксимальными головками гиомандибулы. У *Osteolepis*, *Rhizodopsis*, *Megalichthys*, *Megapomus*, *Thursius* площадки обращены латерально и расположены на одной вертикали. У этих форм задний край *palato-quadratum* пологий, гиомандибула занимает наклонное положение и дистальный конец ее сильно отведен назад (*Megalichthys*, рис. 14, В)¹. У *Eusthenopteron* (рис. 14, А) (Jarvik, 1954) и *Jarvikina wenjukowi* сочленовные площадки обращены несколько вниз и назад и расположены на косой линии (15–20° к вертикали), причем вентральная площадка сдвинута вперед. Соответственно у этих форм гиомандибула занимает более отвесное положение.

При двойном прикреплении гиомандибулы к нейрокранию ее подвижность в значительной мере ограничивается вращением вокруг оси, соединяющей оба сочленения. Поэтому переход этой оси из вертикальной к косой, сопровождающийся перемещением гиомандибулы из наклонного положения в отвесное, свидетельствует об изменении характера движений этой кости.

У примитивных рипидистий (с вертикальным расположением фасеток) гиомандибула могла двигаться лишь в горизонтальной плоскости — сзади-наперед (Шмальгаузен, 1950б), причём ее нижний конец при движении вперед отводился наружу. Благодаря тесному контакту гиомандибулы с *palato-quadratum* эти движения могли осуществляться лишь при необходимой подвижности последнего. Это могло обеспечиваться достаточным развитием у примитивных рипидистий интракраниального кинетизма (отсутствие ушных связей *palato-quadratum*, лигаментарные либо суставные глазничные связи и наличие интракраниального сустава). Согласно Шмальгаузену (1950б), гиомандибула у рипидистий при вдохе поворачивалась вперед и наружу, ее задний край вместе с жаберной крышкой отводился наружу, что вело к увеличению объема жаберной полости. Движения гиомандибулы сопровождалось смещением *palato-quadratum* вперед, приподниманием этмосфеноида с верхней челюстью и автоматическим (без активного отведения нижней челюсти) раскрытием рта и спиракулярной щели; в результате вода всасывалась в глотку. Выдох сопровождался синхронным закрыванием рта и брызгальца и сжатием жаберной полости. В дыхательных движениях гиомандибулы участвовало и "stylohyale", смещение которого сопровождалось отведением (при вдохе) и сжатием (при выдохе) верхних концов *ceratohyalia* и суставных ветвей нижних челюстей.

¹Томсон (Thomson, 1967a) реконструирует гиомандибулу у *Megalichthys* почти в вертикальном положении, что, однако не согласуется с наблюдениями Ромера (Romer, 1941).

Сходство в характере движения гиомандибулы у палеонисков (Nielsen, 1942) и у древних рипидистий может служить обоснованием представления о сходстве в механизме их жаберного дыхания (Шмальгаузен, 1951; Schaeffer, 1965). Однако уже у древнейших представителей обеих групп выявляются различия в строении покровной части жаберной складки, свидетельствующие об известной дивергенции у них этого механизма. Если у палеонисков основную роль в дыхании играла, по-видимому, дорсальная часть складки (собственно жаберная крышка, или "дорсальный клапан"), то у рипидистий в дыхании в меньшей степени участвует и гулярная складка, укрепленная крупными гулярными пластинками ("вентральный клапан"). Более того, у некоторых рипидистий происходило явное усиление вентрального клапана (увеличение боковых гулярных пластинок, укорочение бронхостегальных лучей и их расширение, исчезновение срединного *gulare* (*Megapomus markovskiy*) хотя дермальная часть дорсального клапана при этом оставалась хорошо развитой).

По мере укрепления связей *palato-quadratum* с нейрокранием дыхательный механизм у рипидистий, по-видимому, несколько менялся. Редукция подвижности *palato-quadratum* исключала возможность переднезадних движений гиомандибулы. Возможно, что этим и обуславливался переход гиомандибулы в более отвесное положение и изменение положения точек фиксации ее на нейрокрании, располагавшихся теперь не по вертикали, а по косой линии. Эти изменения происходили параллельно у целакантов и рипидистий¹. У таких рипидистий гиомандибула могла отводиться и приводиться к телу, смещаясь слегка в спиракулярно-гиомандибулярной нише *palato-quadratum* (Thomson, 1967a). У целакантов (*Latimeria*) гиомандибула вообще выходила из этой ниши, что придавало ее движениям большую свободу. У рипидистий с акинетическим *palato-quadratum* диапазон самостоятельных дыхательных движений был, конечно, незначительным. Не исключено, что у них развивалась способность гиомандибулы к легкому повороту вокруг оси, проходящей через одну из головок (скорее всего, дорсальную) с некоторым скольжением другой головки по суставной поверхности нейрокrania. Даже незначительное движение такого типа могло вести к заметному отведению жаберной крышки. Возможно, однако, что ослабление подвижности гиомандибулы у таких "акинетических" рипидистий свидетельствует об ослаблении у них жаберного дыхания (при усилении легочного и, быть может, кожного).

4. НИЖНЯЯ ЧЕЛЮСТЬ

Нижняя челюсть у рипидистий изучена значительно хуже, чем у лабиринтодонтов (Nilsson, 1944), в результате чего многие детали ее строения и общий ход преобразований челюсти при переходе от рыб к амфибиям во многом остается неясным. Наиболее подробное описание челюсти рипидистий дано В. Гроссом (Gross, 1941), который пытался установить характерные отличительные особенности в ее строении между кистеперыми рыбами и древними амфибиями. Изученный нами материал уточняет и расширяет эти обобщения, выявляя ряд неизвестных ранее признаков, в частности, касающихся иннервации и кровоснабжения челюсти и ее морфоэволюционных изменений.

А. ОБЩАЯ ФОРМА ЧЕЛЮСТИ

В общем плане строения челюсти рипидистий в отличие от целакантов обнаружат удивительное сходство с древними амфибиями, которое особенно усиливается у отдельных остеолепиформов (рис. 15, Г, Д). Для большинства рипидистий в отличие от лабиринтодонтов характерны широкие и низкие челюсти (рис. 15, Б), овально вытянутые в ширину в сечении (Gross, 1941), наибольшая высота которых приходится на уровень аддукторной ямы. Часто определяемое соотношение длин нижней

¹ У лучеперых рыб, где гиомандибула также перешла в отвесное положение и стала двигаться в вертикальной плоскости, такие изменения связываются с усилением роли гиомандибулы в дыхании и большей экономичностью ее движений (Wakoboinikoff, 1932; Шмальгаузен, 1950б; Казанцева, 1976).

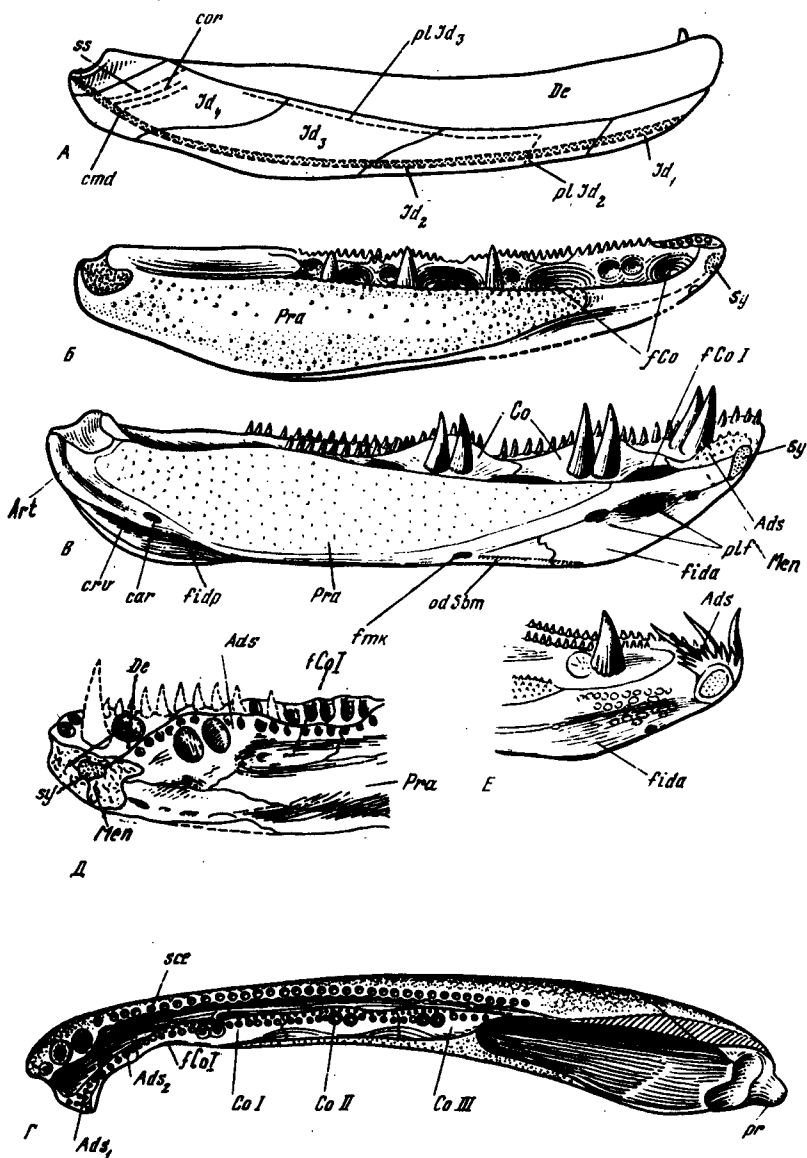


Рис. 15. Разнообразие строения нижней челюсти рипидистий:

А–Д – остеолепиформы (А – общий вид на челюсть, латерально, В – примитивное состояние – *Jarvikina wenjukowi*, экз. ПИН № 2917/9, × 2; В, Г, Д – прогрессивные остеолепиформы: В – *Platycephalichthys bischoffi*; Г – *Lamprotolepis verrucosa*, экз. ПИН № 2845/?, × 1,7; Д – *Obruchevichthys gracilis*, голотип, × 2); Е – поролепиформ (по Jarvik, 1963)

челюсти и отико-окципитального щита (Jarvik, 1948) характеризует, в основном, длину последнего. Соответственно, эта величина значительно меньше у поздних остеолепиформов с коротким щитом (*Platycephalichthys*, *Eusthenodon*, *Jarvikina*, *Hynerial*).

У поздних остеолепиформов в связи с усилением передних хватательных зубов на dentale передний конец челюсти обычно расширяется медиально. Иногда это сопровождается сужением позади лежащей части челюсти, связанным во многом с редукцией здесь меккелевой кости. В таких случаях челюсти, как и у водных лабиринтодонтов типа *Benthosuchus*, *Dvinosaurus* (Nilsson, 1944, рис. 5, 15), приобретают стержневидную форму и овально вытянутое в высоту поперечное сечение (*Lamprotolepis*, *Obruchevichthys*, рис. 15, Г, Д). Сходство с лабиринтодонтами здесь усиливается при развитии на заднем конце челюсти ретроартикулярного отростка (Me-

galichthys и *Lamprotelepis*). Предположение (Шмальгаузен, 1964), что формирование последнего у рипидистий может свидетельствовать о приобретении рыбами тетраподного нижнечелюстного депрессора, сомнительно, поскольку гиоидная дуга у рипидистий сохраняет свою целостность, а гиомандибула участвует в дыхательных движениях. В таких условиях невероятно, чтобы леватор гиоидной дуги потерял значение для ее движений и перенес место своего прикрепления с гиомандибулы на нижнюю челюсть. Подобные преобразования могли произойти, видимо, лишь при выпадении дыхательной функции гиомандибулы, ослаблении или потере ее связи с *ceratohyale* и преобразовании гиомандибулы в слуховую косточку. Однако даже лигаментарная связь гиомандибулы (или *stylohyale*) с нижней челюстью создавала предпосылки для преобразования *m. levator hyoidei* в *m. depressor mandibulare*, поскольку сокращение этой мышцы у кистеперых оказывало побочное депрессорное воздействие на нижнюю челюсть. Этот депрессорный эффект несомненно усиливался при формировании ретроартикулярного отростка.

Вентральный край челюсти рипидистий занят продольным желобом (*smv*, рис. 16, В, Г), ограниченным изнутри *articulare* и *praearticulare*, а снаружи — инфраденральными костями. В вентральном желобе проходили сосуды и нервы (*a. submandibularis*, *v. mandibularis inferior*, *n. mandibularis lateralis VII*), тогда как наружный его край перекрывался субмандибулярной серией костей. У многих поздних остеолепидформов желоб подразделен продольным гребнем на внутренний нервно-сосудистый и наружный, занятый преимущественно субмандибулярными лучами. В передней части вентрального желоба открываются меккелевы отверстия, а у заднего конца его у форм с неразвитым ретроартикулярным отростком обычно имеется отпечаток гиомандибулярной связки.

У древних остеолепидформов вентральный желоб резко ограничен только на заднем конце челюсти и иногда только с внутренней стороны развитым вентральным гребнем *articulare* (*crv*, рис. 15, В). Конец гребня на заднем крае сочленовной площадки может образовывать короткий постгленоидный отросток.

Свободный край *supraangulare* и *angulare*, ограничивающий снаружи заднюю часть желоба, у большинства среднедевонских остеолепидид и ряда поздних форм (*Eusthenopteron*, *Jarvikina*, *Panderichthys*) развит слабо (рис. 15, А, Б). Однако иногда этот край резко расширяется и образует задний инфраденральные фланг (*fidr*, рис. 15, В). Обычно (*Platycephalichthys skuenicus*, *Gyroptichius elgae*) этот фланг образован *supraangulare*, иногда же (*Platycephalichthys bischoffi*) смещен вперед и образован в основном *angulare*. На переднем конце челюсти *spleniale* и отчасти *postspleniale* у многих рипидистий формируют передний инфраденральные фланг (*fida*, рис. 15, В, Е), степень развития которого варьирует без видимых закономерностей. Инфраденральные фланги, по всей вероятности, прикрывали снаружи переднюю и заднюю части вентрального спиракулярного дивертикула, реконструированного Ярвиком в этой области у *Eusthenopteron* (Jarvik, 1963). Снизу дивертикул прикрывали субмандибулярные пластинки, впереди он мог достигать переднего конца нижней челюсти.

Аддукторная яма, как у многих лабиринтодонтов, составляет обычно до 1/3 длины челюсти. У ювенильных особей (*Jarvikina*) и у некоторых среднедевонских остеолепидид (*Thursius*) яма может быть несколько короче — около 1/4 ее длины. Наружный край ямы всегда прямой и образован *supraangulare* и озубленным постеродорсальным отростком *dentale*. С внутренней стороны последний может, вопреки утверждению Т. Нильсона (Nilsson, 1944), подстилаться задним отростком корonoида. Задняя стенка ямы образована исключительно *articulare*. Поверхность *articulare* внутри ямы ругозистая, со следами прикрепления аддукторных мышц.

Б. ПРОИЗВОДНЫЕ МЕККЕЛЕВА ХРЯЩА

Меккелев хрящ окостеневает у рипидистий в виде единой кости (Мк, рис. 16, Г), хотя наиболее развитые ее задний и передний концы описываются как самостоятельные кости *articulare* (Art, рис. 15, В) и *mentomandibulare* (Men). Средняя его часть — собственно меккелева кость — обычно окостеневает в виде более или менее (обычно у древних форм) тонкого периферического футляра, заключающего за-

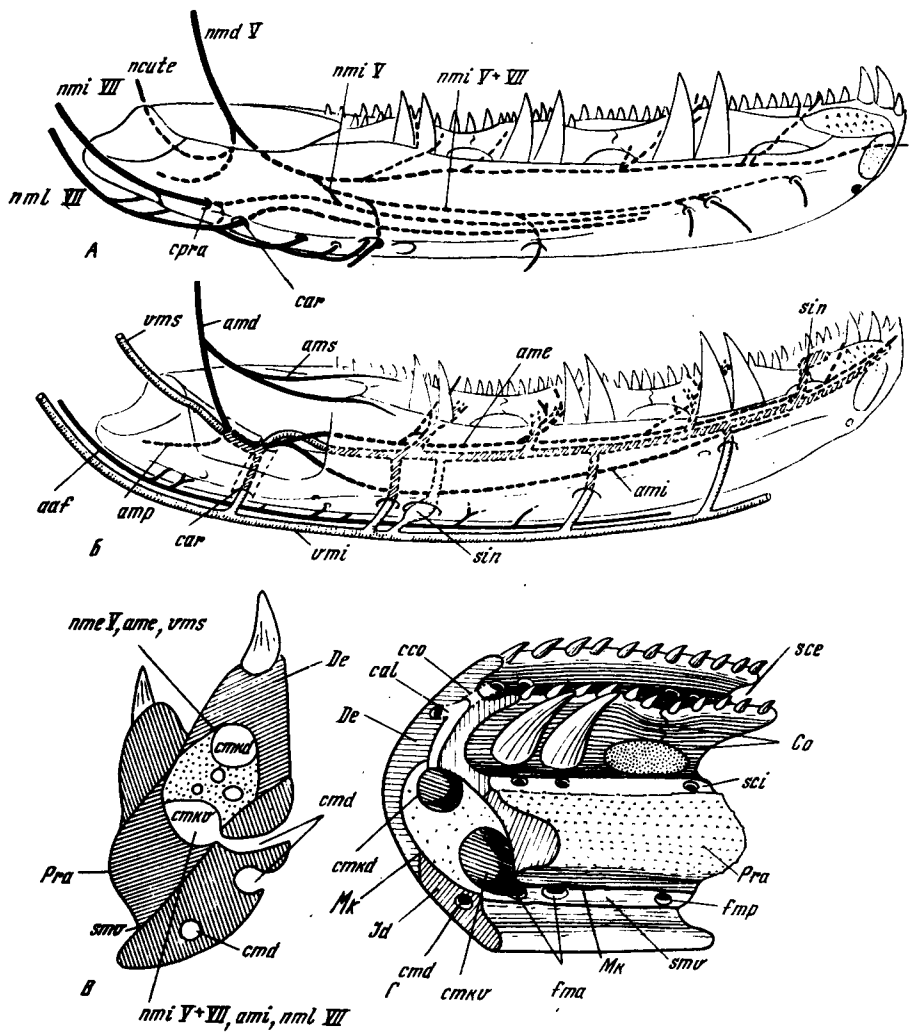


Рис. 16. Нервная и кровеносная системы нижней челюсти рипидистий: А — прохождение основных червных стволов; Б — положение крупных кровеносных сосудов; В — каналы для нервов и сосудов на поперечном распиле челюсти прогрессивного остеолепиформа (*Obruchevichthys*); Г — схема строения челюсти медиально и на поперечном распиле в области премаксиллы

полненную при жизни хрящом обширную примордиальную, или меккелеву, полость (рис. 16, В, Г).

Наиболее полное участие в образовании наружной поверхности челюсти меккелевой костью прослеживается у древних рипидистий. У них меккелева кость выпоняет дно всех корonoидных ям и обычно выходит на поверхность вентрального желоба между праеарткулярными и инфрадентальными костями позади переднего меккелева отверстия. *Mentomandibulare* на переднем конце челюсти нередко отделяет праеарткулярные от дентальные и образует большую часть симфиза (*sy*, рис. 15, Б, В). *Articulare* формирует не только суставную площадку для *palato-quadratum* и заднюю стенку аддукторной ямы, но и массивный вентральный гребень (*crv*, рис. 15, В), ограничивающий заднюю часть вентрального желоба изнутри и выступающий снаружи из-под нижнего края *supraangulare*.

У большинства прогрессивных остеолепиформов участие меккелевой кости в формировании поверхности челюсти сокращается, сопровождаясь разрастанием покровных костей. На дне корonoидных ям меккелева кость (в переднем направлении) перекрывается корonoидами, а на дне вентрального желоба — вентро-медиальными закраинами инфрадентальных костей и нескульптурированным вентральным

краем *praearticulare*. Сокращается и участие *mentomandibulare* (Men, рис. 15, Д) в формировании симфизной поверхности (*sy*), которая образуется преимущественно *dentale*. У карбовых форм типа *Megalichthys* (Watson, 1926) и *Lamprotolepis* производные меккелева хряща выходят на поверхность только в области сочленовой площадки для *palato-quadratum*, вентрального гребня *articulare*, задней стенки аддукторной ямы и медиальной поверхности ретроартикулярного отростка, перекрываемого снаружи *supraangulare*.

Заключенная в меккелеву кость примордиальная полость тянется от аддукторной ямы вперед, сильно сужаясь на уровне прекоронаидных клыков, где она, по мнению Гросса, может слепо кончаться (Gross, 1941). Однако у некоторых форм (*Panderichthys bystrovi*, *Jarvikina*, *Obruchevichthys*) узкий канал, окруженный *mentomandibulare*, продолжает вперед меккелеву полость вплоть до симфиза. Этот канал, по-видимому, открывается у *Gyroptychius* на симфизной площадке *mentomandibulare*, а у *Jarvikina* — на краю ее. В передней половине меккелевой кости примордиальная полость может пересекаться перегородками, разделяющими ее иногда на дорсальный и вентральный каналы (*Obruchevichthys*), в которых могли, вероятно, проходить внутрочелюстные сосуды и нервы (смкд, смкв, рис. 16, В, Г).

Симфизная площадка *mentomandibulare* (*sy*) варьирует по форме от овально-вытянутой поперек челюсти до овально-вытянутой в высоту. У древних форм и ювенильных особей она относительно крупнее, составляет не менее половины поверхности симфиза. Суставная площадка *articulare* у большинства среднедевонских остеолепидид поперечно расширена, более или менее наклонена назад и медиально. Отчетливый срединный пережим подразделяет ее на латеральную и обычно более узкую и сильнее выступающую вперед медиальную части. У переднего и заднего краев площадки развиты небольшие выступы *articulare* — прегленоидный и постгленоидный, который непосредственно переходит в вентральный гребень. Подобное строение суставная площадка имеет у многих остеолепидформов, в том числе у зуспенотерид (рис. 15, Б), где она обычно короткая и сильно углублена в медиальной части. У *Panderichthys* площадка слегка вытянута вдоль челюсти, обращена вверх и назад, слабо наклонена медиально и ее подразделение на две части отчетливо не выражено (рис. 41, В). Особенности строения суставной площадки связаны скорее не столько с подвижностью нижней челюсти, сколько с дыхательными движениями небно-квадратного комплекса и гиомандибулы. Переднее удлинение медиальной части площадки создавало, в частности, предпосылки для ограниченных поворотов *palato-quadratum* вокруг оси, проходящей через латеральную часть квадратного мышелка. Захватывание добычи обеспечивалось в данном случае, по-видимому, простым отведением и приведением нижней челюсти.

В. ДЕРМАЛЬНЫЙ ПОКРОВ

Наружная поверхность челюсти у рипидистий образована сверху *dentale* (De) и снизу четырьмя инфрадентальными костями (рис. 15, А) — *spleniale*, *postspleniale*, *angulare* и *supraangulare*. Высота и длина инфрадентальных костей обычно возрастает в каудальном направлении. У среднедевонских остеолепидид, как и у *Porolepis*, сплениальные кости нередко превышают высоту *dentale*. В ходе эволюции наблюдается тенденция к разрастанию *dentale* по наружной поверхности челюсти с вытеснением сплениальных костей.

Dentale представлено латеральной и медиальной пластинами. Из них последняя нередко, в том числе у древних форм, слабо развита, однако у поздних (*Obruchevichthys*, *Lamprotolepis*) может быть столь же широкой, как и у лабиринтодонтов. На переднем конце челюсти медиальная пластина обычно расширена, особенно у форм, имеющих на *dentale* передние клыкоподобные хватательные зубы. Иногда это расширение широко перекрывается адсимфизной косточкой (*Ads*, рис. 15, Г, Д). Передний край *dentale* несет бороздчатую поверхность и образует у поздних форм более половины симфиза (De, рис. 15, Д). Снаружи у переднего края прослеживается нередко пониженная площадка, перекрывающаяся симфизными костями, связующими обе ветви челюсти.

У среднедевонских остеолепидформов наружный дермальный покров челюсти развит сравнительно слабо: *articulare* заметно выступает из-под *supraangulare* вдоль

края суставной площадки; позади сплениального фланга инфрадентальные кости обычно не выстилают поверхность вентрального желоба¹.

У более поздних форм на ангулярных костях развивается медиовентральная нескульптурированная пластина, перекрывающая дно вентрального желоба и смыкающаяся иногда с praearticulare (ср. *Eusthenopteron foordi* — Jarvik, 1963). У некоторых (*Panderichthys*, *Lamprotolepis*) эта пластина переходит на внутреннюю поверхность челюсти и смыкается с praearticulare, в результате чего достигается стегоцефалоподобное состояние (рис. 15, В).

На переднем крае spleniale снаружи иногда прослеживается пониженная площадка, обособленная от таковой на dentale и перекрываемая, по-видимому, противоположной ветвью челюсти (Jessen, 1966a). На вентрально-медиальном крае инфрадентальных костей обычно видна узкая площадка, перекрываемая субмандибулярными и задней субмандибулярно-бранхиостегальной пластинами.

Praearticulare (Pra, рис. 15, Б, В, Д; 16, В, Г) (вместе с короноидами) покрывает обычно большую часть медиальной поверхности челюсти рипидистий и (в отличие от praearticulare у стегоцефалов) тянется до симфиза, участвуя в его образовании. Однако у некоторых поздних остеолепиформов (*Obruchevichthys*, *Lamprotolepis*, *Thysanolepis*) эта кость заканчивается на уровне прекороноидных клыков (Pra, рис. 15, Д). Сзади praearticulare прослеживается до заднего края суставной площадки. Шагреневая площадка может быть резко обособлена от основания кости. Однако шов между ними на поперечных шлифах вопреки существующему утверждению (Jarvik, 1954) не прослеживается. Форма шагреневых зубчиков на площадке, их относительные размеры и густота расположения варьируют, и нередко шагрень по верхнему краю площадки замещается зубами, не уступающими по размерам краевым на dentale (*Platycephalichthys*). В задней части площадки шагрень может переходить в переплетающиеся костные гребни (*Jarvikina*, *Platycephalichthys*), тонкий штриховатый (*Panderichthys*) либо гребенчато-ячеистый костный орнамент, сходный иногда со скульптурой наружной поверхности челюсти.

У древних рипидистий praearticulare расположено сравнительно горизонтально и его передняя нескульптурированная часть низкая. В ходе эволюции наблюдается переход к вертикальному положению, что нередко сопровождается углублением короноидных ям, ограничиваемых костью медиально. Однако у отдельных форм с вертикальным praearticulare (*Lamprotolepis*, *Obruchevichthys*) последнее, возможно, в связи с редукцией меккелевой кости остается низким и не участвует в образовании внутренней стенки короноидных ям, широко открытых медиально (fCo I, рис. 15, Г, Д).

Короноидная серия в типичных случаях представлена тремя короноидами (Co I, II, III) (Gross, 1941), каждый из которых несет пару клыков (рис. 15, Г). У *Megalichthys* описаны (Watson, 1926) только два короноида, хотя по числу клыков их, скорее всего, три. У *Eusthenopteron foordi* первоначально отмечались четыре короноида (Bryant, 1919), позднее три (Jarvik, 1937, 1944). У *E. saevesoederberghi* задний из короноидов несет две пары клыков и дополнительную короноидную яму, что указывает на его возможное образование из двух костей. В короноидную серию входит, несомненно, также адсимфизная пластинка и расположенная иногда впереди прекороноида еще одна аналогичная ей косточка (*Lamprotolepis* — Ads_{1,2}, рис. 15, Г; 39, В).

В типичном короноиде различают: горизонтальную пластину (или основание), контактирующую по внутреннему краю с praearticulare, озубленную вертикальную пластину и боковые отростки (Co, рис. 15, В; 16, Г). У примитивных остеолепиформов все три короноида вытянуты в длину и имеют примерно одинаковые размеры. Основания их, как правило, широкие, вертикальные пластины — низкие, боковые отростки слабо обособлены, длинные, причем прекороноидный может охватывать спереди прекороноидную яму (fCo I, рис. 15, В). Как и вертикальная пластина, эти боковые отростки несут несколько рядов зубов (или полосу шагрени), и их верх-

¹ Указание (Jessen, 1966a) на полное смыкание infradentalia с praearticulare у девонских остеолепидид, возможно, основано на слабой выраженности швов между костями на дне вентрального желоба.

ний край отделен от dentale мелкой наружной короноидной бороздой (sulcus coronoideus externus — sce, рис. 16, Г). Короноидные клыки примерно одинаковой величины на всех трех костях и отчетливо сдвинуты к наружному краю челюсти. Каждый из короноидов ограничивает короноидные ямы преимущественно только снаружи. По внутреннему краю короноидов, вдоль их границы с praearticulare намечается мелкая внутренняя короноидная борозда (sulcus coronoideus internus — sci, рис. 16, Г).

У геологически поздних форм наблюдается обычно дифференциация короноидов. Прогрессивно развивается вертикальная пластина, заметно обособляясь от боковых отростков и выступая над оральным краем dentale. Боковые отростки становятся короче и ниже, широко выстилая наружную стенку короноидных ям, тесно смыкаются с dentale и теряют озубление. Третий короноид удлиняется за счет разрастания задней части, краевые зубы которой увеличиваются почти до размеров клыков. Клыки переднего и, в меньшей степени, среднего короноидов заметно увеличиваются и сдвигаются к внутреннему краю горизонтальных пластин, которые могут несколько сужаться и частично выстилают короноидные ямы. В связи с ростом в высоту вертикальных пластин короноидные борозды углубляются.

У некоторых геологически поздних остеолепиформов (*Obruchevichthys*, *Lamprotolepis*, *Megalichthys*) переход короноидов в вертикальное положение сопровождается сужением их оснований и нивелированием различий между их частями: вертикальные пластины не выделяются над боковыми отростками и постепенно переходят в основания (рис. 15, В). Вертикальная пластина и отростки могут быть озублены либо зубы здесь отсутствуют (*Megalichthys* — Watson, 1926, фиг. 38). Задний короноид сильно укорачивается. Короноидные ямы могут оставаться глубокими и выстиляться меккелевой костью (*Megalichthys*) либо становятся мелкими и выстиляются целиком короноидами (*Obruchevichthys*, *Lamprotolepis*). Передняя из ям в последнем случае может быть представлена небольшой выемкой в боковой стенке челюсти при вертикальном положении короноида (*Lamprotolepis* — fCo I, рис. 15, Г; 39, В). Внутренняя короноидная бороздка может нивелироваться, наружная — за счет развития медиальной пластины — становится широкой и желобообразной (*Obruchevichthys*, *Lamprotolepis*).

Адсимфизная пластинка (Ads, рис. 15, В, Г, Д) — покрытая шагренью косточка, впервые была обнаружена автором (Воробьева, 1962) среди кистеперых у остеолепиформов (*Eusthenopteron saevesoederberghi*, *Panderichthys rhombolepis*, *Jarvikina wenjukowi*) и описана как praedentale. Позднее Ессен (Jessen, 1966a) описал ее у средне- и позднедевонских остеолепидид как adsymphisiale plate и справедливо счел ее дериватом короноидной серии. По всей видимости, эта пластинка имела у всех остеолепиформов и отсутствие ее (*Eusthenopteron foordi*) может объясняться потерей при фоссилизации.

Адсимфизная пластинка широко варьирует по степени развития от шагреневого выступа на переднем конце челюсти (рис. 15, В) до самостоятельного элемента, обладающего всеми признаками дополнительного короноида. Путь преобразований этой пластинки позволяет воссоздать примерную картину формирования типичных короноидов. В исходном состоянии пластинка слита с передним, покрытым шагренем прекоуроноидным отростком (*Gyroptychius pauli*, *G. elgae*, *G. milleri*, *Litoptychius bryanty*, *Latvius grewingki*). В случаях отсутствия шагреня на этом отростке она может быть представлена шагреневым надсимфизным выступом, отчетливо обособленным швами от смежных костей (*Thursius estonicus*, *Platycephalichthys bischoffi*). Создается впечатление, что адсимфизная пластинка отшнуровывается от переднего прекоуроноидного отростка в результате его вторичной дезинтеграции. Этот процесс может приводить к появлению между прекоуроноидным отростком и адсимфизной пластинкой (Ads₁) дополнительной зубной косточки (*Lamprotolepis verrucosa* — Ads₂, рис. 15, Г; 39, В).

Дальнейшая эволюция adsymphisiale приводит к ее преобразованию в короноидную подобную косточку. У *Eusthenopteron saevesoederberghi*, *E. obruchevi* и *Panderichthys rhombolepis* шагреня на заднем конце пластинки исчезает и он может удлиняться, ограничивая прекоуроноидную яму (*E. saevesoederberghi*). У *Platycephalichthys skuenicus* и *Panderichthys bystrowi* внутренние зубы на пластинке укрупняются и у

последней формы наружный край пластинки слегка приподнят, имитируя зачаточную вертикальную пластинку на короноидах. У *Obruchevichthys* подобная пластина приобретает типичное для короноидов строение: ее приподнятый наружный край несет ряд шагрени, медиальнее которого расположена пара клыкоподобных зубов (Ads, рис. 15, Д; 46, А, Б).

Топографические соотношения адсимфизной пластинки с меккелевой и покровными костями типичны для короноидов. Ее основание лежит на *mentomandibulare*, наружный край налегает на *dentale*, внутренний контактирует с *praearticulare*, а задний обычно с передним прекороноидным отростком. У девонских остеолепидид адсимфизная пластинка ограничивает сверху одноименную ямку в меккелевой кости, служившую, возможно, местом прикрепления *m. geniohyoideus* (Jessen, 1966a) и сопоставимую сериально с позади лежащими короноидными ямами. Адсимфизная пластинка имела, вероятно, и у предков амфибий. У некоторых лабиринтодонтос сохраняется соответствующий ей ряд мелких зубов, расположенных медиальнее передних нижнечелюстных клыков (Воробьева, 1971в).

У поролепиформов *adsymphisiale* соответствует, по-видимому, несущая зубную спираль парасимфизная косточка (Jarvik, 1972), которая также налегает на *mentomandibulare* под симфизом и контактирует по внутреннему краю с *praearticulare*, а по верхнему — с *dentale* (Ads, рис. 15, Е).

Г. ИНФРАДЕНТАЛЬНЫЕ ФЛАНГИ

Присутствие переднего инфрадентального фланга (*fida*, рис. 15, В, Е), по-видимому, первично для рипидистий. У многих среднедевонских рипидистий этот фланг умеренно развит, у более поздних (*Eusthenopteron*, *Megistolepis*, *Greiserilepis*) он может быть слабо выражен или даже редуцируется, либо, напротив, очень большой (*Platycephalichthys*, *Glyptolepis*). В случае развитого фланга внутренняя поверхность его образует у рипидистий отчетливую впадину, впервые описанную у голоптихийд (Jarvik, 1963) в качестве пролингвальной ниши, предположительно вмещавшей покрытое дискретными зубными пластинками (рис. 15, Е) железистое поле, гомологизируемое с железистым полем языка современных *Urodela*¹ и подстилаемое снизу *mm. genioglossus* и *intermandibularis anterior*.

Исходя из особенностей развития языка у наземных позвоночных и предполагая отсутствие пролингвальной ниши и непарного железистого поля у остеолепиформов, Ярвик (Jarvik, 1963) приходит к выводу о дифилетическом происхождении языка тетрапод. У бесхвостых амфибий и всех высших наземных позвоночных, ведущих начало от остеолепиформов, язык, по его мнению, формировался исключительно на основе так называемого *tuberculum impar*, тогда как у хвостатых амфибий в его состав вошло также расположенное впереди непарное железистое поле.

Однако впадина в передней части инфрадентального фланга у многих остеолепиформов, зачастую покрытая ветвящимися сосудистыми бороздками (*Gyroptychius*, *Jarvikina*, *Platycephalichthys*), указывает на присутствие здесь обильно снабжаемого кровью мягкого органа. Топографически эта впадина соответствует пролингвальной нише поролепиформов, также ограниченной изогнутыми и выступающими вентромедиально краями сплениальных костей (ср. Jarvik, 1963, и рис. 15, В), и сплениальной впадине *Strunifomes* (Jessen, 1966a); отличие между этими образованиями практически сводится лишь к отсутствию дискретных зубных пластинок у остеолепиформов (см. рис. 15, В, Е) и *Strunifomes*. Таким образом, не исключено, что у двух последних групп впереди области *tuberculum impar* могла располагаться область железистого поля и усиленное развитие пролингвальной ниши могло протекать независимо во всех этих трех группах рыб.

У некоторых прогрессивных остеолепиформов, у которых *praearticulare* далеко не достигает симфиза (*Lamprotolepis*, *Obruchevichthys*), передняя (пролингвальная) часть впадины на внутренней поверхности инфрадентального фланга не имеет признаков резко усиленного кровоснабжения и представлена глубокой, вероятно, мы-

¹ Отсутствие зубных пластинок здесь у *Urodela*, по Ярвику (Jarvik, 1963), вторично.

шечной ямкой, расположенной позади симфиза и высланной также меккелевой костью, *dentale* и *spleniale* (*fida*, рис. 15, В). У известных в этом отношении лабиринтодонтов в соответствующей области описывают предполагаемое место прикрепления *m. intermandibularis anterior* и *m. genioglossus*, представленное продольной выемкой между *dentale* и *spleniale* (Шишкин, 1973).

Таким образом, значительное развитие непарного железистого поля у *Urodela* не обязательно свидетельствует в пользу родственной связи их именно с поролепиформными рипидистиями, а полное отсутствие железистого поля у *Апуга*, равно как и отсутствие пролингвальной ниши у лабиринтодонтов, может быть результатом вторичной редукции этого органа. Как известно (Пэттен, 1959), у амниот в формировании языка помимо *tuberculum impar* участвует расположенное впереди него парное выпячивание внутренней поверхности челюстной дуги, слабо развитое у рептилий, но образующее основную часть языка у млекопитающих, богатой вкусовыми сосочками и слизистыми железами. Не исключено, что это парное выпячивание гомологично непарному железистому полку хвостатых амфибий и непарность его вторична.

Задний инфрадентальный фланг (*fidp*, рис. 15, В), развитый в области *supraangulare* (*Platycephalichthys skuenicus*, *Gyroptychius elgae*, *Eusthenopteron obruchevi*) либо реже *angulare* (*Platycephalichthys bischoffi*), свидетельствует о расширении соответствующей области вентрального спиракулярного дивертикула. У *Eusthenopteron foordi* задний инфрадентальный фланг отсутствует и спиракулярный дивертикул был, по-видимому, очень узким.

У лабиринтодонтов задний инфрадентальный фланг никем не отмечался, хотя небольшой фланг можно видеть на изображениях нижних челюстей отдельных форм, например, у *Dissorophus multicinctus* (de Mar, 1968). Видимо, сохранялся этот фланг и у некоторых капториноморфных рептилий (*Captorhinus*), у которых он отмечен в виде гребня, прикрывавшего предполагаемое место прикрепления *m. pterygoideus anterior* (Watson, 1948). У зверообразных рептилий наблюдается вторичное резкое возрастание ангулярного фланга, прикрывавшего, вероятно, вентральный дивертикул полости среднего уха (Watson, 1951; Татаринов, 1974, 1976). У млекопитающих барабанная перепонка закладывается именно в этой области, и при патологической задержке формообразования ухо может и дифинитивно открываться под нижней челюстью (ср. у человека; Пэттен, 1959, рис. 246), т.е. в положении вентрального дивертикула спиракулярного жаберного мешка кистеперых. Не исключено, поэтому, что вентральный дивертикул сохранялся у ряда форм позвоночных от рипидистий к млекопитающим и что у звероподобных рептилий он был (в результате вторичного усиления) использован для формирования полости среднего уха.

Продольная гладкостенная ямка, развитая на медиальной поверхности *praearticulare* позади отверстия преартикулярного канала у многих остеолепиформов (*Panderichthys*, *Jarvikina*, *Eusthenopteron saevesoederberghi* и др.), топографически соответствует месту прикрепления *m. pterygoideus* (*m. pterygo-mandibularis*) у современных ящериц (Celrich, 1956) и у лабиринтодонтов (Шишкин, 1973.) У примитивных рептилий (капториноморфы, зверообразные) в аналогичном положении реконструируют прикрепление *m. pterygoideus posterior* (Watson, 1948). Все это показывает, что и у рипидистий птеригоидная группа челюстных аддукторов могла прикрепляться не в аддукторной яме, а к медиальной поверхности челюсти. Однако нельзя считать полностью исключенным предположение, что эта гладкостенная ямка у рипидистий и архаичных тетрапод в действительности вмещала железистую массу, аналогичную *gl. submandibularis* млекопитающих (Ellenberger-Baum, 1973)¹. Топографически она непосредственно примыкает к стенке вентрального дивертикула спиракулярного жаберного мешка, эпителий которого продуцирует в развитии тетрапод слюнные железы нижней челюсти (ср. Jarvik, 1963). В таком случае топографическое сходство этой ямки с местом прикрепления *m. pterygoideus* у современных ящериц может оказаться до известной степени случайным.

¹ У млекопитающих *gl. submandibularis* располагается в обширной впадине на медиальной поверхности челюсти у ее заднего нижнего угла.

Д. СЕЙСМО-СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА

Сейсмо-сенсорная система нижней челюсти рипидистий представлена двумя замкнутыми каналами (с. *mandibularis* и с. *oralis*), горизонтальной и вертикальной ямочными линиями и группами пор на переднем конце челюсти.

Canalis mandibularis (cmd, рис. 15, А, 16, В, Г) у примитивных форм характеризуется высоким положением на сплениальных костях, слабой ветвистостью и порядными выводными порами. Однако уже в начале позднего девона встречаются остеолепиформы (глиптопомини) с многорядным расположением пор, которое свойственно обычно также формам, утратившим космин (эустеноптериды, пандерихтиды). У некоторых поздних рипидистий в связи с частичным переходом скульптурированной части инфрадентальных костей на вентро-медиальную поверхность челюсти отмечается смещение по крайней мере одного ряда сенсорных пор на ее вентральный край (*Panderichthys*, *Lamprotelepis*, *Thysanolepis*). Иногда наблюдается также слияние смежных выводных пор с образованием коротких открытых желобков (*Panderichthys*, *Lamprotelepis*), в чем можно видеть переход к лабиринтодонтовому состоянию в строении сейсмо-сенсорной системы.

Обычно мандибулярный канал проходит в толще губчатого слоя, но при расширении просвета может заходить в базальный и поверхностный слои. У некоторых остеолепиформов канал лежит, по-видимому, непосредственно под паркетом космина и при вторичной утрате последнего оказывается целиком снаружи (*Glyptopomus* — Jarvik, 1950b) либо на отдельных участках челюсти (*Gyroptychius elgae*). На дне канала обычно прослеживаются входные отверстия ветвей латерального нерва.

Canalis oralis (cor, рис. 15, А) дивергирует с с. *mandibularis* у заднего конца челюсти и проходит по *supraangulare* вдоль нижнего края площадки перекрывания *quadrato-jugale*. Канал устанавливается по цепочке очень мелких пор в постеродорсальном углу *supraangulare* и прослеживается далеко не у всех форм.

Сенсорные ямочные линии; или борозды, отчетливо выражены у остеолепидид, тогда как у прогрессивных остеолепиформов обычно недоразвиты. Глубина и ширина борозд, их протяженность и частота расположения на их дне нервно-сосудистых отверстий варьируют индивидуально.

Горизонтальная ямочная линия (pl Id_3 , рис. 15, А) проходит вдоль верхнего края *infra dentalia*, резко загибается постеро-вентрально на *supraangulare*; сближаясь здесь с мандибулярным каналом. Впереди она обычно ограничена вертикальной линией (pl Id_2), реже — пересекает ее, иногда прерывается на границах между инфрадентальными костями. У *Obruchevichthys* горизонтальная линия представлена широким желобком на границе *dentale* и сплениальных костей (рис. 46, В), который местами замыкается и образует крупные выводные поры, чем доказывает возможность преобразования сенсорных борозд в замкнутые каналы.

У большинства поздних рипидистий задняя часть горизонтальной линии редуцируется, за исключением супраангулярного участка (*sulcus supraangularis* — ss, рис. 15, А), который у эустеноптерид едва достигает середины высоты челюсти, а у голоптихий представлен короткой угловато изогнутой линией. У прогрессивных остеолепиформов (*Panderichthys*, *Platycephalichthys*) супраангулярная линия обнаруживает значительное топографическое сходство с гомологичной ей *sulcus dentalis* лабиринтоднтов. Она может существовать наряду с оральным каналом (рис. 15, А), проходя вдоль него (выше или ниже). Последний, возможно, возник в результате дифференциации и частичного раздвоения самой линии (Jarvik, 1948).

Вертикальная ямочная линия (pl Id_2 , рис. 15, А) всегда проходит по *postspleniale*. Положение ее на этой кости (к/п) (рис. 1) используется в качестве одного из таксономических признаков в систематике остеолепидид (Jarvik, 1948). Дорсально вертикальная линия обычно переходит в горизонтальную, реже продолжается выше и впереди нее. У *Obruchevichthys* она достигает орального края челюсти. У *Thursius pholidotus* развита дополнительная вертикальная линия на *angulare*, также соединяющаяся с горизонтальной (Jarvik, 1948).

Группы мелких сенсорных пор встречаются далеко не у всех рипидистий и не прослеживаются у остеолепиформов с костной скульптурой. Число их не превышает трех. Две расположены у переднего конца *dentale*, одна — у вертикальной ямочной линии. Предполагается, что эти поры вмещали сенсорные органы, по-

строенные по типу лоренциновых ампул современных акул (Jarvik, 1948). У поздних рипидистий эти группы пор обычно отсутствуют, однако у *Obruchevichthys* им, возможно, соответствуют отдельные крупные отверстия на *dentale* (не исключено, впрочем, что они выводили наружу кожные ответвления альвеолярных сосудов и нервов).

Е. СОСУДЫ И НЕРВЫ

Отверстия нервно-сосудистых каналов на челюсти рипидистий (рис. 16, 17) расположены весьма сходно и в этом отношении они значительно ближе к лабиринтодонтам, чем к целакантам. Основные отличия остеолепиформов от лабиринтодонтов здесь связаны с положением канала для мандибулярной ветви латерального нерва (*nml VII*), вероятным участием в кровоснабжении челюсти афферентной мандибулярной артерии (*aaf*) и развитием сложной системы кровоснабжения и иннервации короноидных зубов.

Топографически на челюсти остеолепиформов выделяются три группы отверстий (рис. 16). Первая из них расположена на стенках задней части аддукторной ямы и, как и у лабиринтодонтов, связана с прохождением ветвей челюстного нерва и артерии: *n. mandibularis V (nmd V)*, *n. mandibularis internus (nmi VII)* а. *mandibularis (amd)*. Вторая использовалась для входа в челюсть ветвей латерального нерва и афферентной артерии. *r. mandibularis n. lateralis VII (n. mandibularis externus VII, nml VII)* и *a. mandibularis afferens (aaf)* и для выхода из челюсти ветвей *r. mandibularis internus V + VII (nmi V + VII)*, *a. mandibularis (amd)* и *v. mandibularis inferior (vmi)*. Эти отверстия обычно образуют два продольных ряда, приуроченных к наружному и внутреннему краям вентрального желоба. Среди последних выделяются по размерам меккелевы отверстия (*fma, fmp*, рис. 16, Г) и отверстие артикулярного канала (*car*, рис. 17, А), открывающиеся в меккелеву полость и аддукторную яму¹. Отверстия третьей группы, открывающиеся в дне наружного короноидного желоба (*sce*, рис. 16, Г), связаны с питанием и иннервацией зубов. Наиболее крупные из них приурочены к области короноидных клыков. Кроме того, у поздних рипидистий обычно бывает хорошо развит внутренний короноидный желоб (*sci*) с расположенными в дне его мелкими отверстиями, связанными, вероятно, с кровоснабжением и иннервацией шагреневой площадки *praearticulare*, а отчасти и короноидов. Наконец, серия мелких, преимущественно сосудистых отверстий имеется на внутренней поверхности переднего инфрадентального фланга.

N. mandibularis V (nmd V, рис. 16, А; 17), как и у лабиринтодонтов, входил в челюсть через аддукторную яму. Главный (передний) ствол нерва проникал в меккелев канал и его ход маркирует мелкий продольный желобок на внутренней поверхности *supraangulare* впереди устья артикулярного канала². Задняя ветвь нерва у большинства остеолепиформов входила в *articulare* через самостоятельное отверстие на задней стенке аддукторной ямы постеро-дорсальнее устья артикулярного канала (рис. 17, Б-Г). У *Thursius estonicus*, однако, она проходила, по-видимому, через устье артикулярного канала и проникала в *articulare* через заднее ответвление канала (рис. 17, А). Не исключено также, что у некоторых форм (*Gyroptychius*) нерв целиком входил в единственное отверстие на задней стенке аддукторной ямы; затем главный ствол резко поворачивал вперед и выходил в аддукторную яму через устье артикулярного канала (рис. 17, Б).

Задняя ветвь мандибулярного нерва у большинства рипидистий отдавала через супраангулярные отверстия наружные кожные ответвления (*ncute*, рис. 17, Б-Г). Обычно имеется одно супраангулярное отверстие непосредственно впереди сочленовной площадки (*csang*, рис. 17, Г), но может быть и еще одно, расположенное позади входа задней ветви мандибулярного нерва. От заднего супраангулярного

¹ По-видимому, в связи с редукцией афферентной мандибулярной артерии и преобразованиями сенсорной системы у лабиринтодонтов из этой второй группы отверстий обычно сохраняются только меккелевы.

² Этот желобок вмещал также, по-видимому, главный ствол *a. mandibularis* и интрамандибулярную вену (*v. mandibularis superior*).

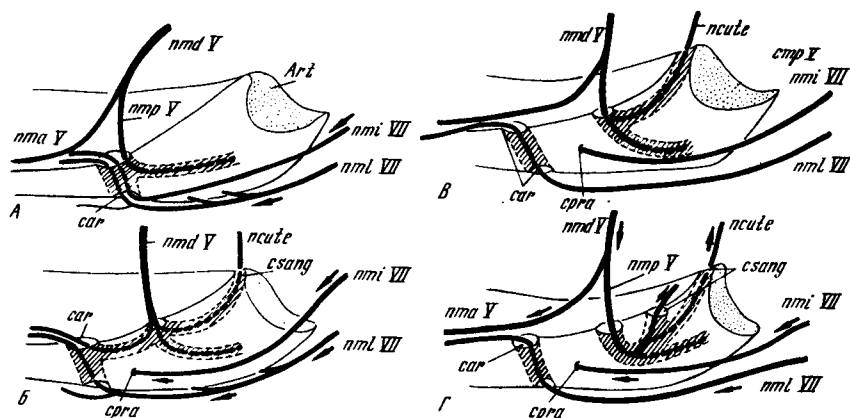


Рис. 17. Иннервация заднего конца нижней челюсти у остеолепиформов, схема;
 А – *Thursius estonicus*; Б – *Gyroptychius elgae*; В – *Platycephalichthys bischoffi*;
 Г – *Jarvikina wenjukowi*

отверстия вдоль верхнего края supraangulare иногда прослеживается открытый желобок (*Platycephalichthys*).

N. mandibularis internus VII (*nmi VII*) входил в челюсть через преартикулярный канал (*cpa*, рис. 16, А; 17), обычно открывающийся на медиальной ее поверхности вблизи шва *praearticulare* с *articulare* и позади артикулярного отверстия (*car*). Начальный участок преартикулярного канала, прослеживающийся на разломах у многих форм, поднимается антеро-дорсально между меккелевой костью и *praearticulare*, однако место его впадения в аддукторную яму или меккелев канал не установлено. Не исключено, что положение устья преартикулярного канала варьировало даже индивидуально. Так, у *Platycephalichthys bischoffi* этот канал мог впадать в артикулярный либо открывался в аддукторную яму самостоятельным отверстием вблизи устья артикулярного (рис. 17, В).

Существует предположение (Gross, 1941), что *n. mandibularis internus VII* проходил у рипидистий через артикулярный канал, преартикулярный же проходил кровеносный сосуд и терялся в толще *articulare*. У отдельных древних рипидистий (*Thursius*) преартикулярный канал отсутствует (рис. 17, А) и здесь *n. mandibularis internus VII* входил в челюсть, вероятно, действительно через артикулярный канал. Однако большое топографическое сходство входа преартикулярного канала у многих остеолепиформов с отверстием для *n. mandibularis internus VII* у лабиринтодонтов и большинства низших тетрапод (Nilsson, 1944) заставляет предполагать их идентичность.

В меккелевом канале *n. mandibularis V* отдавал внутреннюю ветвь, анастомозирующую с *n. mandibularis internus VII* (рис. 16, А). Концевые (милогиоидные) ветви комплексного *n. mandibularis internus V + VII* (*nmi V + VII*) выходили из челюсти через меккелевы отверстия (*fmk*). Одна из передних ветвей этого нерва, выходившая у заднего края пролингвальной ниши, сравнима с язычным нервом тетрапод (*n. lingualis V + VII*). *N. mandibularis internus VII* мог давать также самостоятельные концевые ветви, выходившие наружу через отверстие в задней части *praearticulare* в области заднего инфрадентального фланга. У *Glyptolepis* отмечается (Gross, 1941) связь одного из таких отверстий с преартикулярным каналом.

Главный ствол латерального нерва – *n. mandibularis lateralis VII* (*nml VII*) – входил в челюсть через артикулярный канал (*car*, рис. 17), который имеет обычно широкий просвет, занимает почти вертикальное положение и открывается в аддукторную яму вблизи ее задней стенки между *articulare* и *supraangulare*. В наружной стенке канала прослеживаются отверстия, соединяющие его с *s. mandibularis* (*Panderichthys bystrovi*, *Platycephalichthys bischoffi*, рис. 17, Г). Через артикулярный канал могла проходить также задняя ветвь *v. mandibularis inferior* (*vmi*, рис. 16, Б), соединявшая ее с *v. mandibularis superior* (*vms*) и иногда (*Thursius*, *Platycephalichthys*) *n. mandibularis internus VII* (*nmi VII*, рис. 17, А, В). Устье артикулярного канала обычно связано продольным желобком или каналом с входным отверстием

для задней ветви *p.mandibularis V* (*nmd V*) и пропускавшим интрамандибулярные сосуды — *a.mandibularis* и *v.mandibularis superior*. У некоторых форм (*Thursius* и, возможно, *Gyroptychius*) это устье использовалось также для прохождения ветвей *p.mandibularis V* (рис. 17, А, Б).

Еще до входа в артикулярный канал латеральный нерв отделял одну—две задних ветви (*nml VII*, рис. 16, А), проходивших в крыше вентрального желоба и дающих ответвления к сенсорному каналу — *s.mandibularis*. Два—три аналогичных входных отверстия обычно наблюдаются позади и непосредственно впереди артикулярного. Крупный ствол латерального нерва мог входить также в челюсть через постсплениальное меккелево отверстие, обычно дающее наружное ответвление. У форм с высоко расположенным устьем артикулярного канала этот ствол мог входить в челюсть через дополнительное меккелево отверстие позади (*Panderichthys bystrovi*) или впереди (*Jarvikina*) постсплениального. Внутри челюсти нерв занимал вентральное положение и проходил в особом канале между меккелевой костью и инфраденальными костями (*cmkv*, рис. 16, В, Г). У *Obruchevichthys* прослеживается связь этого канала с сенсорным мандибулярным (рис. 16, В).

В отношении лабиринтодонтот предполагается, что латеральный нерв входил в челюсть через супраангулярный канал, что обосновывается наличием пор, соединяющих этот канал с сенсорной *sulcus dentalis* (Конжукова, 1955; Шишкин, 1973). У рипидистий, однако, супраангулярный канал пространственно широко разобщен от сенсорного и не обнаруживает с ним никакой связи. Представляется вероятным поэтому, что у лабиринтодонтот через супраангулярный канал шла только ветвь латерального нерва к *sulcus dentalis*, а отнюдь не его главный ствол, который по аналогии с современными амфибиями (*Bystrow*, 1939) мог занимать вентральное положение, входя, как и у рипидистий, в челюсть через постсплениальное меккелево отверстие¹. В этой связи следует также отметить сходство в положении "входного" супраангулярного отверстия лабиринтодонтот с отверстием *supraangularis posterior* рептилий (*Oelrich*, 1956; Татаринов, 1976), выводящим наружу кожные ветви мандибулярного нерва и артерии, как это предполагается в отношении супраангулярного канала рипидистий (*ncute*, рис. 17, Б).

Arteria mandibularis (*amd*, рис. 16, Б) в аддукторной яме подразделялась, вероятно, на те же основные ветви, что и *p.mandibularis V*. Главный ствол ее, как и у тетрапод, входил в челюсть непосредственно позади главного ствола мандибулярного нерва, в ряде случаев, по-видимому, вместе с его задней ветвью. У *Thursius* задняя ветвь артерии, как и сопутствующая ей ветвь *p.mandibularis V*, входила в челюсть, вероятно, через устье артикулярного канала (рис. 17, А).

*Arteria mandibularis afferens*² (*aaf*, рис. 16, Б) проходила в вентральном желобе; с ее многочисленными веточками связана, вероятно, большая часть мелких отверстий в крыше желоба. Эти отверстия, особенно многочисленные у среднедевонских остеолепидид, сохраняются преимущественно в задней части желоба у поздних рипидистий, что может указывать на начавшуюся редукцию артерий. Рудиментарная часть артерии, по-видимому, сохранялась дефинитивно у некоторых древних лабиринтодонтот. Во всяком случае, у карбонового *Megaloccephalus* (*Watson*, 1926, рис. 37) и у нижнепермского *Dissorophus multinctus* (*De Mar*, 1968, рис. 5) в задней части челюсти под *articulare* имеются отверстия, соответствующие по положению задним медиальным отверстиям в вентральном желобе остеолепидформов. Возможно, что начальные этапы редукции афферентной артерии связаны с увеличением коронаидных клыков и с усилением питающей их *a.mandibularis*, постепенно выходящей на первое место в кровоснабжении челюсти.

¹ Самостоятельный артикулярный канал, возможно, также сохранился у некоторых примитивных лабиринтодонтот (у *ихиостег* — *Gross*, 1941, *Megaloccephalus* — *Watson*, 1926, fig. 37).

² Эта артерия, объединяющаяся обычно с гиоидной, участвует в кровоснабжении челюсти у многих примитивных рыб, в частности у акул. Во взрослом состоянии у всех тетрапод она редуцируется и челюсть снабжается исключительно мандибулярной ветвью (*a.mandibularis*) орбитальной (стапедиальной) артерии (*Goodrich*, 1930).

Меккелев канал. Главные стволы *n.mandibularis V*, *n.mandibularis internus VII* и *a.mandibularis* из аддукторной ямы проникали в меккелев канал. Обычно предполагается, что все эти нервы и сосуды проходили в толще меккелевой кости, пронизывая ее хрящевую сердцевину. Соответственно, на ископаемом материале этот нервно-сосудистый канал представлен обширной примордиальной полостью (Gross, 1941). Однако основные нервные и сосудистые стволы впереди аддукторной ямы занимали, по-видимому, экстрамеккелево положение, проходя между меккелевой и покровными костями. Особенно отчетливо это выражено у среднедевонских остеолепидид с массивно окостеневающей меккелевой костью. У *Thursius*, например, на уровне интеркорonoидной ямы в толще челюсти различим единственный обширный нервно-сосудистый канал, располагавшийся вентро-латеральнее меккелевой кости, медиальнее инфрадентальных костей. Видимом, в этом канале проходил и *n.mandibularis internus VII*, занимавший в таком случае необычное по сравнению с тетраподами положение. Меккелева кость у *Thursius*, по крайней мере на уровне преко-роноидной ямы, окостеневаает полностью и примордиальный канал в ней здесь отсутствует.

У прогрессивных рипидистий (по-видимому, в связи с развитием мощной системы кровоснабжения и иннервации короноидных клыков) развивается еще один канал, проходящий дорсальнее меккелевой кости, непосредственно под короноидами и *dentale* (*cmkd*, рис. 16, В, Г). В этом канале проходили, по-видимому, наружные ветви *n.mandibularis* и *a.mandibularis*, а также *v.mandibularis superior*. Соответствующий меккелеву каналу *Thursius* вентрально-латеральный канал (*cmkv*) смещается внутрь и погружается в глубокий желоб в меккелевой кости, будучи ограничен вентро-медиально *praearticulare*. Этот канал вмещал, вероятно, *n.mandibularis internus V+II* и внутреннюю ветвь *a.mandibularis* (рис. 16, В). Оба канала хорошо выражены у *Obruchevichthys* (рис. 46, Г).

Дорсальный меккелев канал (*cmkd*) сообщается серией ветвящихся вертикальных канальцев с наружной короноидной бороздой, а у некоторых форм (*Jarvikina*) также и с системой альвеолярных каналов, проходящих в толще *dentale* (*cco*, *cal*, рис. 16, Г). Единого альвеолярного канала в *dentale* у рипидистий, как и у лабиринтодонтов (Шишкин, 1973), не было. Наиболее крупные отверстия в дне короноидной борозды приурочены к основаниям короноидных клыков. Короноидные каналы пропускали, очевидно, сосуды и нервы, связанные с питанием и иннервацией короноидных зубов, тогда как альвеолярные обеспечивали жизнедеятельность краевых зубов на *dentale*. В дне внутренней короноидной борозды имеются мелкие отверстия, также ведущие, по-видимому, в меккелев канал и пропускавшие сосуды и нервы к короноидным и преартикулярным шагреневым зубам. Сзади обе короноидные борозды у прогрессивных рипидистий (*Platycephalichthys*, *Panderichthys*, *Jarvikina*) открываются в аддукторную яму, что говорит о прохождении в их задней части поверхностных ветвей *a.mandibularis*.

В толще меккелевой кости у поздних рипидистий может развиваться система полостей (рис. 46, Г), подразделенных иногда (*Obruchevichthys*) почти горизонтальной костной перегородкой. При жизни эти полости в основном были заполнены хрящом. Возможно, однако, что меккелева кость пронизывалась также ориентированными более или менее вертикально каналами, пропускавшими, в частности, вены, соединяющие интрамандибулярную *v.mandibularis superior* с экстрамандибулярной *v.mandibularis inferior*.

Нижнечелюстные вены. Главная интрамандибулярная вена (*v.mandibularis superior* — *vms*, рис. 16, Б) проходила у прогрессивных рипидистий в дорсальном меккелевом канале (рис. 16, В) и собирала кровь от короноидных и краевых зубов по вертикальным короноидным и альвеолярным канальцам. У среднедевонских остеолепидид эта вена была, по-видимому, слабее развита и проходила в единственном вентро-латеральном меккелевом канале. У форм с сильно развитыми передними хватательными зубами (*Obruchevichthys*, *Lamprotolepis*) имеются признаки развития небольшого поверхностного венозного синуса, помещавшегося в передней части наружной короноидной борозды (*sin*, рис. 16, Б) и собиравшего кровь от этих зубов. Сзади *v.mandibularis superior* выходила в аддукторную яму и следовала вдоль ее наружной стенки в продольном желобке вплоть до устья артикулярного канала. Далее эта вена шла в желобке или канале (*Gyroptychius*) к входному отверстию для

задней ветви *p. mandibularis* и поворачивала медиально в широком желобке вдоль переднего края сочленовной площадки для *palato-quadratum*.

V. mandibularis inferior (*vmi*), проходившая в вентральном желобе, по-видимому, соединялась с *v. mandibularis superior* многочисленными анастомозами (рис. 16, Б). Наиболее крупные из них приурочены к меккелевым отверстиям и, по-видимому, артикулярному каналу. У некоторых форм (*Platycephalichthys*, *Jarvikina*) впереди и кнаружи от постсплениального меккелева отверстия имеется крупное отверстие, ведущее в меккелев канал; ему по положению соответствует венозный синус в области заднего меккелева отверстия у крокодилов (Nilsson, 1944, рис. 19).

Ж. ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЧЕЛЮСТИ В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

Наиболее полно морфологические преобразования челюсти кистеперых при переходе к первым четвероногим описаны Гроссом (Gross, 1941) и Нильсоном (Nilsson, 1944). По Гроссу они сводились: к редукции короноидных клыков; изменению формы челюсти от широкой к узкой; прогрессирующему недоокостенению меккелева хряща и укорочению *praearticulare*. Нильсон не придает последнему признаку особого значения, поскольку процесс укорочения *praearticulare* протекает независимо в разных линиях стегоцефалов. Уже на уровне рипидистий параллельно осуществлялись, по его мнению, и другие "тетраподные" преобразования (появление ретроартикулярного отростка и увеличение в размерах заднего меккелева отверстия; латеральное разрастание *dentale*, понижение *supraangulare* и рост в высоту *angulare*, редукция озубления короноидов). Оба автора приходят к выводу об отсутствии филогенетической преемственности челюстей рипидистий и стегоцефалов, считая их производными общего структурного типа, дивергентное развитие от которого определялось различной специализацией озубления. Иного мнения придерживается Ярвик (Jarvik, 1937), который полагает, что челюсть лабиринтоднтов непосредственно выводится из челюсти кистеперых рыб путем незначительных изменений (редукция короноидов и др.).

Несомненно, что основные различия в строении челюсти остеолепиформов связаны со специализацией их передних зубов и усиливаются в процессе их эволюции. Поздние поролепиформы, напротив, сочетают дальнейшую дифференциацию озубления с сохранением многих древних особенностей (широкая форма челюстей, сильное окостенение меккелева хряща, широко выходящего на поверхность; высокие латерально сплениальные кости; мелкие передние зубы на *dentale*; отсутствие ретроартикулярного отростка). Преобразования в их челюсти сводятся к увеличению зубной спирали, сопровождавшемся расширением переднего конца *dentale* и оттеснением назад краевого зубного ряда; редукции прекороноидной ямы и смещению прекороноида к переднему концу челюсти; разрастанию переднего инфрадентального фланга; усилению ветвистости сенсорного мандибулярного канала и многорядному расположению его выводных пор; резкому укорочению горизонтальной сенсорной линии.

Отдельные из этих особенностей развивались независимо также и у некоторых остеолепиформов (медиальное расширение *dentale*, прогрессивное развитие переднего инфрадентального фланга, интенсивное ветвление *s. mandibularis*, укорочение горизонтальной сенсорной линии). Однако в отличие от поролепиформов эти рыбы обнаруживают на сегодня гораздо более широкий диапазон преобразований в структурах челюсти по мере дифференциации озубления. В результате перечисленные Гроссом (Gross, 1941) признаки отличия челюстей рипидистий от челюстей лабиринтоднтов оказываются полностью применимы лишь в отношении древних и консервативных остеолепиформов. У ряда филогенетически поздних форм челюсть приобретает в той или иной степени выраженные "стегоцефалоподобные" черты, которые могут, однако, сочетаться с весьма архаичными особенностями. Наиболее показателен в этом отношении позднедевонский *Panderichthys* (в частности, *P. bystrowi*), у которого наряду с прогрессивными признаками (широкое разрастание *dentale* по наружной поверхности челюсти и смещение сплениальных костей на медиальную поверхность; ячеистая скульптура покровных костей; открытый локально в виде борозд мандибулярный сенсорный канал; передние клыкопо-

добные зубы; "лабиринтодонтная" скадчатость зубов) сохраняется также ряд примитивных черт (широкая форма челюсти и значительное участие в ее образовании *mentomandibulare*, собственно меккелевой кости и *articulare*; сравнительно слабая дермальная выстилка медиальной поверхности; хорошо развитая короноидная серия).

Вместе с тем встречаются формы, у которых "стегоцефалоподобные" признаки в строении челюсти явно преобладали. К числу их относятся *Obruchevichthys* и *Lamprotolepis*. Челюсть последнего по общей конфигурации (рис. 15, Г) особенно напоминает челюсть вторичноводных лабиринтодонтот типа *Benthosuchus* и *Dvino-saurus*. Она сильно уплощена с боков; углубленная зона между *dentale* и *praearticulare* практически отсутствует; короноиды не имеют горизонтальных пластин и занимают почти отвесное положение; прекороноидная яма не развита, задние короноидные ямы слабо выражены; короноидные клыки примерно одинаковых размеров на всех короноидах; большая часть наружной поверхности челюсти образована *dentale*, сплениальные же кости оттесняются на медиальную поверхность; сенсорный мандибулярный канал местами залегает в незамкнутой борозде. Сходство с лабиринтодонтами подчеркивается присутствием ретроартикулярного отростка, формой суставной площадки *articulare* и характером дифференциации зубов на переднем конце челюсти, где клыкоподобные зубы обрамлены снаружи краевыми зубами *dentale* (рис. 39, В), а изнутри — зубами адсимфизной косточки, соответствующей медиальному ряду шагрени у лабиринтодонтот.

На основе имеющихся данных можно полагать, что все основные лабиринтодонтовые особенности, за исключением редукции короноидных клыков и, возможно, понижения *supraangulare*, приобретались в разных линиях остеолепиформов независимо от стегоцефалов. Короноидные клыки исчезли при переходе к лабиринтодонтам, вероятно, скачкообразно (по типу пороговых реакций), в результате некоторой задержки развития несущих их костей. Косвенно в пользу такого предположения свидетельствуют стадии дифференциации в филогенезе рипидистий адсимфизной косточки, на которой клыки появляются лишь на поздних ступенях морфологической интеграции костной пластинки (например у геологически поздних пандерихтиид).

5. НЕРВНАЯ СИСТЕМА ГОЛОВЫ

Слепки черепной полости у ископаемых *Crossopterygii* (Romer, 1937; Stensiö, 1963) свидетельствуют о сравнительно слабом развитии у них больших полушарий, среднего мозга и мозжечка и значительной протяженности промежуточного и продолговатого мозга (рис. 18, А). Последний, видимо, вторично сокращался у некоторых поздних остеолепиформов по мере укорочения отико-окципитального отдела нейрокrania.

Большая передняя часть головного мозга располагалась у рипидистий, по-видимому, в этмосфеноиде. В *otico-occipitale* обычно помещался *metencephalon* и *myelencephalon*, и только у некоторых форм (*Megalichthys* — Romer, 1937) также частично *mesencephalon*. У девонских целакантов, напротив, средний мозг целиком находился в *otico-occipitale* (Stensiö, 1963), куда у современной *Latimeria* оттесняется полностью весь мозг (Millot, Anthony, 1958 a).

Эти изменения не отражаются качественно на положении выходных отверстий для черепно-мозговых нервов: нервы I—IV выходят у всех кистеперых из этмосфеноида, нервы VI—XII — из *otico-occipitale*. Несколько варьирует только место выхода V и возможно VI нервов. Вместе с тем относительное укорочение головного мозга с его оттеснением в *otico-occipitale* ведет к удлинению интракраниальных участков черепно-мозговых нервов, принимающих из поперечного более продольное положение.

Характерной особенностью кистеперых является широкая разобоченность отверстий для выхода V, VII и IX, X нервов, тесно сближенных либо даже сливающихся у большинства рецентных позвоночных (Jackel, 1927; de Beer, 1937; Goodrich, 1930). Такое разобочение нервов, принадлежащих разным сегментам головы, в основе своей первично (см. Stensiö, 1963; Nielsen, 1942; Säve-Söderbergh, 1952) и лишь усиливается у кистеперых в связи с удлинением предушной области.

А. ЧЕРЕПНО-МОЗГОВЫЕ НЕРВЫ

Канал для n. olfactorius (olf, рис. 18, А) открывается на медиальной стенке капсулы вблизи ее постеро-вентрального угла. Просвет и протяженность его варьируют и у форм с широкой межносковой областью ольфакторные каналы впереди широко раздвинуты. У некоторых форм (*Panderichthys*, *Platycephalichthys*) отмечается подразделение канала у входа в носовую полость на два, соответствующих, по-видимому, дорсальной и вентральной ветвям нерва, свойственных большинству тетрапод (Parsons, 1967). Ромер (Romer, 1937) отмечает у *Megalichthys* наличие сосудистых каналов, впадающих дорсально в проксимальную часть ольфакторных (рис. 18, А). Подобные каналы наблюдались также у *Eusthenopteron* (Jarvik, 1942), *Osteolepis* (Thomson, 1965) и *Panderichthys* (Воробьева, 1971б). Они аналогичны, вероятно, сосудистым каналам у лабиринтодонта *Eryops* (Sawin, 1941) и у некоторых современных амфибий (Gaupp, 1904).

N. opticus соответствует крупное отверстие посредине боковой стенки этмосфеноида (II, рис. 14, А), позади которого расположено маленькое отверстие для n. oculomotorius (III), отсутствующее у некоторых остеолепиформов (*Osteolepis*, *Gyroptychius pauli*), где этот нерв, по-видимому, выходит совместно с n. opticus. Примерно на одной вертикали с n. opticus вблизи крыши этмосфеноида располагается обычно маленькое отверстие для n. trochlearis (IV).

Тройничный нерв (n. trigeminus, V) по своему происхождению является комбинированным и образован слиянием "жаберных" нервов премандибулярного и мандибулярного сегментов. Практически общепризнано, что к первому относятся передняя ветвь тройничного нерва (n. ophthalmicus profundus), а ко второму — обе задние, челюстные (n. n. maxillaris и mandibularis). Это доказывается, в частности, связью соответствующих ветвей с разными ганглиями и практически полной самостоятельностью n. ophthalmicus profundus и его ганглия у круглоротых (Goodrich, 1930)¹.

Место выхода из эндокrania "жаберного" нерва предчелюстного сегмента (n. profundus, s. ophthalmicus profundus V₁) у кистеперых могло варьировать. У целакантов нерв проходит через отверстие в pila antotica (Stensiö, 1963; Millot, Anthony, 1965), как у примитивных Urodela (Шмальгаузен, 1964; Регель, 1968). Аналогичное отверстие обнаружено у *Gyroptychius pauli* и у *Jarvikina wenjukowi*. У *Megalichthys* канал для n. profundus ведет к межкраниальной щели (V₁ рис. 9, Е), которая и использовалась, по-видимому, для его выхода (Romer, 1937). У *Eusthenopteron* и *Osteolepis* подобный канал неизвестен и предполагается, что этот нерв проходил у первого (Stensiö, 1963) либо через межкраниальную щель, либо совместно с nn. maxillaris и mandibularis через общее отверстие в височной стенке otico-occipitale (V₁ рис. 19, А), а у второго (Thomson, 1965), возможно, через особое верхнее отверстие в передней части этой стенки. "Жаберный" нерв мандибулярного сегмента (nn. mandibularis + maxillaris V_{2,3}) (рис. 19, А) у остеолепиформов обычно выходит также через короткий широкий канал в передней части преддушной стенки (V_{2,3} рис. 9, В, Е) почти под прямым углом к мозгу либо у некоторых форм (*Megaromus heckeri*) через межкраниальную щель, как это имеет место у целакантов (Millot, Anthony, 1965; Stensiö, 1963).

Место выхода из черепа отводящего нерва (n. abducens, VI) для рипидистий определено не установлено. У тетрапод этот нерв обычно проходит через канал в crista sellaris базисфеноида (Francis, 1934). У рипидистий подобного отверстия нет и n. abducens выводится через межкраниальную щель (Romer, 1937; Stensiö, 1963). Однако у латимерии (Millot, Anthony, 1958b) нерв тянется внутри черепа между IX и X нервами, пронизывает ушную капсулу и выходит на вентральную поверхность

¹ Однако Ярвик (Jarvik, 1954) и Стеншё (Stensiö, 1963) исходя из двойственного состава премандибулярного и мандибулярного нервов у остеострак (Stensiö, 1963), и из участия максиллярного нерва в иннервации премандибулярного отдела головы, предполагают, что к премандибулярному сегменту помимо n. ophthalmicus profundus, относится также n. mandibularis.

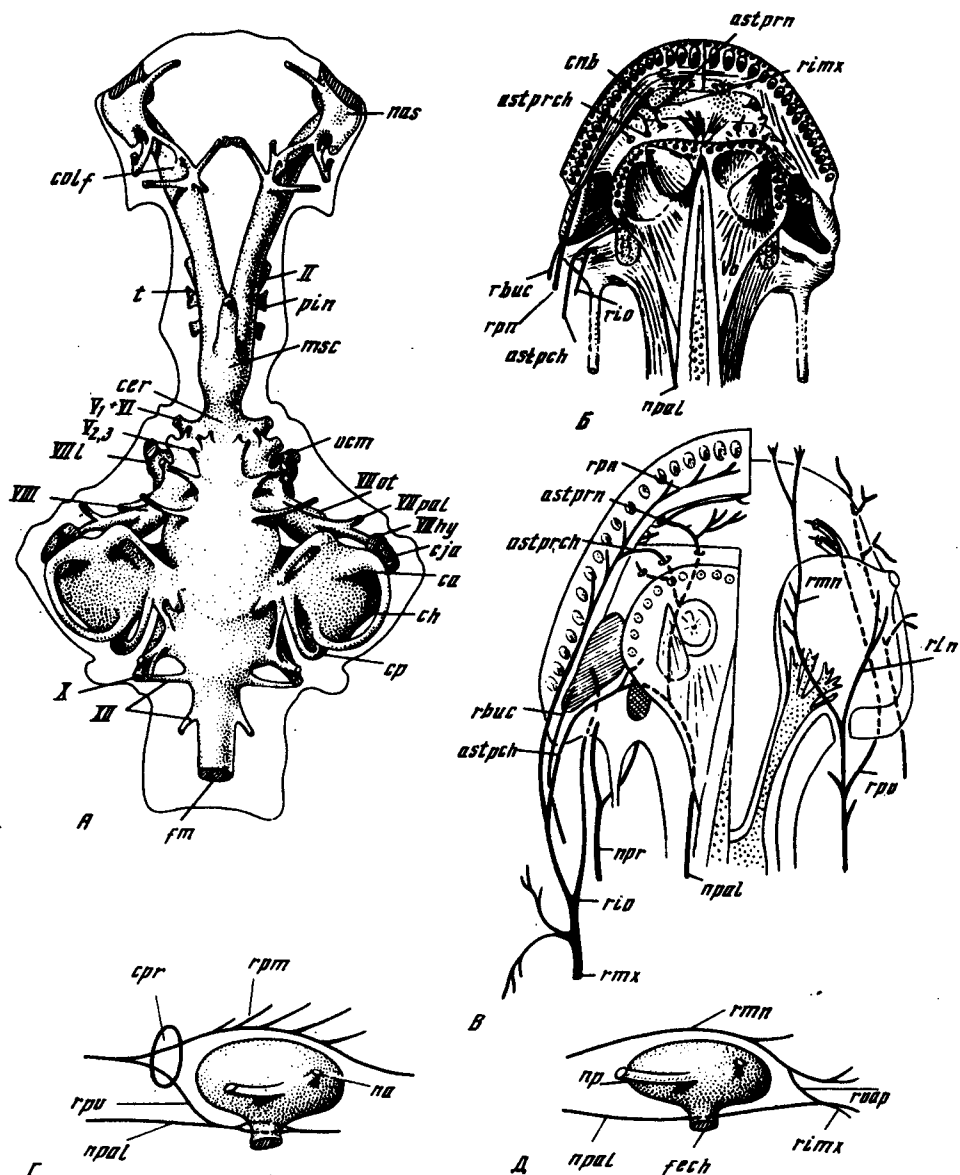


Рис. 18. Особенности иннервации головы у Rhipidistia:

А – строение мозга у позднего остеолепиформа (*Megalichthys*); Б, В – иннервация этмоида у остеолепиформов (Б – по Ярвику, В – по автору); Г, Д – положение этмоидных анастомозов по Ярвику (Г – поролепиформ, Д – остеолепиформ); А – по Romer, 1937; Б, Г, Д – по Jarvik, 1966

эндокрания в проиткальной области, дорсальнее *m. subcranialis* у *Eusthenopteron*, *Jarvikina* (наб? рис. 9, А) и у девонского целаканта *Nesides* (Bjerring, 1967) вблизи базальной вырезки различимо отверстие, топографически соответствующее выходу заднего корешка *n. abducens* у *Urodela* (Регель, 1968). Далее этот нерв, как и у латимерии, мог проходить вдоль основания черепа в заглазничную область, иннервируя *m. rectus externus*.

Обе главные ветви лицевого нерва (*n. facialis* VII) у рипидистий выходили из черепа самостоятельно. Выход *n. palatinus* VII (VII pal) приурочен к латеральной поверхности отикального выступа – к средней (*Megapomus heckeri* – рис. 34, А, Б; *Eusthenopteron* – *gpal* VII, рис. 19, А), задней (*Osteolepis*, *Megalichthys* – рис. 9, Е) и, вероятно, *Rhizodopsis* – рис. 9, В) к передней (*Megapomus punctatus*) его частям.

Выход г. *hyomandibularis* VII (VII hy) обычно скрыт внутри яремного канала под латеральной комиссурой, иногда прослеживается на дне канала у переднего либо у заднего края этой комиссуры (*Megapomus*, рис. 34 А). У *Rhizodopsis* ему могло соответствовать дорсальное "палатинное" отверстие в дне яремной борозды (Säve-Söderbergh, 1936, рис. 59)¹ (VII hy, рис. 9, Е).

Выход n. *lateralis* VII (VII l) часто (*Eusthenopteron*, *Megalichthys*, *Jarvikina*, *Rhizodopsis*) расположен непосредственно позади тригеминального отверстия (для V_{2,3}) либо над ним (*Osteolepis*). Наличие канала, соединяющего у последней формы оба отверстия, допускает предположение о совместном выходе n. *lateralis* VII с n. *ophthalmicus superficialis* (Thomson, 1965)². Фациальные компоненты n. *lateralis* VII присоединялись к лицевому нерву еще в эндокрании (Stensiö, 1963).

Экстракраниальный ствол n. *lateralis* VII разделяется на три ветви — две передние (г. *ophthalmicus lateralis* —rol VII и г. *buccalis* —ruc VII) и заднюю (г. *oticus* —VII ot, рис. 10, В, 19, А). Передние ветви сопровождают ветви тройничного нерва (n. *ophthalmicus profundus* и n. *maxillaris* соответственно) и, возможно, по происхождению являются его латеральными компонентами. R. *oticus* VII, по крайней мере у *Eusthenopteron* и *Megalichthys* (VIIot, рис. 9, Е), имела самостоятельное отверстие позади главного, проходя через так называемый передний канал г. *oticus* (Jarvik, 1954). У *Jarvikina wenzukowi*, *Megapomus punctatus* и *Megapomus heckeri* эта ветвь выходила через главное отверстие для n. *lateralis* VII, о чем свидетельствует отчетливая борозда, ведущая от последнего назад. У *Rhizodopsis* и *Osteolepis* такая борозда неизвестна, но г. *oticus* также выходила, по-видимому, совместно с передними ветвями n. *lateralis* VII³.

После выхода из черепа г. *oticus* VII через свой задний канал вновь погружалась в эндокраниальную стенку и проникала в переднюю часть инфраорбитального сенсорного канала (рис. 10). Ромер (Romer, 1937) предполагает, что здесь г. *oticus* соединялась с сейсмо-сенсорным компонентом n. *vagus*, иннервировавшим постотикальный участок инфраорбитального сенсорного канала и надвисочную комиссуру, однако прямых свидетельств наличия такого соединения у рипидистий нет. Связь отикального канала с бриджиевой ямой отмечалась у *Eusthenopteron* (Jarvik, 1954), *Megalichthys* (Romer, 1937) и *Rhizodopsis* (Säve-Söderbergh, 1936)⁴ и в деталях прослеживается у *Megapomus punctatus* и *Jarvikina wenzukowi* (рис. 10⁵). Предварительно г. *oticus* давала ответвление для иннервации спиракулярного сенсорного органа, пронизывающего посторбитальный отросток ушной капсулы. У *Megapomus* (рис. 10, В) весь n. *oticus* проходил через спиракулярный канал (cspir). По-видимому, такая же картина наблюдается у *Rhizodopsis* и *Osteolepis*. У *Jarvikina wenzukowi* (рис. 10, Б) спиракулярный канал представлен глубоким карманом, на наружной стенке которого имеется отверстие для прохождения г. *oticus* в бриджиеву яму (fbr). У *Megalichthys* (Romer, 1937) и *Eusthenopteron* (Stensiö, 1963) имеется задний канал г. *oticus* (cotp, рис. 10 А), не связанный со спиракулярным.

¹ Действительное палатинное отверстие обозначено Севе-Сёдербергом у *Rhizodopsis* как "сх" (Säve-Söderbergh, 1936, рис. 58, 59), а в качестве общего фациального (с. VII) им было описано, по-видимому, отверстие для средней мозговой вены (v. *cerebralis media*).

² Томсон допускает также возможность совместного происхождения у *Osteolepis* с n. *lateralis* VII не n. *ophthalmicus*, а n. *profundus* V.

³ Томсон (Thomson, 1965) предполагает, что и у *Osteolepis* г. *oticus* выходила из черепа через самостоятельное отверстие, соответствующее по нашему мнению, заднему каналу г. *oticus*.

⁴ Это отверстие обозначено у *Rhizodopsis* в качестве канала для v. *capitis dorsalis* (Säve-Söderbergh, 1936, рис. 58, 59, v. cd), который, однако, пропускал, по-видимому, и г. *oticus*.

⁵ Томсон (Thomson, 1965) выражает сомнение в наличии такой связи у *Osteolepis*.

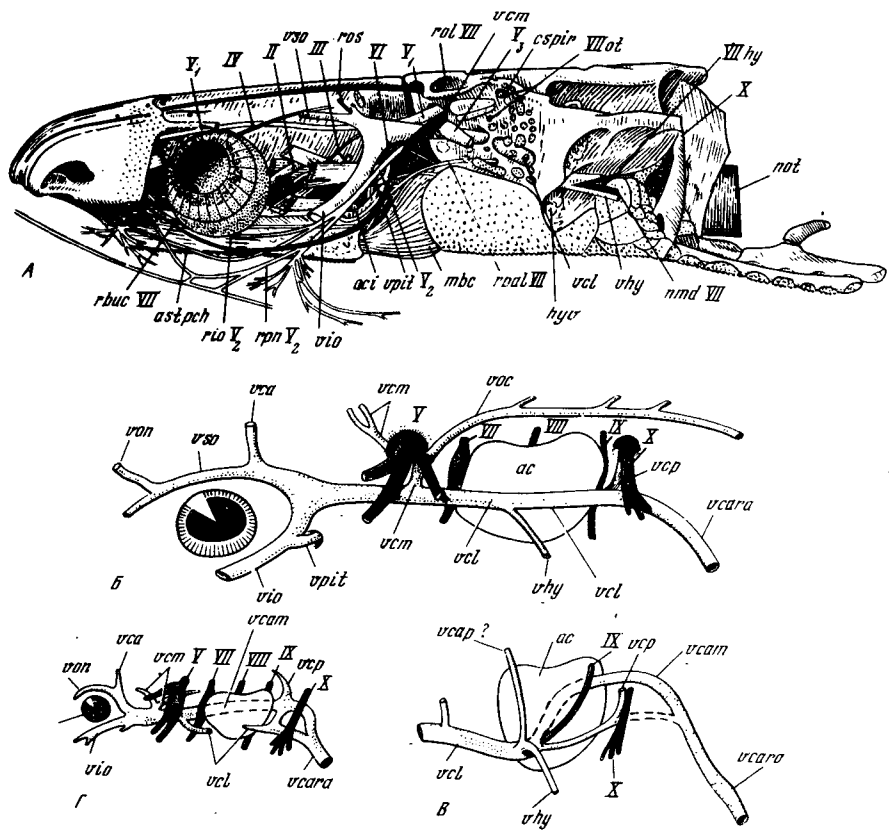


Рис. 19. Иннервация и кровоснабжение головы:

А – реконструкция основных нервных стволов и кровеносных сосудов у *Eusthenopteron fordyi*; Б, В – реконструкция основных вен головы у остеолепиформов (Б – definitivo; В – у ювенильной особи *Jarvikina wenjukowi*); Г – примитивное гипотетическое состояние вен у рыб; А – по Bjerring, 1967; Г – по Bertmar, 1965

Слуховой нерв (n. acusticus, VIII) на реконструкциях у *Megalichthys* (рис. 18, А) (Romer, 1937, фиг. 9, 12) и *Eusthenopteron* (Stensiö, 1963, фиг. 52а) тесно связан с интракраниальным участком n. facialis и мог отходить вместе с ним общим стволом. Аналогично расположенный канал прослеживается у ювенильной особи *Jarvikina wenjukowi*.

Сравнение с другими рыбами (Stensiö, 1963) показывает, что во всех этих случаях мы имеем дело лишь с передней (утрикулярной) ветвью слухового нерва. Задняя ветвь могла отходить от мозга самостоятельно.

Положение языкоглоточного нерва (n. glossopharyngeus, IX) относительно ушной капсулы варьирует. У *Osteolepis* (Thomson, 1965), *Eusthenopteron* (Stensiö, 1963), *Rhizodopsis* (Säve-Söderbergh, 1936) и *Megapomus* IX нерв выходит, по-видимому, непосредственно позади ушной капсулы (рис. 19, Б). У *Megalichthys*, *Jarvikina* и *Lativius obrutus* пересекает капсулу впереди заднего полукружного канала (рис. 19, В). У ювенильной особи *Jarvikina wenjukowi* в вентро-латеральной стенке капсулы имеется крупное отверстие, служившее, вероятно, одновременно выходом IX нерва и венозного анастомоза между v. capitis lateralis и v. capitis medialis (IX + vcl, рис. 9, А). Топографически оно соответствует вырезке в ушной капсуле эмбрионов стерляди и *Amia* (Северцов, 1928, табл. III; табл. IX), которая резко сокращается в размерах на последующих стадиях развития последних, преобразуясь в маленькое definitivo отверстие IX нерва.

Какой-либо зависимости между размерами ушных капсул и положением выхода IX нерва не наблюдается и последнее отчасти зависит от большей (*Eusthenopteron*) или меньшей (*Megalichthys*) протяженности интракраниального участка этого нерва. В первом случае IX нерв тянется интракраниально до уровня заднего края уш-

ной капсулы, во втором он занимает более поперечное положение. Нет особых оснований сопоставлять "капсулярное" отверстие IX нерва (у *Megalichthys*) с fenestra rotunda тетрапод (Romer, 1937) — речь здесь может идти только о топографической аналогии.

Иногда отмечается бороздка для г. praetraematicus IX на гиомандибуле. Кроме того, у *Megapomus punctatus* непосредственно позади вентральной гиомандибулярной фасетки имеется отверстие, пропускавшее, по-видимому, анастомоз между n. glossopharyngeus и hyomandibularis VII. Эта свойственная всем позвоночным нервная веточка проходит у тетрапод (Татаринов, 1974) под подошвой слуховой косточки (соответствующей вентральной сочленовой головке гиомандибулы).

Блуждающий нерв (n. vagus, X, рис. 18, А) основным стволом выходит на границе ушной и затылочной областей черепа в области fissurae occipitalis lateralis (рис. 19, А) у основания пошутного (*Megalichthys*, *Eusthenopteron*, *Rhizodopsis*, *Megapomus*) либо паракципитального (*Latvius obrutus*) отростков (рис. 9; 32; 34). Ему может соответствовать одно (*Megalichthys*), два сближенных (*Eusthenopteron*, *Rhizodopsis*) либо широко разобщенных (*Megapomus*, *Latvius obrutus*) отверстия. Вентральное из них могло использоваться для выхода v. cerebri posterior. Латеральный ствол нерва (n. lateralis posterior) проходит через самостоятельное отверстие, расположенное дорсально близ края бридживой ямы (*Megalichthys*, *Latvius obrutus*, *Megapomus*).

У латимерии латеральный ствол X нерва отделял переднюю ветвь, иннервирующую "отикальный" участок подглазничного сенсорного канала и надвисочную комиссуру (Millot, Anthony, 1958b). У *Latvius obrutus*, *Jarvikina* и *Megapomus* на crista parotica имеется отверстие, пропускавшее, вероятно, такую же ветвь. Кроме того, непосредственно впереди основного выхода n. vagus прослеживается отверстие, связанное у *Latvius obrutus* бороздкой с выходом IX нерва, вмещавшей, возможно, анастомоз этих нервов (ast IX—X, рис. 32 Б).

Подъязычный нерв (n. hypoglossus, XII, рис. 18, А) в типичных случаях выходит несколькими корешками через сегментально расположенные отверстия в нижней части затылочной области. У *Latvius obrutus* имеются три таких отверстия (спос, рис. 32, Б). У *Megalichthys Rhizodopsis* и *Eusthenopteron* — два, у *Megapomus heckeri* — только одно.

Б. НЕРВЫ ЭТМОИДА

Сильное окостенение этмоида рипидистий дает возможность сравнительно полной реконструкции нервов и кровеносных сосудов в нем, каналы которых подчас прослеживаются на значительном расстоянии. Однако эта реконструкция затруднена многочисленностью проходящих здесь нервов (nn. olfactorius I, profundus V₂, maxillaris V₂, palatinus VII, ophthalmicus lateralis VII и buccalis lateralis VII), которые по деталям ветвления отнюдь не всегда поддаются сравнению с нервами современных земноводных и еще дальше стоят в этом отношении от современной кистеперой — латимерии (Millot, Anthony, 1965). Картина также затемняется прохождением в этмоиде артериальных и венозных сосудов: aa. и vv. supraorbitalis (orbitonasalis), infraorbitalis (maxillaris) и palatina, сведения по которым далеко не всегда полны.

Основными отличительными особенностями поролепиформов по сравнению с остеолепиформами Ярвик (Jarvik, 1942, 1964, 1966) считает: 1) сильное развитие n. profundus V, который почти полностью замещает в этмоиде n. maxillaris V; 2) постохоанное (а не преназальное) положение анастомоза между n. profundus и n. palatinus VII; 3) наличие в дне этмоида медиальнее эндохоаны орбито-рострального прохода, в котором следует специальная ветвь n. profundus совместно с передней ветвью n. buccalis VII, иннервирующей "преохоанную" часть инфраорбитального сенсорного канала (рис. 18, Г, Д).

Данная Ярвиком интерпретация каналов и отверстий в этмоиде остеолепиформов (рис. 18, Б), целиком основанная на сравнении с современными амфибиями, наиболее решительно критикуется К. Томсоном (Thomson, 1964, 1967b). По Томсону все вариации нервов и сосудов в этмоиде обусловлены главным образом тем, имеет ли данный сосуд или нерв самостоятельный канал или же он проходит совместно с

другими. Отверстия, через которые, по Ярвику, проходили латеральные и дорсальные ветви *n. profundus V*, пропускали, по мнению Томсона, ветви *n. ophthalmicus superficialis V*, имеющегося у многих примитивных рыб, в частности у дипной. У остеолепиформов последний нерв мог проходить, кроме того, совместно с *n. profundus* — через единый канал. Крупные размеры отверстия для "медиальной ветви *n. profundus*" Томсон (Thomson, 1964) связывает лишь с неполным окостенением постназальной стенки этмоида у поролепиформных рипидистий¹.

Однако перечисленные замечания вряд ли существенны по ряду причин. *N. ophthalmicus superficialis* в тех случаях, когда он имеется у рыб, всегда сопровождается дорсальные ветви *n. profundus* и *n. ophthalmicus lateralis VII*, но не главный ствол *n. profundus*. У дипной (*Neoceratodus*) этот нерв, в частности, как и дорсальная ветвь *n. profundus V*, развит очень слабо (Северцов, 1902). Вместе с тем канал для медиальной ветви профундусового нерва у поролепиформов имеет выраженную периостальную выстилку и большой диаметр его нельзя объяснить "недоокостенением".

Кульчицкий (Kulczycki, 1960) пришел к выводу о большом сходстве в развитии нервов этмоида у поролепиформов и остеолепиформов (у *Porolepis* и *Eusthenopteron*). Он полагает, что *n. profundus* у рипидистий мог входить в капсулу общим стволом с *n. olfactorius* и что в обеих группах этих рыб *n. profundus* мог разделяться на латеральную и медиальную ветви в толще этмоида. Отверстия в задненосовой стенке *Porolepis*, пропускавшие, по Ярвику, боковые ветви *n. profundus*, связаны, по Кульчицкому, с прохождением мелких кровеносных сосудов; отверстия в дорсальной стенке капсулы с ветвями *n. ophthalmicus lateralis VII*. Назо-базальный канал был развит, по Кульчицкому, и у *Porolepis*, а через орбито-ростральный (парапикальный) проход следовала либо веточка *n. maxillaris* либо кровеносный сосуд. *N. maxillaris* был не менее сильно развит и у *Porolepis*, у которого он реконструируется совместно с *n. buccalis VII* в борозде *sulcus marginalis*, вдоль орального края этмоидного щита. Тем самым допускается возможность существования постхоанального и прехоанального анастомозов между палато-назальной ветвью *n. maxillaris* и *n. palatinus VII* у всех рипидистий. Кроме того, Кульчицкий сомневается в правильности данной Ярвиком реконструкции канала для *n. buccalis VII* у *Eusthenopteron*, поскольку у этого канала на шлицах отсутствует собственная периостальная выстилка (Jarvik, 1942, табл. II, фиг. 1, 2). Отверстие в заднебоковой стенке латерального рецесса носовой полости *Eusthenopteron*, пропускавшее, по Ярвику, этот нерв, интерпретируется Кульчицким в качестве остаточного наружного задненосового.

Данные по иннервации этмоида, полученные нами на материалах по *Panderichthys stolbovi*, *Thursius estonicus*, *Platycephalichthys bischoffi*, *Jarvikina wenjukowi*, *Eusthenopteron obruchevi*, *Megistolepis klementzi*, *Gyroptychius elgae*, дополняют и уточняют имеющиеся интерпретации (рис. 18, В). При этом выявляется значительно бблшая изменчивость в распределении отверстий и каналов в этмоиде, чем это предполагалось Ярвиком. Частью она могла быть обусловлена однако вариабельностью в прохождении кровеносных сосудов.

N. profundus (V_1) в типичных случаях у позвоночных отдает в орбите одну или несколько дорсальных ветвей и проходит через носовую капсулу в виде латерального (*n. nasalis lateralis*, *s. lateralis narium*) и медиального (*n. nasalis medialis*, *s. medialis narium*) носовых нервов. У хвостатых амфибий *n. profundus* образует также вентральную ветвь (*grpv*), анастомозирующую медиальнее хоаны с *n. palatinus* (*npal*, рис. 18, Г). У поролепиформов (Jarvik, 1942, 1966) кроме вентральной реконструируется еще и специфическая орбито-ростральная ветвь, также вентральная по положению, которая следует совместно с *n. buccalis lateralis* в орбито-ростральном проходе вдоль медиального края дна носовой полости. У остеолепиформов, как и у "типичных тетрапод", обе вентральные ветви, по мнению Ярвика, отсутствуют (рис. 18, Д), дорсальные же и носовые ветвятся гораздо слабее, чем у поролепиформов и хвостатых амфибий (Francis, 1934).

¹ В литературе в качестве *n. ophthalmicus superficialis* зачастую ошибочно описывают (в частности, Шмальгаузен, 1947) дорсальные ветви *n. profundus*.

Имеющиеся материалы свидетельствуют, однако, в пользу развития у остеолепиформов по крайней мере одной из вентральных ветвей *n. profundus* (grp, рис. 18, В). Эта вентральная ветвь, сравнимая по положению с орбито-ростральной ветвью поролепиформов, входила в носовую капсулу либо через внутреннее задненосовое отверстие (np, рис. 18, Д; fepn, рис. 8, Е), либо (при неполном окостенении задненосовой стенки) через вентро-латеральное окно (fevl, рис. 8, Ж). В носовой капсуле она прослеживается по продольной назо-базальной борозде (sor, рис. 7, В) вдоль медиального края дна носовой капсулы, соединяющей антеро-медиальный край эндохоаны с входным отверстием назо-базального канала (cnb) (*Panderichthys*, *Eusthenopteron obruchevi*, *Platycephalichthys*, *Jarvikina*). У последних двух форм назо-базальная борозда подразделяется надвое слабым продольным гребешком и каждой ее ветви соответствует самостоятельный канал. У *Eusthenopteron obruchevi* назо-базальный канал также двойной, хотя борозда и не подразделена. Пройдя через канал в небную яму, вентральная ветвь *n. profundus*, как и у поролепиформов (рис. 18, Г), образовывала, по-видимому, преназальный анастомоз с *n. palatinus* и участвовала в иннервации межчелюстной железы (рис. 18, В).

У бесхвостых амфибий, рептилий и птиц назо-базальный нерв представляет собой ветвь *n. nasalis medialis*, которая дивергирует вблизи передней стенки носовой капсулы. Предполагается (Jarvik, 1942), что эта ветвь занимает аналогичное положение и у остеолепиформов (рис. 18, Д). У *Eusthenopteron foordi* на передней стенке носовой капсулы описана (Jarvik, 1942) вертикальная борозда, по которой вентральная ветвь *n. nasalis medialis* спускалась к назо-базальному каналу. Однако у *Jarvikina* вертикальная борозда обрывается на значительном удалении от входа в назо-базальный канал, а у *Platycephalichthys* сильно развитый дерминтермедиальный отросток, соединяясь над входом в назо-базальный канал с медиальной стенкой носовой полости (pdm, рис. 7, Г), изолирует этот канал от борозды. Последнее явно свидетельствует против того, что медиальный носовой нерв у типичных остеолепиформов давал вентральную ветвь в назо-базальный канал.

Обе носовые ветви *n. profundus* входили в этmoid рипидистий через самостоятельные (cpnl, српн, рис. 8, Д; рис. 41, В) (*Porolepis*, *Eusthenopteron obruchevi*) либо через единственное отверстие (срг, рис. 8, Е, Ж; 43, Б) (*Eusthenopteron foordi*, *Panderichthys*, *Jarvikina*, *Megistolepis*, *Thursius*). У *Panderichthys* единый канал для *n. profundus* в толще задненосовой стенки подразделяется на два, входящие самостоятельно в носовую полость¹. На медиальной и передней стенке носовой капсулы обычно имеются отверстия, по-видимому, пропускавшие концевые ветви медиального носового нерва. У *Panderichthys* и *Jarvikina* (рис. 43, А, В) эти отверстия многочисленные и крупные, причем часть их связана с отчетливыми бороздками. Отверстия, расположенные вдоль нижнего и переднего краев ноздри, которые могли бы пропускать концевые разветвления латерального носового нерва, отмечены только у *Jarvikina*, *Gyroptychius elgae* (рис. 31, А, Б) и *Panderichthys*. По-видимому, имеются основания говорить о более сильном (чем обычно) развитии у перечисленных форм носовых ветвей *n. profundus*, хотя отмеченные каналы могли служить также для разветвлений орбито-назальной (на медиальной и передней стенке) и вернечелюстной (на латеральной и передней стенке) артерий.

Каналы для дорсальных ветвей *n. profundus* обычно представлены у остеолепиформов дорсо-латеральными и дорсо-медиальными отверстиями, пропускавшими (Jarvik, 1942) *r. frontalis anterior* и *r. frontalis perforans* соответственно (сфра, сperf, рис. 8, Е). У *Thursius* (српд, рис. 25, Г) отверстия этого нерва занимают необычно низкое положение, возможно, в связи с развитием дорсального миодома.

N. maxillaris (V_2 , рис. 19, А) у большинства примитивных наземных позвоночных (Гаурр, 1904; Шишкин, 1973; Татаринов, 1974) отделяет в глазнице наружную кожную ветвь и разделяется на палато-назальный (*r. palato-nasalis*, grp V_2) и инфраорбитальный (*r. infraorbitalis*, rio V_2) нервы, тесно связанные с латеральной стенкой этмоида. У остеолепиформов, по Ярвику (Jarvik, 1942), инфраорбитальная ветвь нерва, проходившая у тетрапод между носовой капсулой и дермальными костями,

¹ То же самое отмечено в качестве индивидуальной вариации у *Eusthenopteron foordi* (Jarvik, 1942).

входила в носовую полость через задненосовое отверстие. Вместе с тем палато-назальный нерв, занимающий у тетрапод поверхностное положение у края медиальной пластины *maxillarie* и *praemaxillare*, у остеолепиформов входил в носовую капсулу у антеро-латерального края хоаны (грп, рис. 18, Б). Далее он следовал вдоль латерального края дна носовой полости и через особый канал под основанием интермедиального отростка выходил в нёбную яму. Здесь, как и у бесхвостых амфибий, палато-назальный нерв образовывал с нёбным два анастомоза: постхоанный — у заднего края этмоида (*astpch*, рис. 18, В) и прехоанный (*astprch*) в нёбной яме.

Между тем у ряда форм (*Panderichthys*, *Jarvikina*, *Eusthenopteron obruchevi* и *Megalichthys* — Jarvik, 1966, табл. 3 и 5) по нёбной пластине этмосфеноидного щита прослеживается ветвящаяся бороздка (грп, рис. 18, В). По положению эта бороздка вполне соответствует ходу палато-назального нерва у примитивных тетрапод, явно соединяясь у первых двух из перечисленных форм бороздкой с отверстием для антеро-латеральной ветви нёбного нерва в сошнике. Мелкие отверстия в нёбной пластине у основания зубов могли в таком случае служить входом для зубных веточек палато-назального нерва.

Эти данные не согласуются с представлением (Jarvik, 1942, 1966) о прохождении палато-назального нерва у остеолепиформов через носовую капсулу и передний "палато-назальный" канал. У *Panderichthys* и *Thursius* выраженный "палато-назальный" канал отсутствует, хотя у *Platycephalichthys* и *Jarvikina* он развит вполне типично. Входное отверстие этого канала у двух последних форм связано с продольной бороздой, проходившей по дну капсулы от переднего края хоаны. В действительности здесь мог проходить не палато-назальный нерв, а главный ствол верхнечелюстной артерии¹. Передний "палато-назальный" канал в таком случае мог пропускать на небо концевые ветви этой артерии (*a. subnasialis*), сопровождающие у тетрапод назо-базальный нерв (Татаринов, 1976). Отверстия на боковой стенке носовой капсулы у нижнего и переднего края ноздри, отмеченные у *Jarvikina* и *Gyroptychius elgae*, в значительной мере могли быть связаны с ветвями этой артерии (и частично латерального носового нерва).

Значение *s. praemaxillaris*, в котором Ярвик (Jarvik, 1942) реконструирует у остеолепиформов особую ветвь палато-назального нерва, иннервирующую зубы, также недостаточно ясно. Этот канал сходен с альвеолярным каналом рецентных амниот, в котором проходит главный ствол *n. maxillaris* (объединяя инфраорбитальную и палато-назальную ветви). Однако у более примитивных тетрапод (амфибий и зверообразных рептилий альвеолярного канала нет и он развивается явно вторично на относительно поздних этапах эволюции (Шискин, 1973; Татаринов, 1976). Имеющиеся данные говорят скорее, что *s. praemaxillaris* остеолепиформов состоит из ряда коротких канальцев, самостоятельно входящих в *maxillare* и *praemaxillare*. Во всяком случае, сечение этого канала крайне неравномерно по диаметру и на отдельных участках этих костей он вообще не прослеживается (*Panderichthys*, *Gyroptychius elgae*, *Eusthenopteron obruchevi*). Помимо того, обнаруживается непосредственная связь канала не только с основаниями зубов, но и с проходящим над ним сенсорным каналом (Jarvik, 1942, табл. XII, рис. 3; Воробьева, 1971б, рис. 6). Не исключено поэтому, что через *s. praemaxillaris* проходили сенсорные веточки *n. buccalis lateralis VII* и верхнечелюстной артерии (см. ниже) к зубам.

О прохождении инфраорбитальной ветви *n. maxillaris* нет определенных данных. По Ярвику (Jarvik, 1942), она могла входить в носовую полость через заднее задненосовое отверстие, сопровождая, как и у *Anura*, слезный проток и, по выходе в нёбную яму анастомозировала с медиальным носовым нервом (рис. 18, Д). Можно предполагать, однако, что эта ветвь входила в носовую капсулу в более латеральном положении — в области интраназального "палато-назального" прохода совместно с верхнечелюстной артерией и, возможно, с *n. buccalis lateralis*. Основанием для этого является связь нёбной палато-назальной борозды у *Platycephalichthys* с интраназальной бороздой у антеро-латерального края экзохоаны.

N. palatinus VII (*rpal VII*, *pral*, рис. 18, Б, В; 19, А). Нёбный нерв был развит сходно у всех рипидистий (Jarvik, 1942, 1966). По выходе из эндокrania он следо-

¹ Кроме того, через интраназальную часть "палато-назального" прохода могли следовать *r. infraorbitalis n. maxillaris V₂*, *r. palatinus intermedius VII* и *n. buccalis VII*.

вал вперед вдоль латерального края парасфеноида, проникая в область небной ямы. При этом концевые его ветви прободали у остеолепиформов вертикальную пластинку сошника, а у поролепиформов — задний край небной ямы. У остеолепиформов картина осложняется присутствием постхоанального анастомоза (astpch, рис. 18, Б, В), дающего ветвь к сошниковым клыкам¹. Кроме того, концевые ветви п. palatinus выходили у них в небную яму через три самостоятельных отверстия, а не через одно, как у поролепиформов.

Некоторые особенности желобка постхоанального анастомоза, а также сравнение с тетраподами указывают, что п. palatinus остеолепиформов мог иметь еще более сложное строение. У тетрапод нерв делится на три главных ветви: г. medialis, г. intermedius и г. lateralis. N. palatinus, описываемый Ярвиком у остеолепиформов (pral, рис. 18, Б, Д), очевидно, соответствует основной — медиальной из них. Латеральная ветвь у тетрапод, развитая слабее медиальной, проходит вдоль заднего края небной пластины maxillare, промежуточная тянется в носовой полости латерально совместно с верхнечелюстной артерией (см., напр., Oelrich, 1956). Наличие тесной связи у *Platycephalichthys* между желобком постхоанального анастомоза и палатонозальной бороздой на небной пластине дермального щита и особенно подразделение этого желобка надвое указывают на возможность прохождения в нем, помимо анастомоза, также латеральной ветви небного нерва. У *Jarvikina* палатонозальная борозда круто заворачивает вокруг антеро-латерального края экзохоаны в носовую полость, а медиальная часть желобка постхоанального анастомоза имеет ответвление в постеро-латеральную часть последней. Не исключено поэтому, что один из этих проходов был связан с развитием интраназальной промежуточной ветви небного нерва.

Следует отметить, что число канальцев в вертикальной пластине сошника для концевых ветвей небного нерва у остеолепиформов изменчиво. Особенно многочисленны они у *Eusthenopteron obruchevi* (срн, рис. 37, А), где выделяются две группы сошниковых канальцев — медиальная и латеральная. Возможно, что увеличение числа канальцев свидетельствует о более интенсивном ветвлении нерва в небной яме.

R. ophthalmicus lateralis VII (rol VII, рис. 19, А) у остеолепиформов, как правило, входит в череп вблизи вентрального основания латерального отростка надглазничной пластины (col VII, рис. 8, Е, Ж; 41 Б, В) у *Thursius* заметно латеральнее, рис. 25, Г). Канал этого нерва, по-видимому, проходил всегда в крыше этмоида. Отверстия, природичные к ходу надглазничного сенсорного канала, пропускали либо ветви п. ophthalmicus lateralis либо дорсальные ветви п. profundus, сопровождающие латеральный нерв.

R. buccalis lateralis VII (rbuc VII, рис. 19, А), по мнению Ярвика (Jarvik, 1942), у остеолепиформов проходил под дермальным щитом наружу от постеро-латерального угла этмоида (rbuc, рис. 18, Б). Затем нерв проникал в носовую полость через вырезку в постеро-латеральном крае эндохоаны и вновь погружался в продольный канал в нижнебоковом крае этмоида. Входное отверстие в буккальный канал отмечается соответственно постеро-латеральнее "палато-нозального". Впереди носовой капсулы п. buccalis выходил в щель между этмоидом и дермальным щитом, подстилающуюся небной пластиной щита, располагаясь, таким образом, дорсальнее инфраорбитального сенсорного канала. У поролепиформов буккальный нерв разделялся, как у *Urodela* (Francis, 1934), на две ветви (Jarvik, 1966). Задняя входила в сенсорный инфраорбитальный канал постеро-латеральнее экзохоаны, передняя следовала через орбито-ростральный проход совместно с одноименной ветвью п. profundus.

Правильность реконструкции с. buccalis у остеолепиформов доказывается Ярвиком наличием ответвлений, соединяющих у *Eusthenopteron foordi* этот канал с участками инфраорбитального канала в ростральной медиальной и латеральной костях. Вместе с тем тесное соседство интраназальной части буккального прохода с перед-

¹ Томсон (Thomson, 1964) полагает, что канал соответствующий этой ветви, пропускать вперед п. maxillaris. В таком случае этот нерв проходил в носовой полости медиальнее хоаны, что не свойственно позвоночным в целом.

ним "палато-назальным" подтверждает прохождение в нем одной из ветвей *p.maxillaris*, постоянно сопровождающего *p.buccalis* у позвоночных.

С наибольшей достоверностью буккальный канал (точнее, его преназальная часть) выявлен нами у *Gyroptychius elgae*, где он впереди носовой капсулы практически на всем протяжении заключен в этмоид. Положение этого канала непосредственно медиальнее сенсорного и наличие в нем ряда крупных наружных ответвлений определенно доказывает прохождение здесь *p.buccalis lateralis*. На заднем конце *s.buccalis* у *Gyroptychius* отклоняется медиально от области предполагаемого его входного отверстия в этмоид у *Eusthenopteron foordi*. Впереди намечается связь этого канала с областью выхода "палато-назального", где у остеолепиформов в ряде случаев имеется несколько отверстий (*Jarvikina*, *Eusthenopteron obruchevi*).

Веточки буккального нерва по пути к сенсорному каналу у остеолепиформов могли быть заключены в продольные каналы небной пластины, симилировавшие непрерывный максиллярно-премаксиллярный канал. У *Gyroptychius elgae*, где сенсорный канал смещен вентрально к краю челюсти и буккальный нерв проходит непосредственно медиальнее сенсорного, *s.primaxillaris* отсутствует.

В. НЕРВНЫЕ АНАСТОМОЗЫ В ЭТМОИДЕ

Ярвик (Jarvik, 1942, 1966) описывает у остеолепиформов три нервных анастомоза, подобных анастомозам у *Aurora*. Один из них — постхоанальный, между *p.palato-nasalis* и *p.palatinus* (astprch, рис. 18, Б), проходит вдоль заднего края этмоида; два других — прехоанальный, между *p.palato-nasalis* и *p.palatinus* (astprch), и преназальный, между назо-базальной ветвью *p.profundus* и *p.palatinus* (astprm), в области небной ямы, впереди носовой капсулы (*gvar + rimx*, рис. 18, Д). У поролепиформов отмечается наличие лишь одного анастомоза — между вентральной ветвью *p.profundus* и *p.palatinus* VII, проходящего медиальнее хоаны, у заднего края небной ямы (рис. 18, Г), подобно анастомозу между этими нервами у *Urodela*.

Мы не смогли обнаружить у *Glyptolepis* из Эстонии канала для "поролепиформного" анастомоза между *p.palatinus* и *profundus*. В отношении же остеолепиформов удалось не только подтвердить развитие всех трех анастомозов (рис. 18, В), но и уточнить положение прехоанального, а также выявить значительную вариабельность преназального анастомоза у отдельных форм.

Постхоанальному анастомозу (astprch, рис. 18, В) мог соответствовать поперечный желобок вдоль постеро-вентрального края этмоида, отмеченный у *Platycephalichthys*, *Jarvikina* и *Eusthenopteron obruchevi*. У первого желобок переходит латерально в палато-назальную борозду на небной пластине дермального щита. У *Jarvikina* и *Eusthenopteron obruchevi* (iaprch, рис. 41, Б, В) анастомоз прослеживается по глубокому желобку на дорсальной поверхности сошника, примыкающему к борозде медиального небного нерва. У этих форм веточки к сошниковым клыкам, как и у *Eusthenopteron* (Jarvik, 1942), отделяются непосредственно от анастомоза.

Прехоанальный анастомоз (astprch, рис. 18, В) у *Panderichthys*, *Jarvikina* и *Eusthenopteron obruchevi* представлен легкой бороздкой (*grp*, рис. 41, А), соединяющий конец небной палато-назальной борозды (у антеро-латерального края экзохоаны) с областью антеро-латеральных отверстий для концевых ветвей небного нерва в сошнике. Эти наблюдения подтверждают прохождение палато-назального нерва поверхностно по небной пластине дермального щита (*grp*, рис. 18, В).

Преназальный анастомоз (astprm, рис. 18, В) характеризуется у остеолепиформов, по-видимому, значительной изменчивостью в положении назо-базального канала. Небное отверстие этого канала может располагаться, как у *Eusthenopteron foordi* (*cnb*, рис. 18, Б), *Platycephalichthys* (рис. 44, В), *Gyroptychius* и *Megalichthys*, у латерального края небной ямы либо, как у *Panderichthys* и *Thursius* (*cnb*, рис. 25, В), назо-базальные каналы обеих сторон, по-видимому, объединяются и открываются на небе срединным отверстием, расположенным между этмоидом и небной пластиной. У *Jarvikina* и *Eusthenopteron obruchevi* (рис. 41, А) имеются как срединное, так и латеральное (парное у *Jarvikina*) назо-базальные отверстия. У *Vilujichthys* только латеральное парное, смещенное, однако, антеро-медиально на небную

дермальную пластину (рис. 36, 4а). Типичный "палато-назальный" канал, сопровождающий латеральный назо-базальный и пронизывающий обычно нёбную пластину дермального щита, известен у *Platycephalichthys* и *Eusthenopteron*. У *Jarvikina* палато-назальный канал, как и назо-базальный, открывается в эндокраниальной части нёбной ямы. Создается определенное впечатление, что "палато-назальный" канал пропускал либо одну из ветвей назо-базального нерва, либо нисходящую ветвь верхнечелюстной артерии, сопровождающую этот нерв у большинства тетрапод. В некоторых случаях выходное отверстие "палато-назального" канала сливается с назо-базальным *Eusthenopteron obruchevi* (снб, срп, рис. 41, А).

Постэтноидный анастомоз (astpet, рис. 41, В, Б). Помимо преназального имеются некоторые признаки развития у остеолепиформов еще одного анастомоза между *n. profundus* и *n. palatinus*, который можно назвать постэтноидным. Этот анастомоз проходит вдоль задней стенки этмоида и частично заключен в ней. "Постэтноидный" анастомоз характерен для рецентных рептилий, у которых он идет вдоль передней стенки глазницы и на всем протяжении сопровождается артериальным анастомозом между *a. nasalis superior* и *a. nasalis inferior* (Oelrich, 1956). По этому анастомозу симпатические волокна из *gangl. etmosphenoideum* проникают в *n. nasalis lateralis* и косвенно его развитие у остеолепиформов подтверждается вероятной иннервацией этим нервом латеральной носовой железы (Jarvik, 1966)¹.

Прямые признаки развития постэтноидного анастомоза выявлены нами у *Platycephalichthys*, *Eusthenopteron obruchevi* и *Megistolepis* (astpet, рис. 41, В, Б). Желобок, соответствующий, возможно, его нижней части, описан Ярвиком (Jarvik, 1942) у *Eusthenopteron foordi* в качестве канала для артерии, снабжающей косые мышцы глаза. Этот желобок, расположенный вертикально на постназальной стенке этмоида, медиальнее сочленовной площадки для апикального отростка *palato-quadratum*, вентрально прилежит к бороздке нёбного нерва и продолжается на передней поверхности аутопалатинной части нёбно-квадратного комплекса.

У верхнего края площадки для апикального отростка *palato-quadratum* постэтноидный анастомоз погружался, по-видимому, в вертикальный канал (заключенный в постназальную стенку), который круто поднимается к дермальному щиту. У *Platycephalichthys* этот канал открывается в носовую полость дорсо-латеральное ольфакторного, где анастомозирующие волокна могли соединиться с *n. nasalis lateralis*. У *Eusthenopteron obruchevi* канал открывается в носовую полость непосредственно впереди входа в нее латерального ответвления от канала для *n. profundus*.

Г. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ РАЗЛИЧИЙ В ИННЕРВАЦИИ ЭТМОИДА МЕЖДУ РИПИДИСТИЯМИ

Вероятный факт наличия у остеолепиформов развитой вентральной ветви *n. profundus*, следующей по дну носовой капсулы к назо-базальному каналу и имеющей определенное сходство с орбито-ростральной ветвью этого нерва у поролепиформов, резко снижает впечатление о масштабе различий в иннервации между обоими стволами рипидистий. К этому следует добавить косвенные признаки, свидетельствующие о вариабельности носовых ветвей *n. profundus* и их сильном развитии у отдельных остеолепиформов (*Jarvikina*) и относительной маломощности дорсальных ветвей этого нерва среди поролепиформов (*Glyptolepis* из Эстонии). Все это может указывать на возможное вторичное ослабление *n. profundus* у бесхвостых амфибий и рецентных амниот, что подтверждается признаками постепенного ослабления *n. profundus* V (и усиления *n. maxillaris* V) в эволюции зверообразных рептилий, завершающегося у млекопитающих замещением назо-базальной ветви *n. profundus* задненосовой ветвью *n. maxillaris* (Татаринов, 1976).

Данная Ярвиком (Jarvik, 1942) реконструкция *n. maxillaris* V у остеолепиформов в некоторых отношениях сомнительна. Вряд ли у них имелась максиллярно-премаксиллярная ветвь этого нерва, симулирующая заключенный в альвеолярный канал

¹ Сам *n. profundus* является чисто сенсорным и все эфферентные его волокна к жезлам и мышцам, симпатические по происхождению, поступают в него по анастомозам из нёбного нерва (Parsons, 1970).

главный ствол максиллярного нерва у рецентных амниот. В интерназальной части "палато-назального" прохода заключалась, вполне возможно, не палато-назальная, а инфраорбитальная ветвь *n. maxillaris*, к которой присоединялся также *n. buccalis* VII. Интерназальные участки "палато-назального" и назо-базального проходов сходны с передним орбито-ростральным у поролепиформов, и отличие здесь состоит лишь в месте выхода их в носовую полость — у антеро-латерального края экзохоаны (остеолепиформы) или через специальное отверстие у постеро-медиального края эндохоаны (поролепиформы). Если предположить, что через орбито-ростральный проход у поролепиформов помимо ветвей *n. profundus* и буккального нерва проходила также ветвь *n. maxillaris*, то все сколько-нибудь существенные различия в прохождении нервов по дну носовой полости между поролепиформами и остеолепиформами исчезают.

Более стойки, по-видимому, различия в положении и составе этмоидных анастомозов между нервами. И если допустимо, что постхоанальный анастомоз присутствовал и у поролепиформов, то вся система преназального анастомоза с мощно развитым назо-базальным каналом у них явно отсутствовала. По этому признаку, действительно, имеются четкие различия между поролепиформами и хвостатыми амфибиями, с одной стороны, и остеолепиформами, бесхвостыми амфибиями и амниотами — с другой. Однако Ярвик, по-видимому, не вполне прав, сопоставляя профундусово-палатинный анастомоз поролепиформов и хвостатых амфибий, расположенный у них медиальнее хоаны, с преназальным анастомозом остеолепиформов и бесхвостых амфибий. Уже сам факт иннервации носовыми ветвями *n. profundus* носовых желез говорит о наличии у всех тетрапод (и остеолепиформов) также заднего профундусово-палатинного анастомоза. У рептилий этот "постэтноидный" анастомоз хорошо известен и некоторые косвенные признаки допускают его развитие и у остеолепиформов. Скорее, именно этот анастомоз (а не преназальный) может сравниваться с поролепиформным. Не исключена также возможность сопоставления поролепиформного профундусово-палатинного анастомоза с постхоанальным анастомозом остеолепиформов, в котором палато-назальная ветвь замещена профундусовой. Явления замещения одного нерва в анастомозах другим, по-видимому, неоднократно наблюдались в эволюции. В отношении преназального анастомоза, например, можно утверждать, что у млекопитающих профундусовая ветвь в нем явно вторично была замещена максиллярной (Татаринов, 1974, 1976).

6. ВЕНОЗНАЯ СИСТЕМА ГОЛОВЫ

Магистральная (боковая) вена головы рипидистий прослеживается по ярменной борозде почти на всем своем протяжении — от уровня базиптеригоидного отростка и до основания заднеушного (*vcm*, рис. 19, А).

В типичных случаях у рыб эта вена образуется путем слияния надглазничной (*v. supraorbitalis*, *vso*, рис. 19, Б) и подглазничной (*v. infraorbitalis*, *vio*) с веной глазного яблока (*v. ophthalmicus*) (*van Gelderen*, 1925; *Goodrich*, 1930; *Bertmar*, 1965). У переднего конца обе боковые вены объединяются поперечной гипофизарной веной (*v. pituitaria*, *vpit*), пронизывающей основание эндокrania непосредственно позади гипофиза и впереди *pila antotica* и принимающей также кровь из гипофиза. Отверстие для этой вены у рипидистий обычно лежит непосредственно впереди базиптеригоидного отростка и постеро-дорсальнее отверстия для внутренней сонной артерии. Только у *Osteolepis* это венозное отверстие отмечено (*Holmgren*, *Stensid*, 1936) позади выхода зрительного нерва (*n. opticus*) и очень мало; скорее всего у последнего оно пропускало *n. oculomotorius* (III) (*Watson*, 1926).

Подглазничная и надглазничная вены не оставляют отпечатков на этмофеноиде. Первая проходила, вероятно, впереди базиптеригоидного отростка, вторая под супраптеригоидным, отклоняясь постеро-вентрально к месту своего слияния с подглазничной — впереди гипофизарной вены. В надглазничную вену вливается передняя мозговая (*v. cerebialis anterior*, *vca*), которая выходит антеро-дорсальнее отверстия для *n. opticus* (*Säve-Söderbergh*, 1936; *Jarvik*, 1942; *Millot*, *Anthony*, 1958b).

Надглазничная и подглазничная вены дренируют экстракраниальный орбитальный синус (*sinus orbitalis*), характерный для всех низших позвоночных. Впереди в

этот синус впадает орбито-назальная вена (*v. orbito-nasalis*, von), несущая кровь из носовой области. У *Rhizodopsis* (Säve-Söderbergh, 1936) вена проходила через орбито-назальный канал, открывающийся непосредственно позади постназальной стенки, вблизи черепной крыши. У *Osteolepis* с этой веной связываются (Thomson, 1965) два маленьких отверстия, занимающих сходное положение.

Средняя мозговая вена (*v. cerebialis media*, vcm), собирающая кровь из среднего мозга и мозжечка у *Osteolepis* (Thomson, 1965), *Megalichthys* (Romer, 1937), *Megapomus* и *Jarvikina* выходит у переднего края otico-occipitale — в яремной борозде либо над ней. У *Megapomus punctatus* и *Rhizodopsis*¹ отверстие для этой вены смещено каудально. У *Eusthenopteron foordi* оно вообще отсутствует и вена, по-видимому, проходит совместно с тройничным нервом ($V_2, 3$), как это наблюдается у современных амфибий (рис. 18, А). Канал для вены прослеживается в толще височной стенки otico-occipitale у *Jarvikina*, но у *Megalichthys* вена шла, по-видимому, через базикраниальную фонтанель, у нижнего края которой в височной стенке имеются признаки развития венозного синуса (Romer, 1937).

Задняя мозговая вена (*v. cerebialis posterior*, ср, рис. 18, Б), выносящая кровь из продолговатого мозга, проходит обычно позади ушной капсулы совместно с *n. vagus* (X). А. Ромер (Romer, 1937) отмечает, однако, что незначительные размеры отверстия для *n. vagus* у *Megalichthys* ставят под сомнение его связь с веной; возможно, что здесь вена выходила из черепа через затылочное отверстие, как это наблюдается у многих рептилий (van Gelderen, 1925). У *Latvius obrutus* отверстие для *n. vagus* очень большое (X, рис. 32, Б, В) и явно пропускало вену. Позади ушной области боковая вена головы теряла связь с костями черепа и переходила в переднюю кардинальную (*v. cardinalis anterior*, vca, рис. 19, Б-Г).

Наиболее существенные отклонения от описанной схемы выявлены у ювенильной особи *Jarvikina wenjukowi* (рис. 19, В), где широкая борозда обрывается крупным отверстием на ушной капсуле, соответствующим выходу *n. glossopharyngeus* и боковой вены (IX + vcl, рис. 9, А). Далее, до отверстия *n. vagus* (X) яремная борозда необычно узка и явно не могла вмещать значительный венозный сосуд. Создается впечатление, что боковая вена не переходила в переднюю кардинальную, а шла через отверстие в ушной капсуле внутрь. Можно предположить, что связь обеих вен здесь опосредовалась эмбриональной медиальной головной веной (*n. capitis medialis*, vcam, рис. 19, Г), которая выходила из эндокrania через заушную щель либо через затылочное отверстие. *V. capitis medialis* замещается дефинитивной головной обычно на сравнительно ранних стадиях онтогенеза. Рудиментарные остатки ее отмечаются у разных рыб (Bertmar, 1965), где она через систему задней мозговой вены несет кровь в боковую вену головы (vcl, рис. 19, Г). У ювенильной особи *Jarvikina wenjukowi* зафиксирована по-видимому, стадия онтогенеза, на которой последняя вена еще не полностью сформирована (рис. 19, В), и соединялась с передней кардинальной (vcam) лишь очень узким стволиком. Формирование типичной связи боковой вены с передней кардинальной завершалось у рипидистий, возможно, на очень поздних стадиях онтогенеза. Весьма необычным является и положение анастомоза между латеральной и медиальной венами в средней части ушной капсулы, впереди выхода задней мозговой вены. Аналогичная картина наблюдается у эмбрионов акул, где анастомозы между обеими венами возникают по ходу *n. glossopharyngeus* (IX), который здесь зачастую пересекает ушную капсулу (Holmgren, 1943).

Другой особенностью ювенильной особи *Jarvikina* является дорсальное ответвление — желобок от задней части яремной борозды, непосредственно позади дорсальной головки гиомандибулы. Этот желобок соответствует по положению капсулярным венам (*vv. capsularia*, vcap?) эмбрионов различных рыб, например *Acipenser*, у которого капсулярная вена соединяется впереди с орбитальным синусом и принимает гиомандибулярную (*v. hyomandibularis*, vhy) и оперкулярную (*v. opercularis*) вены (Holmgren, 1943).

Имеются основания предполагать существование по крайней мере у некоторых рипидистий развитой затылочной вены (*v. occipitalis*), аналогичной *v. occipito-ver-*

¹ Вероятное отверстие для этой вены у *Rhizodopsis* описано в качестве выхода *n. facialis* (Säve-Söderbergh, 1936).

tebralis Anura. С этой веной могла быть связана значительная часть желобков на крыше отико-окципитального отдела нейрокrania, в которых Ярвик (Jarvik, 1954) реконструирует у *Eusthenopteron* ветви затылочной артерии (a. occipitalis) "лягушиного" типа (aoc, рис. 11, Б). Обычно затылочная вена у позвоночных слабо развита, собирает кровь с затылочной области головы и вливается в заднюю часть боковой головной вены. Однако у бесхвостых амфибий в v.occipito-vertebralis вливаются задняя спинномозговая и передняя черепные ветви; передняя ветвь принимает многочисленные сосуды, оплетающие эндолимфатический мешок, и непосредственно соединяется со средней мозговой веной (Gaupp, 1904). У рипидистий затылочная вена могла проникать под дермальный щит через отверстие *savum supraoticum* (*Eusthenopteron*) либо через расположенное под ним специальное отверстие (*Latvius obrutus*). На крыше *otico-occipitale* эта вена принимала ответвления, связанные с эндолимфатическим мешком, а впереди могла сливаться со средней мозговой веной. Обе затылочные вены, вероятно, объединялись поперечными комиссурами, о чем свидетельствует наличие анастомозов между желобками и желобков на крыше *otico-occipitale* у *Eusthenopteron*, хотя основная часть каналов и желобков на этой крыше, вероятно, связана с выростами эндолимфатических мешков.

7. СКУЛЬПТУРА КОСТЕЙ

Сплошной косминовый паркет ("Hautzahnparquet", Gross, 1935; Bystrow, 1942) на черепных костях древних остеолепиформов образован слившимися зубами, покрытыми тонким блестящим слоем эмалеподобного дуродентина (рис. 20, Д). Во многих случаях поверхность паркета гладкая, однако иногда (на отдельных костях *Thysanolepis micans*) она несет тонкие низкие гребни (ср, рис. 20, А), между которыми открываются поры "слизевых" каналов¹. Аналогичные гребешки прослеживаются по краям косминового паркета и у поролепиформов (ср, рис. 20, В). Необычной для остеолепиформов является скульптура костей *Litoptychius bryanti* (Denison, 1951) и *Lamprotolepis verrucosa*, представленная изолированными кожными образованиями (дентиновыми бугорками и гребнями, сидящими на костном основании), под которыми (у *Lamprotolepis*) обнаружены бугорки предшествующих генераций, подобно поролепиформным кистеперым² (рис. 20, Б, Г, Д).

Костная скульптура развивалась у остеолепиформов по мере редукции косминового паркета. Однако зачатки ее в виде тонкого орнамента из мелких бугорков и гребней имеются под косминовым паркетом у всех остеолепидид, где она образована трабекулярным костным слоем³, и под кожными образованиями у *Lamprotolepis*. У некоторых геологически поздних остеолепиформов скульптура под паркетом "грубеет" (развитая гребенчато-ячеистая скульптура *Thysanolepis* и *Megistolepis*).

Исходным компонентом в филогенезе костной скульптуры у остеолепиформов следует, по-видимому, считать отдельные бугорки, преобладающие у древний представителей *Eusthenopteroidea* (*Eusthenopteron foordi*, *E. sivevedederberghi*, *E. obruchevi*) и *Panderichthyidae* (*Panderichthys rhombolepis*). Эти бугорки последовательно сменяются у поздних представителей этих групп более или менее сложными гребнями с бугорчатыми или гладкими вершинами, образующими локально ячеистый орнамент, который придает костям "стегоцефаловый" облик (*Eusthenodon waengsjoei* — Jarvik, 1952; *Platycephalichthys bischoffi*; *Panderichthys bystrowi*). Аналогичная ячеистая скульптура прослеживается и у других геологически поздних рипидистий — *Hyneria* (Thomson, 1968a).

В ходе индивидуального развития соотношение характера скульптуры может варьировать, в особенности на разных костях. Так, при переходе от ювенильных стадий к дефинитивным у *Jarvikina wenjukowi* создается впечатление о замене в

¹ Система каналов под поверхностным слоем, несущая, вероятно, сенсорную функцию (Gross, 1956b).

² у остеолепидид кожные зубы под паркетом отсутствуют.

³ у поролепиформов костная скульптура под дентиновым покровом не обнаружена (Ørvig, 1957).

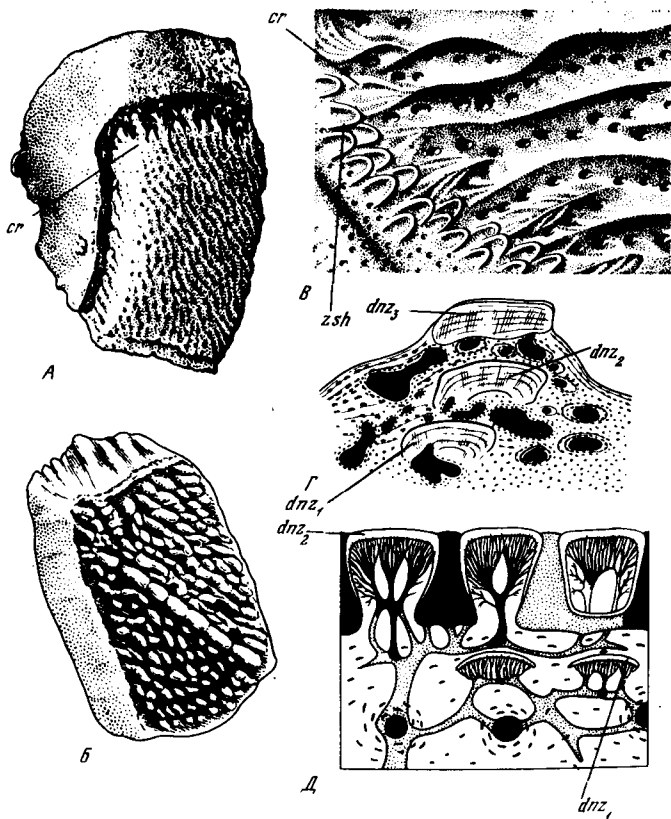


Рис. 20. Скульптура и микростроение дермального покрова:

А — чешуя *Thysanolepis*; Б — *Lamprotolepis*; В — фрагмент чешуи *Porolepis*; Г, Д — вертикальные шлифы через чешую (Г — *Lamprotolepis*; Д — *Porolepis*); Б, Д — по Ørvig, 1957

скульптуре ее отико-окципитального щита орнамента из коротких извитых гребешков с бугорчатыми вершинами на отдельные бугорки, тогда как на dentale, наоборот, бугорчатого орнамента на гребенчатый. С возрастом наблюдается также усиление дифференциации орнамента на отдельных костях и их участках и усложнение его компонентов. В частности, однородный тонкий гребенчато-бугорчатый орнамент на отико-окципитальном щите молодых особей *Jarvikina wenjukowi* у старых дифференцируется на грубый бугорчатый в средней части щита и вдвое более мелкий по его периферии¹. Гребенчато-бугорчатый орнамент на инфрадентальных костях у сравнительно молодых особей *Platycephalichthys bischoffi* и *Panderichthys bystrowi* у старых сменяется ячеистым.

Орнамент скульптуры зависит в значительной мере от положения зон роста, и в частности от центров радиации. Эта связь обычно хорошо заметна на жаберных, щечных и гулярных костях и на нижней челюсти. Элементы скульптуры здесь обычно концентрируются вокруг центра роста, укрупняясь и усложняясь к периферии. Если в центре роста преобладают мелкие бугорки и короткие гребни, то по границам костей обычны длинные гребни. На крыше черепа связь орнамента с центрами радиации обычно менее выражена и в целом преобладает орнамент из бугорков разного диаметра и коротких гребней. Рост костей, как правило, сопровождается некоторым огрублением орнамента и у старых особей кости всегда скульптурированы более резко.

Общий ход преобразований костной скульптуры в эволюции остеолепиформов затемняет различия темпов этого процесса в разных ветвях. Скульптура, кроме

¹ Последнее может свидетельствовать об онтогенетически более молодом возрасте периферических костей щита.

того, подвержена индивидуальной изменчивости внутри вида и заметно варьирует у одной и той же особи на разных участках костей (Воробьева, 1962). Резко скульптурированы обычно кости плечевого пояса, нижних челюстей и лицевой части черепа, подвергающиеся значительным механическим нагрузкам при схватывании и удержании добычи и в связи с работой грудных плавников. По-видимому, костная скульптура играет определенную роль в укреплении таких костей. Особенно эффективна в этом отношении, вероятно, грубая гребенчато-ячеистая и ячеистая скульптура, гребни которой могли функционировать в качестве контрфорсов, упрочняющих кость (Орлов, 1950).

8. МИКРОСТРУКТУРА ЗУБОВ

Частая встречаемость зубов¹ рипидистий вызывает к ним интерес с целью использования в стратиграфии. Однако принадлежность изолированных зубов определима в лучшем случае до семейства, и только как исключение, когда зубы имеют специфическую форму (например, *Thysanolepis*, *Homodus*), — до рода. Гораздо большего внимания заслуживают зубы, связанные с остатками челюстных костей, удобные для изучения их гистологического строения — микроструктуры. Особенности последней являются нередко важным диагностическим признаком, таксономическая значимость которого варьирует в разных филетических линиях. Но в ряде случаев в силу параллелизмов, микроструктура зубов теряет ценность даже в качестве признака семейства, давая лишь информацию относительно степени примитивности или специализированности той или иной формы.

Примитивные остеолепиформы типа остеолепидид так же, как целаканты и ониходонты, имеют простые конические зубы, нескладчатые либо складчатые у основания и со свободной пульпарной полостью. Более прогрессивные остеолепиформы отличаются сложно складчатыми зубами. Поскольку складчатый дентин (плицидентин, Schultze, 1970) известен не только среди рипидистий, но и среди древних тетрапод, — это привлекает внимание к таким зубам в связи с проблемой происхождения наземных позвоночных (Bystrow, 1939; Воробьева, 1962; Schultze, 1969).

А.П. Быстровым (Bystrow, 1939) были выделены три типа зубной складчатости рипидистий; полиплокодонтный, зуспенптоероидный и дендродонтный. Первые два из них противопоставлялись третьему и описывались как "ризодонтные" зубы (Воробьева, 1962). На их основе были предложены позже (Schultze, 1969) три более общих типа микроструктуры: полиплокодонтный, зуспендононтный и дендродонтный (рис. 20), из которых два первых типа свойственны остеолепиформам и последний — поролепиформам. Полиплокодонтный тип зубов (рис. 21, А) прослеживается среди остеолепиформов у зуспенптоерид (*Tristichopterus*, *Eusthenopteron*), пандерихтиид (*Panderichthys*, *Obruchevichthys*) и остеолепидид (*Megalichthys*, *Megistolepis*), зуспендононтный — у зуспенптоерид (*Jarvikina*, *Eusthenodon*, *Platycephalichthys* — рис. 21, В), остеолепидид (*Viluichthys* — рис. 21, Б) и ризодонтид.

Первый тип характеризуется свободной пульпарной полостью, простой складчатостью ортодентина с ветвлениями первого и второго порядка и с костными перемычками между складками (znd) в основании зубов. Второй отличается от него заполнением пульпарной полости остеодентином (osd, рис. 21, В) и нередко более сложной складчатостью ортодентина.

Сопоставление зубов отдельных остеолепиформов в различных филетических линиях приводит к мысли, что нескладчатые зубы эволюционно предшествовали полиплокодонтным, из которых, в свою очередь, могли развиваться зуспендононтные.

В деталях полиплокодонтный и зуспендононтный типы варьируют у разных форм и связаны переходами. Например, полиплокодонтные зубы *Eusthenopteron* характеризуются неравномерной ветвистостью складок дентина, причем кость заходит до конца этих складок, как и в зубах зуспендононтного типа (рис. 21, Б). В полиплокодонтных зубах *Panderichthys*, напротив, ветвистость складок равномерно извилос-

¹ Общее описание зубной системы остеолепиформов дается автором в одной из предшествующих работ (Воробьева, 1962).

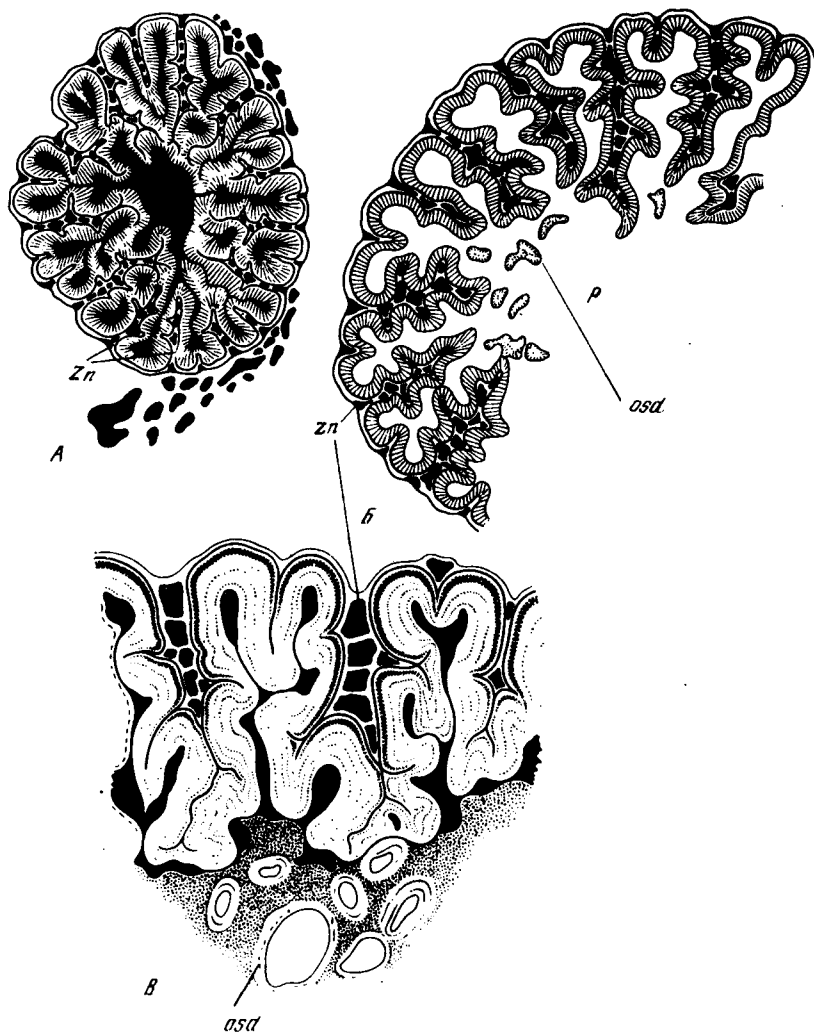


Рис. 21. Типы микроструктуры зубов остеолепиформов:

А – полиплокодонтный (А – *Panderichthys rhombolepis*, малый челюстной зуб, $d = 3,5$ мм); Б, Б' – эустенодонтный тип, Б – *Viluichthys fradkini*, клык, $d = 5$ мм; Б' – *Piatycephalichthys bischoffi*, малый челюстной зуб, $d = 2,5$ мм); А – по Wogoyewa, 1973

тая, а кость заходит сравнительно неглубоко (рис. 21, А). По микроструктуре зубов *Panderichthys* более других известных в этом отношении рипидистий приближается к ихтиостегидам и лабиринтодонтам (Schultze, 1970). Однако упорядоченность ветвистых складок и смыкание друг с другом центральных ветвлений придает его зубам одновременно некоторое сходство с дендродонтными зубами поролепиформов. Резкое противопоставление последних полиплокодонтным и эустенодонтным представляется поэтому мало оправданным¹.

Эволюционные преобразования микроструктуры зубов у поролепиформов и остеолепиформов (Vorobijeva, 1977) по ряду признаков оказываются параллельными. Так, у *Porolepis* зубы отличаются обособленным ростом в пульпарной полости ортодентина и остеодентина, тогда как у голоптихийд они переходят один в другой

¹ У древнейшего поролепиформа – раннедевонского *Powichthys* из Восточной Канады, кроме того, между складками дентина с периферии, как и у остеолепиформов, заходит кость (шлиф этого зуба был любезно показан автору проф. Г.Ессеном (H. Jessen) в Тюбингене (ФРГ) летом 1974 г.

без заметной границы. Подобные же отличия наблюдаются среди остеолепиформов в семействе зуспенотерид между *Jarvikina* и *Platycephalichthys*, а также при сопоставлении молодых и более старых зубов у обеих форм.

Можно предполагать, что при преобразовании простых нескладчатых зубов со свободной пульпарной полостью в сложноскладчатые происходило укрепление зубов, которое достигалось, по-видимому, посредством: 1) усложнения складчатости; 2) появления кости между складками; 3) заполнения пульпарной полости костью и дентином. Эти изменения могли проходить вероятно в известной степени независимо друг от друга и компенсироваться взаимно. У *Porolepis* появление на сравнительно ранних стадиях онтогенеза сложной "перистой" складчатости и заполнение пульпарной полости остеодентином могло способствовать выпадению такой модификации, как появление костных перекладин между складками. Подобно этому, у *Panderichthys* частичное недоразвитие костных перекладин сочеталось с равномерным извилистым ветвлением складок именно в той части зуба, где эти перекладки отсутствуют. Напротив, сложное, но гроздевидное ветвление складок в зубах *Platycephalichthys* сопровождается проникновением кости между всеми основными ответвлениями складок (рис. 21, В).

III. ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ОСТЕОЛЕПИФОРМОВ

I. ПОСТАНОВКА ВОПРОСА

Резкое расхождение во взглядах на эволюцию и филогению основных групп *Crossopterygii* (Воробьева и Обручев, 1964); Воробьева, 1974б; Jarvik, 1942; 1960, 1972; Thomson, 1962, 1968b; Romer, 1966; Andrews, 1973; Worobyewa, 1975b, и др.) объясняется прежде всего недостатком сведений о самых древних представителях этих рыб, затрудняющих восстановление их филогенетических рядов. Отрывочность сведений вынуждает исследователей основывать филогенетические построения на немногих "эталонных" формах, морфологические характеристики которых затем неоправданно распространяются на весь исследуемый таксон. Это нередко приводит к ошибочным представлениям о специфичности и стабильности изучаемого структурного типа и к не всегда верным филогенетическим и эволюционным заключениям. Примером такого подхода явились теоретические обобщения Ярвика (Jarvik, 1942), противопоставившего остеолепиформный и поролепиформный стволы *Rhipidistia* (сближая их одновременно с разными группами рецентных амфибий) первоначально на основе сравнения структур рыла у двух родов этих рыб — *Porolepis* и *Eusthenopteron*. При этом не принималось во внимание, что "эталонный" остеолепиформный род геологически (D_3) значительно моложе поролепиформного ($D_1 - D_2$). Детальные структурные отличия между этими родами были перенесены на всех представителей обоих стволов, в результате чего в характеристики их "структурных типов" наряду с первостепенными особенностями были включены таксономически незначительные признаки, в том числе коррелятивно связанные между собой.

Впоследствии для подтверждения своих взглядов Ярвиком анализировались и другие роды рипидистий и их структуры (Jarvik, 1963, 1966, 1972), однако среди них по-прежнему отсутствовали данные по древним остеолепиформам¹. Сам Ярвик не придает этому обстоятельству особого значения, так как исходит из общих теоретических установок "шведской школы" палеоихтиологов, по которым основные эволюционные стволы и структурные типы позвоночных формировались еще в досилурийское время и в дальнейшей эволюции не претерпевали коренных преобразований (Jarvik, 1960).

Наибольший скепсис к филогенетическим представлениям Ярвика среди палеонтологов был проявлен К. Томсоном (Thomson, 1962, 1964, 1968b), который, ссылаясь на широкий спектр морфологических вариаций в черепе рипидистий (Kulczycki, 1960; Воробьева, 1959, 1962; Thomson, 1962 и др.), пришел к выводу о незначительности структурных различий между поролепиформами и остеолепиформами и выделил три последовательных ступени в эволюции *Rhipidistia*: *Holoptychioidea* (поролепиформы) → *Osteolepidoidea* (остеолепиформы) → *Rhizodontoidea*.

Критикуя методологию работ Ярвика, основывающего родственные связи крупных групп позвоночных (кистеперых рыб и амфибий) на деталях строения отдельных структур у единичных ископаемых и современных форм, Томсон (Thomson, 1965), как и ряд других исследователей (Szarski, 1962; Remane, 1965; Шишкин, 1973), противопоставляет ей "традиционный метод", опирающийся на морфологию всего скелета и дающий поэтому более полную информацию. Подчеркивается при этом, что исследования, основанные на сопоставлении деталей структур у современных амфибий и рипидистий, могут представлять ценность только на фоне общей картины

¹ Описанные Ярвиком (Jarvik, 1942, 1948) среднедевонские остеолепидиды известны в основном только в отношении дермального скелета.

эволюции амфибий. И поскольку в настоящее время нет возможности проследить ряды форм, соединяющие рипидистий с *Urodela* и *Anura*, то и нет оснований для столь детального, как это делает Ярвик, сопоставления структур всех этих групп.

Однако такое противопоставление методов оказывается явно искусственным по ряду причин. Во-первых, метод самого Томсона, используемый для филогенетических выводов в отношении *Crossopterygii*, отличается от "метода Ярвика" лишь немного большим числом сравниваемых форм, которые представляют разрозненные звенья разных ветвей, и материал к тому же имеет далеко неполную сохранность. Этих форм оказывается явно недостаточно для выяснения характера структурных преобразований во времени, и в ряде случаев параллельно приобретенные признаки принимаются Томсоном за унаследованные, а также преувеличивается степень родства между формами с общими примитивными признаками, сохранившимися от весьма отдаленных предков¹. Во-вторых, таксономическая значимость элементов скелета весьма неравноценна и "единичные структуры", анализируемые Ярвиком, в большинстве своем, как показывает опыт изучения остеолепиформов, весьма существенны для решения вопросов филогении. В-третьих, предлагаемое Томсоном сравнение кистеперых рыб (рипидистий) в первую очередь не с рецентными, а с промежуточными (ископаемыми) формами амфибий в отношении рыла практически исключается из-за недоокостенения его у стегоцефалов. Наконец, выбор метода, применяемого в палеонтологии для филогенетических исследований, в основном определяется характером материала (сохранность, полнота остатков и т.д.), которым располагает исследователь. Нельзя не отметить также, что различия между методами филогенетики в конечном счете относительны, поскольку все они основаны на установлении родства форм по степени сходства. Наиболее точные результаты должен был бы давать палеонтологический метод, где филогения строится на прослеживании изменений в геологически последовательных рядах форм. Однако наличие перерывов в палеонтологической летописи резко ограничивает возможности его применения и этот метод в большей или меньшей степени переходит в метод сравнения структурных типов с привлечением дополнительного палеонтологического материала (Татаринов, 1976).

В целом нельзя также не признать, что хотя филогенетические обобщения и теоретические выводы Ярвика представляются спорными, его работы (как и работы его учителя Э. Стеншё) остаются не превзойденными в практике палеонтологии низших позвоночных по тонкости морфологического анализа. Они показали принципиальную возможность сопоставлений на палеонтологическом материале деталей черепа между всеми по существу классами позвоночных. Сама дискуссионность филогенетических обобщений Ярвика сыграла известную положительную роль, поставив ряд конкретных задач и послужив стимулом для исследований в области палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии. Не менее важно и привлечение внимания к теоретическим аспектам филогенетики и связанных с этим вопросов систематики (Kuhn-Schnyder, 1967).

Изученные нами материалы по остеолепиформам, хотя и расширяют представление о филогении и особенностях эволюции *Crossopterygii*, вместе с тем наглядно показывают, что в этих вопросах остается еще много неясного. Трудность решения филогенетических проблем в отношении кистеперых рыб, как любой другой переходной группы позвоночных, усугубляется широким распространением параллелизмов и крайней неравномерностью (мозаичностью) преобразований их структур. Морфологическое сходство между отдельными формами далеко не всегда строго соответствует степени их родства. Признаки могут сближаться у генетически отдаленных и существенно расходиться у близко родственных форм. Одинаковая степень различий по отдельным признакам может в одних случаях иметь видовой, а в других родовой либо даже семейственный ранг (например, особенности строения зубов). В этой связи необходимо прежде всего строго руководствоваться геохронологическим принципом филогенетики. При установлении генетически преемственных рядов

¹ В. Хенниг (Hennig, 1966) называет подобные признаки "синплезиоморфными" и подчеркивает малую эффективность их использования для выявления родственных связей.

форм необходимо, очевидно, использовать максимально доступное число признаков у возможно более разнообразных форм (из разных стратиграфических горизонтов), прослеживая последовательные преобразования структур от геологически древних к поздним формам. Кроме того, безусловно, следует избегать методологически ошибочного формального подхода к оценке признаков, при котором анализируется распределение диагностических признаков в таксонах и ведется их статистический учет, но не оценивается достаточно полно и объективно их весомость (значимость). В подобных случаях в отношении кистеперых рыб, когда каждому признаку придается постоянный таксономический вес (Andrews, 1973), возникает опасность создания крайне искусственной системы и превратных представлений о филогении и эволюции группы.

При выделении таксонов высокого ранга эффективно установление и использование так называемых "организационных" признаков (Руженцев, 1960), которые стабильны у форм с весьма различной экологией. К числу подобных морфологических признаков и особенностей в черепе кистеперых рыб можно, вероятно, отнести: расположение основных нервов и сосудов в голове; положение и особенности строения носовых капсул и передней небной ямы; основные соотношения дермальных костей крыши, небной поверхности этмосфеноида и щеки; характер связей и особенности строения небо-квадратного комплекса; характер дифференциации зубной системы и, в отдельных случаях, детали гистоструктуры зубов и покровных костей. Эти признаки также претерпевают параллельные преобразования с разной скоростью в разных группах. Однако, если чисто адаптивное сходство нередко скрывает истинное родство, то в отношении "организационных" признаков параллелизмы могут служить в известной степени дополнительным критерием последнего: глубина параллельных изменений и их характер в подобных структурах находятся обычно в прямой зависимости от генетической близости форм. При этом различия в деталях параллельного сходства особенно резко проявляются у сходно адаптированных представителей филогенетически разных линий.

Проведенный сравнительно-морфологический анализ остеолепиформов раскрывает значительное многообразие этой группы, демонстрируя последовательные эволюционные преобразования ее "структурного типа" (от примитивных к прогрессивным формам). Подтверждая обособленность двух главных ветвей Rhipidistia, исследованные материалы одновременно доказывают дивергентное развитие этих ветвей от общих предков, усложненное параллельными и неравномерными преобразованиями структур в обеих группах (Воробьева, 1971 в). На разных уровнях эволюции остеолепиформов в их разных генетических линиях прослеживаются черты далеко идущего морфологического сходства с тетраподами — "признаки тетраподности" (Воробьева, 1974а), которые свидетельствуют в известной мере в пользу остеолепиформного происхождения наземных позвоночных и раннего происхождения последних.

2. ПРИМИТИВНЫЕ И ПРОГРЕССИВНЫЕ ОСТЕОЛЕПИФОРМЫ

На пути формирования "структурного типа" черепа среди остеолепиформов можно выделить ряд последовательных эволюционных уровней развития структур нейрокrania, неба, нижней челюсти, palato-quadratum и его связей с черепом. Эти уровни могут достигаться независимо в разных линиях, где им соответствуют определенные состояния покровных костей черепа, структуры зубов и посткраниального скелета. Наиболее отчетливо последовательность этих организационных уровней выражена при сопоставлении примитивных и прогрессивных представителей группы, в особенности внутри отдельных семейств.

Самый ранний из этих уровней, сохраняющий, очевидно, анцестральные признаки рипидистий, прослеживается у среднедевонских остеолепидин типа *Thursius*, где его можно охарактеризовать следующими комплексами признаков (частично свойственными остеолепидам в целом).

Небная поверхность этмоида имеет сравнительно слабо развитую покровную выстилку: небная пластина этмосфеноидного щита узкая, без срединных отростков; сошники короткие, широко раздвинутые, с низкими вертикальными пластинами и

слабо развитыми отростками; парасфеноид едва заходит в этмоидную область, восходящие отростки его низкие (рис. 3, Б).

Отико-окципитальный отдел эндокrania длинный; орбито-темпоральная область этмосфеноида короткая; преназальный и преорбитальный отделы слабо развиты; пинеальное отверстие расположено обычно между орбитами (рис. 2, А).

Носовые капсулы вытянуты вдоль передней стенки этмоида, небольшие и широко раздвинутые; ольфакторные каналы короткие; дерминтермедиальный отросток едва развит и носовая полость слабо дифференцирована.

Передняя небная яма мелкая, расположена в межносковой области, может быть, частично подразделена слабо развитым срединным эндокраниальным выступом; хоаны маленькие (рис. 3, Б).

Связи небо-квадратного комплекса с мозговой коробкой отличаются подвижностью: медиальная этмоидная носит характер упора аутопалатинной части *palatoquadatum* в заднюю стенку этмоида; латеральная этмоидная отсутствует; заглазничная не дифференцирована (рис. 12, Г); ушная — лигаментарная; птеригойдная ветвь комплекса сравнительно короткая, связанная с ней гиомандибула занимает сравнительно поперечное положение.

Нижняя челюсть широкая и низкая, большая часть ее медиальной и вентральной поверхностей и симфиза образованы меккелевой костью; передние нижнечелюстные зубы мелкие; адсимфизная пластинка покрыта шагренью; инфрадентальные фланги развиты умеренно.

Эти комплексы примитивных признаков нередко сочетаются с архаичными особенностями наружного и внутреннего посткраниального скелета: множественный состав костей крыши черепа (рис. 2, А), особенно в роstralной области; удлиненность назальной серии и относительная укороченность париетальных костей; отдельные (за исключением *squamosum* и *praepresculum*) кости щеки (рис. 4, В), подвижно соединенные друг с другом и с крышей черепа; узкие вентрально и широкие латерально инфрадентальные кости нижней челюсти (рис. 15, А); едва намечающаяся складчатость в зубах, имеющих свободную пульпарную полость; ромбические чешуи, покрытые космином; гетероцеркный хвостовой плавник, сближенный с анальным и спинными; короткие мясистые лопасти в парных плавниках. В позвоночнике наиболее примитивное состояние зафиксировано, по-видимому, в средней части туловища среднедевонского *Osteolepis panderi*, где тела позвонков образованы парными серповидными интерцентрами и плевроцентрами (Andrews, Westoll, 1970). Парные невральные дуги здесь занимают интревтертебральное положение и сочленяются каждая с плевроцентрами двух смежных позвонков.

В некоторых отношениях более высокий эволюционный уровень среди остеолепидид демонстрирует *Gyroptychius*, где по сравнению с *Thursius* наблюдается: усиление покровной выстилки неба за счет интенсивного роста небной пластины этмосфеноидного щита, сошников и парасфеноида (рис. 3, Д, 29, А).

Относительное укорочение отико-окципитального отдела (рис. 29, Б) и рост в длину орбито-темпоральной области; удлинение ольфакторных каналов; смещение назад пинеального отверстия; некоторое оттеснение к переднему краю этмоида небной ямы, которая остается однако в межносковой области.

Ограничение подвижности небо-квадратного комплекса за счет усложнения суставной базиптеригойдной связи и замены лигаментарной ушной связи на сочленовную дорсальную (рис. 12, Б; 29, А).

Расширение инфрадентальных флангов на нижней челюсти. Увеличение пары передних нижнечелюстных зубов; появление костных перекладок между складками дентина в зубах.

Носовые капсулы, однако, на этом уровне остаются слабо дифференцированными в связи со слабым развитием дерминтермедиального отростка (рис. 7, Б; 31, А, Б).

У некоторых видов встречается округлая чешуя, а гетероцеркный хвост преобразуется в дифицеркный.

Аналогичные, но более отчетливо по ряду признаков выраженные преобразования прослеживаются среди древних зуспенотерид (*Eusthenopteron*), где они сочетаются с некоторыми существенными изменениями в покрове черепа и в строении посткраниального скелета. Характерными особенностями этого "типично остеолепидного", по Ярвику (Jarvik, 1942), состояния являются:

Вытянутые в длину и сомкнутые по срединному шву сошники с высокими вертикальными пластинами; заходящий глубоко в межносовую область узкий парасфеноид; выстланная почти полностью небными пластинками и сошниками небная яма, расположенная целиком в преназальном отделе (рис. 3, В).

Крупные носовые капсулы, приуроченные к боковому краю этмоида; сложное подразделение носовой полости сильно развитым дерминтермедиальным и подстилающим его интермедиальным отростками (рис. 7, Д); большие хоанные вырезки (рис. 3, В).

Усиливающаяся фиксация небо-квадратного комплекса за счет преобразования суставной медиальной этmoidной связи в синхондрозную, появление добавочной латеральной этmoidной связи и замены лигаментарных верхней заглазничной (супраптеригоидной) и вентральной ушной связей сочленовными, что сопровождается развитием специальных восходящего и "паратемпорального" отростков (рис. 12, А).

Одновременно происходит сокращение числа костей и роstralной области крыши и укорочение носовой серии (рис. 2, Б); полная элиминация космина в дермальном покрове; появление тонкой и округлой чешуи; умеренно удлиняются лопасти грудных плавников; хвост становится трехлопастным (дифицеркным) и усиливается ветвистость сенсорных каналов. Наряду с проявлением прогрессивных особенностей встречаются признаки более примитивного, чем предшествующий уровень, состояния: мелкие передние нижнечелюстные зубы, узкие инфрадентальные фланги. В позвонках сохраняются парные интерцентры и плеврoцентры, но последние сильно редуцируются. Невральные дуги по-прежнему занимают интервертебральное положение.

Более высокий эволюционный уровень зустеноптерид в сочетании с их более поздним геологическим возрастом не доказывает, однако, происхождения этого семейства от гириптихий. Обе группы представляют, по-видимому, самостоятельные линии развития, глубокое и параллельное сходство между которыми свидетельствует лишь об отдаленной общности происхождения. Прямое родство зустеноптерид с гириптихиями исключается наличием у *Gyroptychius pauli* таких признаков специализации, как дорсальная ушная связь и сложный базиптеригоидный сустав. *G. pauli* опережает также древнейших зустеноптерид (*Eusthenopteron foordi*) по степени дифференциации передних нижнечелюстных зубов, развития инфрадентальных флангов, укороченности отико-окципитального отдела и, возможно, по наличию кольцевидных позвонков, фиксируемых, во всяком случае, у некоторых видов *Gyroptychius* (Andrews, Westoll, 1970).

Поздние зустеноптериды (платицефалихтиины) в результате продолжения тех же тенденций развития достигают еще более высокого уровня, для которого характерны:

Сильно развитая дермальная выстилка неба и небной ямы, значительная глубина последней (рис. 44, В); разрастание восходящих отростков парасфеноида по поверхности базиптеригоидных отростков нейрокрания.

Длинная орбито-темпоральная область и короткий отико-окципитальный отдел (рис. 44, А, Г).

Сильно развитые дерминтермедиальный и интермедиальный отростки, которые могут достигать медиальной стенки носовой капсулы, полностью подразделяя ее на верхний и нижний отделы (рис. 7, Г).

Малая подвижность связей небо-квадратного комплекса с нейрокранием; слияние щечных костей в единую пластину.

Усиление дермальной выстилки медиальной и вентральной поверхностей челюсти; появление клыкоподобных зубов на ее переднем конце и на адсимфизной пластинке (рис. 15, В); резкое усложнение складчатости дентинных стенок зубов и заполнение полости пульпы остеодентином (рис. 21, В); локальное появление ячеистой скульптуры на покровных костях. Эти прогрессивные черты сочетаются с весьма примитивными, как, например, ромбической чешуей, указывающей на весьма раннее обособление платицефалихтиин от зустеноптерин.

От основной структурной линии развития остеолепиформов, проходящей через этапы остеолепидин, гириптихийн, зустеноптерин и платицефалихтиин, отделяются многочисленные боковые ответвления, о которых мы пока имеем лишь отрывочные представления. Многие из этих ответвлений характеризуются приобретением различных тетраподных, прежде всего "стегоцефалоподобных" признаков строения.

3. ФИЛОГЕНИЯ ОСТЕОЛЕПИФОРМОВ

Исходной для всех остеолепиформов группой могут быть среднедевонские остеолепидины (рис. 22) типа *Thursius* — мелкие быстроплавающие хищники с коротким торпедообразным телом, отнесенными назад непарными и коротколопастными грудными плавниками и гетероцеркным хвостом, обитавшие в солоноватоводных бассейнах (Воробьева, 1971в, 1977). Род *Thursius* (Jarvik, 1948) прослеживается на территории Шотландии и Прибалтики на протяжении всего среднего девона, и различия между его видами сводятся к деталям пропорций покровных костей крыши и щеки, увеличению у поздних форм размеров тела и чешуи и уменьшению орбит (*Thursius estonicus*).

В среднедевонских отложениях Шотландии *Thursius* встречается нередко совместно с двумя родами остеолепидид — *Osteolepis* и *Gyroptychius* (Jarvik, 1948); древнейший из видов *Osteolepis* (*O. macrolepidota*), по внешнему облику сходен с *Thursius macrolepidota*, от которого, возможно, и происходит. У поздних видов *Osteolepis* отличия от *Thursius* несколько нивелируются, что связано с конвергентными преобразованиями обоих родов. Близок к *Osteolepis*, вероятно, *Shirolepis* gen. nov. из среднедевонских отложений Сибири, выделяющийся интенсивным ветвлением сенсорных каналов головы и закругленной чешуей. Последний род образует, очевидно, единую генетическую линию с раннекарбовым *Greiserolepis* gen. nov., обитавшим в том же регионе и эволюировавшем, вероятно, в сторону высокотелости.

Обособленное положение среди остеолепидид занимает род *Gyroptychius*, выделяемый в самостоятельное подсемейство. Этот род объединяет сравнительно разнообразные и широко распространенные повсеместно формы и характеризуется, по-видимому, ускоренными темпами эволюционных преобразований. Древние представители рода обнаруживают некоторые признаки сродства с *Thursius* в расположении плавников (*Gyroptychius agassizi* — Jarvik, 1948), в строении небной поверхности этмоида (? *G. latvicus* — Воробьева, 1977а) и черепной крыши. Поскольку оба рода появляются в геологической летописи одновременно, то можно полагать, что они дивергировали от общего предка. Развитие рода *Gyroptychius* идет, по-видимому, от пелагических узкоголовых раннеэйфельских видов (*G. agassizi*, ? *G. kiaeri*) (Jarvik, 1948, 1949) к более крупным широкоголовым позднеэйфельским (*G. milleri*, *G. groenlandicus*, ? *G. taylori*, *G. pauli* sp. nov., *G. estonicus* sp. nov.) (Jarvik, 1948, 1950а; Jessen, 1968), приспособившимся к придонно-мелководному обитанию. Поздние виды *Gyroptychius* выделяются развитой дермальной выстилкой небной ямы, дорсальным положением ноздрей, укорочением связей небно-квадратного комплекса с нейрокранием и, по-видимому, более сложным микростроением зубов. Вполне возможно, что когда станут известны всесторонне обособности строения объединяемых в нем форм, этот род окажется сборным.

Вероятно, боковой ветвью гиروطихий является *Megistolepis* (Обручев, 1955) из франа-фамена Сибири, который продолжает в своем развитии некоторые прогрессивные тенденции *Gyroptychius*. По сравнению с последним у *Megistolepis* появляется суставная медиальная этмоидная связь palato-quadratum, удлиняется посторбитальный отдел этмосфеноида, усиливается покровная выстилка неба и увеличивается дерминтермедиальный отросток, усложняется складчатость зубов и т.д. В строении небной поверхности этмосфеноида *Megistolepis* имеется определенное сходство с карбовым шотландским *Megalichthys hiibberti* (Jarvik, 1966) из мегалихтиин, с которым его сближает также относительно длинный орбито-темпоральный отдел черепа и характер микростроения зубов. Это сходство достигалось, скорее всего, в результате параллельного развития обоих родов, поскольку многочисленные сенсорные поры на костях карбового *Megalichthys* и крупные передние зубы на его нижней челюсти (признаки, отсутствующие у фаменского *Megistolepis*) указывают на возможное происхождение от глиптомин подсемейства мегалихтиин (рис. 22), представленного родом *Megalichthys* (= *Ectosteorhachis*, Romer, 1937).

В ряду глиптомин, распространенных в позднем девоне Русской платформы и Шотландии, наблюдается переход от пелагических форм с укороченным телом и гетероцеркным хвостом к более придонным с вытянутым телом, удлиненными лопастями грудных плавников и дифицеркным хвостом. Для франского рода *Latvius*

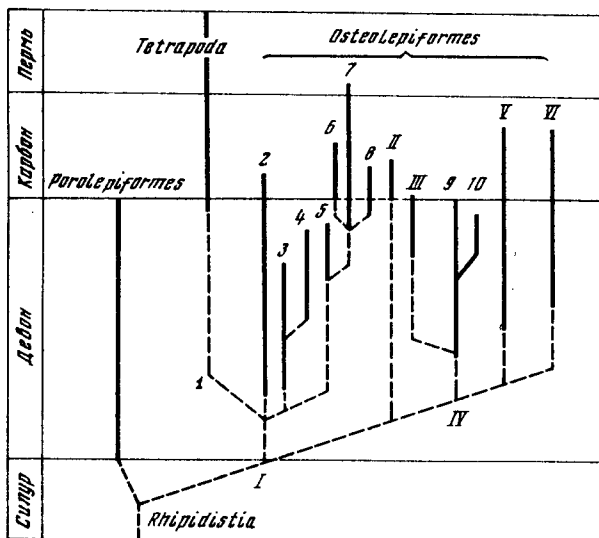


Рис. 22. Схема филогенетических связей остеолепиформных кистеперых:

I – Osteolepididae, II – Lamprotolepididae, III – Panderichthyidae, IV – Eusthenopterae, V – Rhizodopsidae, VI – Rhizodontidae; 1 – протетраподы; 2 – Osteolepidinae; 3 – Gyroptychiinae, 4 – Megistolepidinae, 5 – Gliptopominae, 6 – Viluichthyinae, 7 – Megalichthyinae, 8 – Thysanolepidinae, 9 – Eusthenopterae, 10 – Platycephalichthyinae

(Jarvik, 1948, Jessen, 1966a) характерна также тенденция к увеличению размеров. В фауне этот род сменяют *Megapomus* gen. nov. и *Glyptopomus* (Jarvik, 1950b), отличающиеся более высоким и узким черепом с удлинённой жаберной областью и короткой бранхиостегальной серией. Возможно, что глиптомины ведут начало от остеолепидид типа *Osteolepis macrolepidota*, с которыми их сближают некоторые особенности строения покровного черепа, форма тела и положение плавников (*Latiosauvokerti*).

Неясное положение занимает эндемичный раннекарбонный род *Viluichthys* gen. nov. из Якутии, выделяемый в подсемейство *Viluichthyinae* и характеризующийся особым сочленением *cleithrum* и *clavicula*, овальной чешуей и вероятным отсутствием космина на костях черепа. Возможно, близки к мегалихтиинам.

Своеобразной формой является род *Thysanolepis* gen. nov. из позднедевонских раннекарбонных отложений Якутии, выделяемый в новое подсемейство (*Worobyewa*, 1975b) – тизанолепидины. По форме зубов он сближается с представителями отряда *Onychodontida*. Присутствие самостоятельного непарного озубленного элемента (*intermaxillare*)¹, многорядное расположение сенсорных пор на черепных костях и дифференциация нижнечелюстных зубов сближают *Thysanolepis* с мегалихтиинами, указывая на возможную общность их происхождения. В строении нижней челюсти *Thysanolepis* обнаруживает некоторые признаки сходства с раннекарбонной, по-видимому, придонно-мелководной формой – *Lamprotolepis* gen. nov. из тех же регионов. Однако это сходство (короткое *praemaxillare*, дифференцированные передние зубы, слабо развитая прекоронаидная яма) основано скорее на параллельном развитии.

Род *Lamprotolepis*, несомненно, представляет самостоятельное новое семейство, сочетая далеко идущее сходство с триасовыми лабиринтодонтами в строении черепа с необычной для остеолепиформов и явно архаичной чертой, свойственной поролепиформам – присутствием генерации кожных зубов в дермальном покрове (Ørvig, 1957), которое может указывать на очень древнее происхождение.

Из семейств, полностью утративших косминовый паркет и приобретших плицидентин в зубах, наиболее примитивным являются пандерихтииды, известные с начала позднего девона. Для этих рыб характерно крайне причудливое сочетание архаичных черт (ромбическая чешуя, вероятно, две пары наружных ноздрей; особенности строения нёбной ямы; многочисленные постростральные элементы и т.д.) с прогрессивными (ячеистая скульптура костей; почти лабиринтодонтная складчатость зубов; особенности пропорции крыши, строение нижней челюсти) и с признаками особой специализации (структуры носовой капсулы *Panderichthys* – Воробь-

¹ Подобный, но парный элемент обнаружен у *Megalichthys* (Schultze, 1974).

ева, 1971б). Возможно, что пандерихтииды генетически связаны с гиروطихиинами, для которых также характерен крутой изгиб, нависание рыла над ротовой щелью и вентральное положение ноздрей (Jarvik, 1948), а для поздних форм также присутствие костных перекладин в зубах. Развитие пандерихтиид (по крайней мере, щукоподобного *Panderichthys rhombolepis* – Worobyewa, 1973) шло в сторону приспособления к придонно-затаенному обитанию, на что указывает форма его черепа и положение орбит, смещенных далеко назад и дорсально. В пределах рода *Panderichthys* при переходе к поздним формам отмечается усиление дифференциации зубов на переднем конце нижней челюсти (*P. bystrowi*). В пропорциях крыши *Panderichthys* обнаруживает большое сходство с *Elpistostege*, занимающей по расположению этих костей переходное положение между ним и ихтиостегами и, возможно, принадлежащей также к пандерихтиидам (Worobyewa, 1973).

К числу пандерихтиид на основе характера микроструктуры зубов нами условно отнесен *Obruchevichthys* gen. nov. из франа Русской платформы, известный по фрагментам нижней челюсти, в строении которой он обнаруживает определенное сходство с челюстями триасовых стегоцефалов. Этот род, видимо, является боковой, быстро эволюирующей ветвью остеолепиформов, и сходный с *Panderichthys* тип микроструктуры зубов вполне мог быть приобретен ими независимо.

Зуспенотериды, появляющиеся впервые в среднем девоне (*Tristichopterus* – Jarvik, 1937), образуют, скорее всего, дивергентную с пандерихтиидами линию развития, для которой характерны относительно равномерные морфологические преобразования в сторону "остеолепиформности". По ряду признаков это семейство эволюционно опережало пандерихтиид (округлая форма чешуй, строение нёба, дифференциация носовых капсул), сохраняя вместе с тем черты сходства со среднедевонскими остеолепидинами (форма тела, переднее положение ноздрей и орбит, мелкие нёбные ямы). Генетически последовательный ряд зуспенотерид, помимо *Tristichopterus*, составляют позднедевонские *Eusthenopteron*, *Jarvikina* и *Eusthenodon*.

Наиболее полно известный среди них род *Eusthenopteron* из франа Канады и Прибалтики (Jarvik, 1937; 1942; 1944, и др.) обнаруживает некоторые черты параллельного сходства с гиروطихиинами: дифцицеркный, но трехлопастной хвостовой плавник; наличие ушной, но вентральной связи palato-quadratum. Развитие этого рода шло в направлении усложнения складчатости зубов и некоторого удлинения преназального отдела черепа (*E. saevesoederberghi* – Jarvik, 1937).

Род *Jarvikina*, представленный единственным короткорылым видом – *J. wenjukowi* (Jarvik, 1937; Воробьева, 1960б) из франских отложений Ленинградской обл., по комплексу краниологических особенностей занимает переходное положение между *Eusthenopteron* и *Eusthenodon*, известным (*E. waengsjoei* – Jarvik, 1952) из верхов фамена Восточной Гренландии, сближаясь с последним по микроструктуре зубов. Род *Eusthenodon* представлен крупными, вероятно, придонными формами с очень коротким отико-окципитальным отделом черепа, клыками на переднем конце нижней челюсти, со сложноскладчатым плицидентинном (зуспенодонтный тип микроструктуры зубов) и гребенчатым орнаментом скульптуры покровных костей (паралелизмы с пандерихтиидами).

Род *Platycephalichthys* (Воробьева, 1959, 1962), выделяемый нами в особое подсемейство в составе зуспенотерид и также относившийся, видимо, к придонным хищникам (с нижнечелюстными передними хватательными клыками и сложноскладчатой микроструктурой зубов, уплощенным рылом, широко расставленными носовыми капсулами и маленькими, дорсально расположенными орбитами), прослеживается на территории Русской платформы с франа (*P. rohani*) по фамен (*P. bischoffi* и *P. scuenicus*). Этот род обособился, вероятно, от предковых зуспенотерид, на что указывает, в частности, сохранение ромбической чешуи. В преобразовании структур черепа у *Platycephalichthys* наблюдаются те же тенденции, что и у других прогрессивных остеолепиформов: укорочение otico-occipitale; дифференциация носовых капсул и передних челюстных зубов; усложнение зубного плицидентина; появление ячеистой скульптуры на дермальных костях; усиление ветвистости сейсмо-сенсорных каналов головы.

4. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ЕДИНСТВО И ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ РИПИДИСТЕЙ

Показателем филогенетической близости форм в палеонтологии на макроэволюционном уровне, как известно, является их морфологическое сходство. Морфологически кистеперые рыбы характеризуются присутствием "эмбриональных" черт, наблюдаемых обычно у рецентных позвоночных на сравнительно ранних стадиях их эмбриогенеза, наличием примитивных особенностей, свойственных в той или иной степени и другим группам древних рыб, и признаков "высокой организации", сближающих их с наземными позвоночными.

Если "эмбриональные" черты (подразделение черепа на два блока с длинной предушной областью, сохранение хорды и глубокое внедрение ее в череп вплоть до гипофизарной области) типичны для всех *Crossopterygii* (включая целакантов), то другие две группы признаков могут быть представлены у них в разных сочетаниях в различных филетических линиях. В целом примитивные признаки в большинстве своем присущи древним представителям обоих стволов *Rhipidistia* и могут утрачиваться их поздними формами. Признаки "высокой организации" обычно менее выражены, либо отсутствовали у древних остеолепиформов и приобретались постепенно и независимо в разных их ветвях, в меньшем объеме проявлялись у остеолепидин.

При этом поролепиформы, как и целаканты, отличались консерватизмом строения и сохраняли, вероятно, многие анцестральные черты в своей организации, сочетавшиеся у них с признаками особой специализации, которые могли усиливаться в ходе эволюции (Воробьева, 1974б). К специфическим особенностям поролепиформов можно причислить: симфизную спираль на переднем конце челюсти (вместо клыкоподобных зубов у остеолепиформов), увеличивающуюся у поздних форм; дендродонтную складчатость зубов, усложняющуюся в процессе эволюции; определенный комплект костей отико-окципитального щита (отсутствие *supratemporale*) и особое положение на нем сенсорных каналов; характер контакта костей крыши со щекой; бисериальный архиптеригий в скелете грудного плавника (вместо унисериального по типу пятипалой лапы у остеолепиформов).

Мнение о том, что основные признаки, характеризующие три "структурных типа" кроссоптеригий (поролепиформов, остеолепиформов и целакантов) в равной мере были свойственны геологически ранним и поздним их формам (Jarvik, 1942), в отношении остеолепиформов представляется неоправданным.

Эта группа, во-первых, достаточно разнообразна структурно, и отдельные ее представители, известные на сегодня, явно не укладываются в рамки структурного остеолепиформного типа, охарактеризованного преимущественно на примере позднедевонского *Eusthenopteron foordi* (Jarvik, 1942; 1944; 1963; 1972). Во-вторых, в этой группе отчетливо прослеживаются наряду с прогрессивными линиями развития, где остеолепиформный структурный тип формировался постепенно, также консервативные линии. К числу последних относится древняя группа остеолепидин, вероятно, исходная для остеолепиформов в целом. В этой группе сохраняются многие предковые черты строения и одновременно не выражены либо слабо выражены "типично остеолепиформные" структурные особенности. Древние представители остеолепидной линии, помимо общепризнанных примитивных признаков, присущих обоим стволам рипидистей и некоторым другим древним группам рыб (ромбическая чешуя, сплошной косминовый покров на дермальных костях и чешуях, переднее положение ноздрей; многочисленность костей крыши и щеки и слияние передних костей рыла; сильное развитие меккелевой кости в нижней челюсти; слабая дифференциация озубления; длинный отико-окципитальный отдел; гетероцеркия хвоста и т.п.), сближаются с поролепиформами в целом по ряду признаков, считавшихся специфическими для последних.

Наиболее полно наличие примеси "поролепиформных" либо переходных к ним особенностей в строении этмоидной части черепа выражено у среднедевонской примитивной остеолепидной кроссоптеригии — *Thursius estonicus*. Носовые капсулы у этой формы имели сравнительно небольшие размеры, расположены далеко впереди и вытянуты в основном вдоль передней стенки этмоида. Вследствие этого межносовая область широкая, а преназальный отдел практически отсутствует. Передняя

небная соответственно расположена не в предносовой, а в межносовой области, заходя несколько за уровень заднего края носовых капсул, что придавало ей сходство с интерназальной небной ямой поролепиформов: стенки небной ямы образованы эндокранием, впереди же она подразделена, как и у последних, надвое (хотя и слабо выраженным) срединным эндокраниальным выступом. Сошники, как и у поролепиформов, широко раздвинуты и расположены вплотную к маленьким хоанным вырезкам. Их вертикальные озубленные пластины низкие, короткие, не контактируют между собой, задние отростки не развиты. Парасфеноид впереди не достигал заднего края этмоида. Носовая капсула практически не подразделена в связи со слабым развитием дерминтермедиального отростка по нижнему краю ноздри.

Внезапность появления и специфичность особенностей древнейших поролепиформов (раннедевонских *Porolepis* и *Powichthys*¹), синхронное существование в среднедевонское время наряду с примитивными, "поролепиформноподобными" остеолепидидами в достаточной мере прогрессивных остеолепиформов (*Gyroptychius*, *Tristychopterus*) дают основание полагать, что оба ствола рипидистий генетически близки друг другу и разошлись незадолго до начала девона. При этом самые начальные этапы их дивергентной эволюции проходили ускоренно и неравномерно в разных ветвях.

Наблюдаемый на основе имеющихся материалов общий ход эволюции рипидистий отвечает общему правилу девиации В. Хеннига (Hennig, 1966), согласно которому при расщеплении предковой группы на две "сестринские" линии одна из них остается консервативной (плезиоморфной), другая же (апоморфная) резко отклоняется от предковой. В этом смысле поролепиформный ствол во многих отношениях консервативнее остеолепиформного, а остеолепидная ветвь последнего много консервативнее других известных его ветвей, дивергировавших позднее.

Основная консервативная линия остеолепиформов — остеолепидины — прослеживаются по крайней мере до карбона и диапазон морфологических преобразований на протяжении их существования (средний девон — карбон) невелик, а различия между близкими видами и родами подчас сводятся к небольшим изменениям в пропорциях крыши черепа и щеки (достаточно сравнить, например, среднедевонского *Shirolepis* и раннекарбонового *Greiserolepis* из Сибири). Вместе с тем в отдельных ветвях остеолепидидной линии примитивные черты могли сочетаться с единичными признаками "высокой организации", носящими нередко выраженный адаптивный характер, например, клыки на переднем конце нижней челюсти у позднедевонского *Megadonichthys* (Воробьева, 1977б) и преобразованные по прогрессивно-остеолепиформному типу сошники у *Megistolepis*.

Типично остеолепиформные признаки в строении рыла, детально описанные Ярвиком (Jarvik, 1942), выражены в этом отряде далеко не в полном объеме у разных геологически поздних представителей. Многие из этих особенностей, например, крупные, сближенные носовые капсулы со сложными стенками, большие хоанные вырезки, развитые сошники, длинный парасфеноид — формируются лишь к позднему девону и преимущественно в боковых прогрессивных ветвях остеолепиформов, в частности в семействе Eusthenopteridae. Однако и у них (даже среди близкородственных форм — *Eusthenopteron*, *Platycephalichthys*) наблюдаются отклонения от "остеолепиформного стандарта".

В остеолепидидной линии формирование остеолепиформных структур протекает крайне медленно и постепенно, не достигая, вероятно, эустеноптериоидного состояния. Встречаются вместе с тем формы типа *Panderichthys*, у которых настолько сложно скомбинированы признаки древней и поздней организации, что их трудно интерпретировать с точки зрения "остеолепиформности" и "поролепиформности".

Подводя итоги, можно заключить, что "остеолепиформный" тип этмоида формировался в эволюции этого ствола (отряда) постепенно, на базе более древних, во многом "поролепиформноподобных" особенностей. На фоне общего дивергентного развития обоих стволов рипидистий в их разных филетических линиях четко выделяются параллельные преобразования структур: увеличение размеров тела;

¹ У *Powichthys*, однако, в составе отико-окципитального щита, как и у остеолепиформов, различается *supratemporale* (Jessen, 1975).

частичная или полная элиминация космина на покровных костях и чешуе; преобразование ромбических чешуй в округлые и их утоньшение; замена цикломориевого роста чешуй и зубов синхромориевым; усложнение складчатости зубов; дифференциация зубов на переднем конце челюстей; углубление небной и уменьшение прекогноидной ямы; сокращение числа покровных костей в черепе; усиление в грудных плавниках мясистой лопасти; преобразование гетероцеркного хвостового плавника в дифицеркный; появление кольцевидных тел позвонков; усложнение сейсмо-сенсорной системы. Некоторые из этих преобразований характерны и для других групп рыб (дипнои, лучеперые). Другие, например, усложнение складчатости зубов, дифференциация нижнечелюстных зубов, углубление небной и уменьшение прекогноидной ямы — более специфичны для рипидистий.

Отмеченные преобразования проявляются в разных ветвях рипидистий примерно в одно и то же время, но масштабы и темпы их варьируют. О темпах эволюции здесь приходится судить косвенно, на основе учета интервала морфологических изменений в филетических ветвях за определенный отрезок геологической истории. Известное представление дает также объем адаптивной радиации, оцениваемой по числу таксонов, появившихся в разные периоды.

Сравнение масштабов морфологических преобразований в отдельных линиях остеолепиформов указывает на их значительную неравномерность. При этом намечаются периоды ускоренного и замедленного формообразования, сменявшие друг друга. Эти преобразования в среднем девоне (исключая самый конец эпохи) обычно ограничивались диапазоном видового ранга. В конце среднего — начале позднего девона, а также на рубеже позднего девона и карбона наблюдается ускорение формообразования, сопровождавшееся появлением новых родов и семейств. Наиболее ускоренные темпы развития характерны, по-видимому, для ветвей придонных остеолепиформов, переходивших к жизни на мелководье. В этом отношении показательны гируптихины, платицефалихтиины и пандерихтииды.

Неравномерность структурных преобразований у остеолепиформов наглядно иллюстрирует принцип мозаичной эволюции (de Beer, 1954), называемой также правилом Д.Ватсона (Gross, 1956). Отставание либо опережение в развитии подчас немногих структурных особенностей выступало в качестве механизма, обеспечивавшего значительное (морфологическое) разнообразие остеолепиформов даже в филетически близких ветвях. Примером могут служить передние клыкоподобные (хватательные) зубы нижней челюсти, которые появлялись на протяжении всей истории остеолепиформов неоднократно в разных линиях, но могли отсутствовать или значительно варьировать у близкородственных и геологически одновозрастных представителей по степени развития и по положению относительно общего зубного ряда (например, среди эустеноптерид).

В некоторых случаях сохранение примитивных признаков у представителей прогрессивных ветвей могло быть связано с фетализацией (отрицательной анаболией), явлением, по-видимому, широко распространенным в эволюции позвоночных и обеспечивающим их значительное разнообразие. Фетализацией, вероятно, объясняется сохранение эндокраниальной выстилки и срединного выступа в передней небной яме у *Panderichthys stolbovi*, поскольку у геологически более древнего *Panderichthys rhombolepis* этот гребень отсутствует и дермальная выстилка небной ямы более развита (Worobyewa, 1973).

В остеолепиформном стволе довольно отчетливо выражена общая направленность развития в отдельных ветвях (например, эустеноптериды, ризодонтиды, остеолепидиды). Эта направленность проявляется как в последовательном преобразовании комплекса примитивных признаков (параллельного поролепиформному стволу), так и в приобретении типично остеолепиформных и прогрессивно-тетраподных особенностей строения. Подобные факты при изучении других групп используются для обоснования ортогенетических концепций развития органического мира. Однако многочисленность отступлений, то есть присутствие примитивных черт организации в разных ветвях и общий дивергентный характер развития, не позволяют рассматривать ход эволюции рипидистий как строго ортогенетический.

Определенная направленность филумов дарвинистически в общей форме объясняется ортоселекцией (отбором в определенном направлении на протяжении миллионов лет), в данном случае — в направлении: 1) пелагического хищника; 2) донного

глубоководного и 3) донного мелководного, "стегоцефалоподобного". Неопределенный характер и исторически сложившаяся организация (неустранимость прошлого) изменчивости обуславливают наличие определенных отличий в характере одинаковых приспособлений у представителей различных ветвей. Все это не позволяет рассматривать ортоселекцию ни как чисто автогенетический, ни как чисто эктогенетический процесс. При автогенезе все члены каждого филума образовывали бы непрерывный ряд без отклонений. При эктогенезе конечные представители разных филумов, адаптирующиеся к одинаковому образу жизни, были бы в идеале идентичными. Между тем неоднократно отмечено сходство на разных эволюционных уровнях остеолепиформов морфологически сходных ветвей, структуры которых лишь отчасти повторяли друг друга, придает их эволюции явные признаки спирального развития. Особенно показательны в этом отношении параллельно развивавшиеся ветви придонных хищников-засадчиков и "стегоцефалоподобных" рипидистий, приспособившихся к обитанию на мелководье, которые воспроизводят прототипы либо древних первичноводных амфибий типа ихтиостегид, либо поздних триасовых вторичноводных стегоцефалов и дают новое освещение проблеме происхождения наземных позвоночных.

5. СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ТЕТРАПОД

Теория происхождения наземных позвоночных от двоякодышащих рыб, широко распространенная в прошлом веке и энергично отстаиваемая Э.Геккелем, теперь полностью дискредитирована (Lehman, 1956). Серьезный удар по ней нанесли данные о наличии у древнейших амфибий (стегоцефалов) сплошной дермальной крыши черепа и вторичных челюстей. К концу XIX в. Е.Коп (Cope, 1892), а вслед за ним Г.Баур (Baur, 1896) пришли к выводу о происхождении амфибий от кистеперых рыб группы рипидистий, хотя еще долгое время отдельные авторы выступали с идеей происхождения если не всех, то во всяком случае хвостатых амфибий (Urodela) от дипной (Holmgren, 1939, 1949). После работ Е.Эллиса (Allis, 1919) и особенно Э.Ярвика (Jarvik, 1942), показавших, что двоякодышащие выделяются не только своеобразной специализацией, но и отсутствием настоящих хоан, теория происхождения наземных позвоночных от рипидистий получила всеобщее признание.

Тем не менее эта проблема может считаться решенной лишь в самой общей форме (Воробьева, 19766). Наличие существенных пробелов в палеонтологической летописи между рыбными и тетраподными ветвями оставляет простор для всевозможных умозрительных построений относительно путей и времени выхода позвоночных на сушу. Это и является одной из основных причин дискуссии между сторонниками монофилетических и полифилетических взглядов на происхождение четвероногих (Воробьева, 1966). Поводом к дискуссии послужила гипотеза дифилетического происхождения тетрапод (Jarvik, 1942), которая в известной мере основывалась на подразделении амфибий на апсидоспондильных и лепоспондильных (Gadow, 1933) и на неоднократных попытках ряда предшествующих исследователей доказать особое происхождение Urodela не от кистеперых, а от дипной.

Позднее, в работах Ярвика (Jarvik, 1960, 1964, 1968) гипотеза дифилии перерастает в теорию полифилетического развития наземных позвоночных. Полагая, что основные структурные изменения в эволюции позвоночных совершались задолго до силура, в период становления их основных стволов, которых насчитывается до 12 (включая сюда два известных ствола рипидистий: поролепиформов и остеолепиформов), Ярвик выводит всех тетрапод, исключая Urodela и, возможно, Aroda, несколькими независимыми корнями от остеолепиформных кистеперых рыб. Один из таких корней дал, по его мнению, начало типичным лабиринтодонтам, другой — современным бесхвостым амфибиям, третий — зверообразным пресмыкающимся и млекопитающим и т.д. Urodela являются непосредственными потомками поролепиформов, происхождение же Aroda остается проблематичным. Выход позвоночных на сушу, согласно этой теории, совершался многократно и даже типичные лабиринтодонты развивались несколькими самостоятельными стволами. Морфологическая подготовленность для такого выхода была обеспечена всей организацией кистеперых еще в додевонское время, когда сформировались оба ствола рипидистий и пе-

реход к наземной жизни (становление тетрапод) не сопровождался, таким образом, сколько-нибудь существенными преобразованиями в строении этих групп.

Дальнейшее подтверждение своим взглядам, помимо структур рыльной области, Ярвик находит в данных по морфологии гиобранхиальной области кистеперых и подъязычного аппарата и языка тетрапод (Jarvik, 1963), в строении слуховой косточки зверообразных пресмыкающихся (Jarvik, 1960), в особенностях онтогенетического развития скелета парных конечностей *Urodela* (Jarvik, 1965) и в топографических соотношениях дермальных костей крыши черепа у различных тетрапод (Jarvik, 1967).

Критические замечания по поводу различных аспектов воззрений Ярвика касаются в основном интерпретации различных структур рыла у рипидистий (Kulczycki, 1960; Thomson, 1962–1964, 1968b; Воробьева, 1966, 1971b), проблемы родственных связей между хвостатыми и бесхвостыми амфибиями (Шмальгаузен, 1964; Шишкин, 1970; Медведева, 1975; Лебедкина, 1975; Eaton, 1959; Szarski, 1962; Parsons, Williams, 1963; Reig, 1964; Cox, 1967; Romer, 1966, 1968) и, наконец, общих теоретических положений Ярвика (Шмальгаузен, 1959, 1964; Матвеев, 1968; Gross, 1965; Remane, 1965; Thomson, 1965, 1967b, 1968) и др.

Подводя итоги палеонтологическим исследованиям в области изучения рипидистий, К. Томсон (Thomson, 1964c) приходит к выводу, что широкий спектр структурных вариаций в рыле рипидистий (Kulczycki, 1960; Воробьева, 1959, 1962; Thomson, 1962, и др.) сглаживает выдвигавшиеся Ярвиком (Jarvik, 1942) резкие различия между остеолепиформами и поролепиформами, свидетельствуя о существовании переходных форм, и это в значительной степени подрывает базис теории дифилетического происхождения тетрапод. Для решения проблемы происхождения наземных позвоночных Томсон рекомендует комплексные филогенетические исследования, которые должны проводиться в следующей последовательности: выявление родства между отдельными группами рипидистий; выяснение генетических связей между рипидистиями и наиболее близко стоящими к ним стегоцефалами, и, наконец, между ископаемыми и современными тетраподами.

Вряд ли, однако, может идти речь о какой-то очередности и преимуществах одной из перечисленных задач перед другими. Новые находки и открытия в любом из перечисленных направлений могут повлиять на ход исследований в смежных областях. Кроме того, требуемое Томсоном сравнение кистеперых рыб не с рецентными амфибиями, а с промежуточными их формами вряд ли вообще возможно в отношении этмоидной части черепа из-за ее недоокостенения у стегоцефалов.

Наиболее объективный и полный критический обзор теории Ярвика был дан И.И. Шмальгаузен (1959, 1964), защищающим идею монофилетического происхождения тетрапод от единой группы кистеперых. Опираясь на многолетние исследования онтогенеза современных амфибий, Шмальгаузен (1964, с. 260) приходит к заключению, что: "Все выводы о полифилетическом происхождении наземных позвоночных основываются на переоценке некоторых, обычно весьма немногих, признаков специализации ... При учете всей организации ... ясно выявляется картина дивергенции, т.е. адаптивной радиации форм наземных позвоночных уже на самых ранних этапах их эволюции". В качестве основного довода против полифилии тетрапод Шмальгаузен выдвигается большое сходство у разных форм в органах, подвергшихся коренной перестройке либо возникших заново при переходе от рыб к тетраподам (парные конечности, органы кожного и легочного дыхания, аппарат захвата и заглатывания пищи, аппарат звукопередачи, яacobнов орган, слезно-носовой проток), которые "не могли приобрести такое сходство у разных наземных позвоночных, если бы они имели независимое происхождение от разных предковых форм, не имевших еще этих органов ... Хвостатые амфибии не представляют в этом отношении исключения. Они обособились и специализировались, однако, чрезвычайно рано, еще в течение карбона, а затем сохранили почти неизменной свою относительно примитивную организацию" (с. 261).

Сравнительно-эмбриологические исследования современных амфибий были продолжены учениками Шмальгаузена. В целом они подтверждают примитивизм и особую специализацию *Urodela*, выявляя признаки большого морфологического сходст-

ва с рипидистными кистеперыми, и в частности с остеолепиформами, особенно с их древнейшими представителями (Медведева, 1964, 1975; Регель, 1968; Лебедева, 1964, 1975; и др.). При этом показано, в частности, что различия между хвостатыми и бесхвостыми амфибиями в строении жаберного и гиобранхиального аппарата явно обусловлены особой адаптацией личинок *Anura*, проходивших, по-видимому, в эволюции этих органов более примитивную стадию *Urodela* (Сверцов, 1968).

Все эти работы существенно углубляют представления о направлении и масштабах структурной эволюции при переходе от рыб к амфибиям, однако изучение современных амфибий дает лишь обобщенные указания о строении их предковых форм, которыми в свете этих исследований могли быть, по сути дела, любые остеолепиформные, а может быть, еще не известные общие предковые формы рипидистий. Более конкретное решение проблемы происхождения наземных позвоночных требует, очевидно, изучения новых палеонтологических материалов и синтеза палеонтологических, эмбриологических и сравнительно-анатомических исследований под единым углом зрения и на однотипном материале. Недостаточность изучения одного неонтологического материала наглядно демонстрирует опубликованная за последние годы серия работ, доказывающих тесное генетическое родство между всеми современными амфибиями (Parsons, Williams, 1963; Cox, 1967) или, во всяком случае, между хвостатыми и бесхвостыми (Eaton, 1959; Reig, 1964). В этих работах заключения делаются на основе внешне убедительного, но явно формального учета признаков сходства сопоставляемых таксонов¹. Показательно, что ни в одной из этих работ не приводится сколько-нибудь убедительных указаний на прямых предков "лиссамфибий", сама же идея тесного родства между *Anura* и *Urodela* решительно отвергается не только Ярвиком, но и сторонниками монофилетического происхождения позвоночных (Шмальгаузен, 1964; Шишкин, 1970).

Несмотря на очевидную спорность, а подчас и явную сомнительность филогенетических обобщений Ярвика, достаточно убедительного опровержения они пока не получили. Один и тот же фактор — отсутствие достаточно полных рядов переходных форм, связующих ископаемых рипидистий с какой-либо группой современных тетрапод, — делает уязвимыми как построения Ярвика, так и выводы его оппонентов.

Круг нерешенных вопросов, связанных с проблемой происхождения наземных позвоночных остается весьма широким. Различные авторы до сих пор придерживаются разных мнений о степени подготовленности организации рипидистий к выходу на сушу и времени, в какое эта подготовленность была достигнута, в масштабе связанных с этим преобразований в организации этих рыб и, наконец, в вопросе об образе жизни первых тетрапод — были ли они водными или уже наземными позвоночными.

Эти аспекты проблемы переходят в целый ряд других: в какой последовательности появляются тетраподные черты у кистеперых рыб и как они развиваются; в какой мере тетраподные признаки выражены у геологически разновозрастных форм; каким образом они сочетаются с чисто рыбными признаками; где проходила грань между рипидистиями и тетраподами, возможно ли ее выявление на палеонтологическом материале; каковы в целом морфологические и экологические основы превращения рыб в наземных позвоночных; число и облик предковых форм тетрапод, когда и как (моно- или полифилетически) происходило их превращение в последних.

Новые материалы по остеолепиформным рипидистиям позволили, как нам кажется, внести известный вклад в решение некоторых из перечисленных вопросов.

¹ Особую известность получило исследование Т. Парсона и Е. Вильямса (Parsons, Williams, 1963), в котором в качестве одного из основных аргументов в пользу генетического родства между всеми рецентными амфибиями выдвигается "педицеллярное" строение их зубов, подразделенных неокостеневающей коллагеновой зоной на основание и коронку.

6. ОСНОВНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ОРГАНИЗАЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ ПРИ ПЕРЕХОДЕ К НАЗЕМНОЙ ЖИЗНИ

Палеонтологические находки последних десятилетий в значительной мере заполнили структурный разрыв между рыбами и амфибиями, признававшийся ранее (Шмальгаузен, 1947). Выявилось столь далеко идущее сходство между рипидистиями и тетраподами, при котором "границы между ними казались бы стираются" (Шмальгаузен, 1964, с. 248). К числу таких признаков, роднящих рипидистий и древних амфибий, относят: общий план строения черепа, осевого скелета, скелета парных конечностей и плечевого пояса, строение зубов, сейсмо-сенсорной системы, мозга, присутствие легких и хоан. Ярвик (Jarvik, 1955, 1965, и др.) утверждает, что это сходство с тетраподами распространяется в равной мере на всех рипидистий¹. Шмальгаузен (1964), напротив полагает, что сходство с тетраподами было выражено в разной степени у отдельных форм этих рыб и формирование у рипидистий некоторых чисто тетраподных структур, реконструированных Ярвиком (якобсонов орган, слезно-носовой проток, язык), происходило постепенно, завершаясь на уровне тетрапод. Подчеркивая коренную перестройку в органах движения, дыхания, звукопередачи и зрения, Шмальгаузен (1957) отмечает также, что переход позвоночных к наземному существованию был "несомненно, длительным и сложным процессом".

В той или иной форме мнение о подготовленности организации рипидистий к освоению наземной среды разделяется сейчас большинством специалистов (Schaefer, 1965, 1969; Thomson, 1965, 1967b; Воробьева, 1971b, 1976a, б; Olson, 1971). В этом убеждает очевидная преемственность многих структур рипидистий с тетраподными, глубокое сходство некоторых рипидистий со стегоцефалами и далеко идущий параллелизм в развитии ряда структур у рипидистий и тетрапод.

Возникает, естественно, вопрос, каковы же были те единичные или более многочисленные преобразования, которые определили превращение рипидистий в амфибий. Выявление этих преобразований может быть достигнуто в результате детального сопоставления структур древних амфибий и рипидистий, хотя в отношении "мягких" органов во многом приходится судить на основании косвенных данных или сравнения современных амфибий с ныне живущими рыбами. Само собой подразумевается, что морфологические изменения сопровождались определенными преобразованиями в физиологии и экологии.

С переходом к тетраподам происходит утрата внутренних жабер, сопровождающаяся редукцией дорсальных отделов жаберных дуг в оперкуло-бранхиостегальной серии. Вентральные отделы жаберных дуг превращаются в подъязычный аппарат, развивается язык тетраподного типа, снабженный собственной мускулатурой. Голова приобретает большую подвижность, что связано с потерей соединения костей плечевого пояса с крышей черепа, редукцией интракраниальной части хорды и формированием затылочного мышечка. С переходом к наземной жизни усиленно развиваются легкие и кожное дыхание. Вентиляция легких обеспечивается у амфибий действием рото-глоточных мышц, использовавшихся у рипидистий для жаберного дыхания (Шмальгаузен, 1955, 1957, 1964). С усилением кожного дыхания обычно сопоставляют редукцию чешуйного покрова (Сох, 1967), хотя по крайней мере среди костистых рыб такая зависимость подтверждается далеко не всегда (Строганов, 1964). В черепе происходит срастание обоих отделов мозговой коробки, парасфеноид разрастается далеко назад в ушную область и механически скрепляет оба черепных блока; такое разрастание парасфеноида обеспечивалось, возможно, включением в его состав также зубных пластинок гиоидной дуги (Jarvik, 1954). Заметно меняются общие пропорции черепа, что выражается в значительном удлинении этмосфеноида и относительном укорочении отико-окципитального отдела черепа и каудальным смещением орбит, а также иногда ноздрей. Удлинение этмосфеноида может способствовать более прочной фиксации на нем небно-челюстного аппарата; этой же цели служит развитие обособленного ушного отростка palato-quadratum, непосредственно соединяющего небно-челюстной аппарат с отико-окципитальным

¹ Имеется в виду сходство внутри каждого из стволов рипидистий с соответствующими группами тетрапод.

отделом черепа. Упрочение связей нёбно-челюстного аппарата с мозговой коробкой освобождает гиомандибулу от функции подвеска, создавая предпосылки для ее преобразования в слуховую косточку (Eaton, 1939). Это сопровождается преобразованием *m. levator hyoidei* в тетраподный *m. depressor mandibulae*, замещающий функционально вентральные открыватели рта рыбьего типа. Спиракулярная вырезка видоизменяется в ушную, поддерживающую барабанную перепонку, что сопровождается окончательным превращением гиомандибулы в слуховую косточку. Ребра становятся явственно двухголовчатыми (развиваются диапофизы), тазовый пояс расширяется дорсально и непосредственно соединяется с осевым скелетом (крестцовым ребром), а построенные по типу унисериального архиптеригия плавники образуются в пятипалые конечности рычажного типа. Хвостовой плавник и его скелет редуцируются.

Этот отнюдь не полный перечень создает на первый взгляд впечатление о комплексной перестройке всей организации рипидистий, связанной с переходом к наземной жизни и возникновению амфибий. Однако многие из перечисленных признаков сформировались уже у кистеперых рыб, а другие не были еще приобретены древнейшими амфибиями — стегоцефалами. Т. Итон (Eaton, 1960) предлагает в этой связи различать среди тетраподных признаков чисто амфибийные (присущие первичноводным четвероногим) и приспособления к наземной жизни, из которых первые филогенетически предшествовали вторым. Но он не указывает, однако, в какой мере "амфибийные" особенности могли быть свойственны уже рипидистиям.

Остановимся на этом вопросе подробнее. Отметим прежде всего, что легкие имеют несомненно древнее происхождение и приобретены, вероятно, отдаленными предками рипидистий. Положение наружных ноздрей у ихтиостег, смещенных к краю рта (Jarvik, 1952), указывает на то, что эти животные, как и современные *Dipnoi*, дышали через рот: носовой проход и хоаны стали использоваться для воздушного дыхания лишь на более поздних этапах эволюции тетрапод. Результаты исследований Ярвика (Jarvik, 1963), частично подтверждаемые нашими данными, указывают на возможность формирования зачаточного языка ("протетраподного" типа) с железистым полем и собственной мускулатурой (*m. hyoglossus*) еще на уровне рипидистий. Затылочный мышцелок явно формируется на амфибийном уровне, причем у наиболее примитивных тетрапод (ихтиостеги, *Hesperoherpeton*) интракраниальная часть хорды не редуцирована¹ и сохраняется подразделение мозговой коробки на два блока, подвижно сочленяющихся друг с другом (*Hesperoherpeton*). Связь тазового пояса с крестцом устанавливалась у эмболомеров и у рахитомных лабиринтодонтов, по-видимому, вполне самостоятельно (Romer, 1947). Уже у некоторых среднедевонских остеолепидид (*Gyroptychius*) на *palato-quadratum* формировался ушной отросток тетраподного типа и гиомандибула частично высвобождалась от связи с челюстным комплексом и от функции подвеска. У некоторых рипидистий нижняя челюсть снабжена ретроартикулярным отростком, соединяющимся с гиомандибулой (возможно, посредством *stylohyale*), что создает предпосылки для превращения *m. levator hyoidei* в *m. depressor mandibule*. У ихтиостег сохраняются рудименты жаберной крышки (*praeperculum*) и довольно хорошо развит хвостовой плавник с внутренним скелетом рыбьего типа. Крайне сложна картина эволюции среднего уха, поскольку ушная вырезка имеется только у апсидоспондильных амфибий и отсутствует у лепоспондильных, причем у современных представителей этой группы (*Urodela* и *Apoda*) барабанная перепонка отсутствует. Если учесть к тому же, что слуховая косточка у аберрантного позднекарбонового *Hesperoherpeton*, по-видимому, очень рано ответвившегося от основного ствола тетрапод (Eaton, Stewart, 1960), построена по типу гиомандибулы и даже сохраняет, возможно, оперкулярный отросток, то есть основания полагать, что и барабанная перепонка могла приобретаться позвоночными только на амфибийном уровне эволюции. Некоторые исследователи допускают, что барабанная перепонка формировалась независимо по крайней мере в двух линиях тетрапод — апсидоспондильных земноводных и завропсидных рептилий, с одной стороны, и у теропсидных рептилий — с другой

¹ Отсутствие шеи и глубокое вхождение хорды в мозговую коробку обуславливало у этих форм чисто рыбный способ схватывания добычи с "нацеливанием" на нее всем телом.

(Watson, 1951; Татаринов, 1976). В принципе полость среднего уха у различных тетрапод могла развиться за счет различных дивертикулов спиракулярного мешка рипидистий. У предков тетрапод этот мешок имел, вероятно, хорошо развитый дорсальный и умеренно развитый вентральный дивертикулы (Jarvik, 1954, 1963). У лабиринтодонтов и *Anura* барабанная перепонка формируется в области дорсального и из них, причем у завропсидных рептилий она, по-видимому, вторично смещается несколько вниз вдоль заднего края *quadratum* (Шишкин, 1973). У млекопитающих барабанная перепонка поддерживается *angulare*, что указывает на ее возможное образование у теропсидных рептилий у заднего угла нижней челюсти, в области вентрального дивертикула спиракулярного мешка рипидистий (Татаринов, 1976).

Приведенные факты показывают, что различные особенности из комплекса, на первый взгляд, отличающего рыб от амфибий, появлялись не одновременно и весьма постепенно. Часть из них приобреталась еще рипидистиями, другие — стегоцефалами и более поздними тетраподами. Из всех разбиравшихся признаков наиболее специфичны, по-видимому, утрата внутренних жабер и формирование пятипалых конечностей. Сохранность ископаемого материала не позволяет прийти к определенному заключению относительно времени исчезновения внутренних жабер, однако почти полная редукция жаберной крышки у ихтиостег указывает на вероятно завершившуюся редукцию у них этих рыбьих органов дыхания. Вместе с тем наличие хорошо выраженного оперкулярного отростка на слуховой косточке (гиомандибуле) гесперогерпетона указывает на возможное сохранение у этой формы как жаберной крышки, так и внутренних жабер.

Еще сложнее обстоит дело с пятипалой конечностью, являющейся наиболее специфическим приобретением амфибий. Удивительное сходство в расчленении кисти и стопы у древних тетрапод свидетельствует в пользу завершения процессов формирования этой конечности уже у первых наземных позвоночных. Однако своеобразие строения передней лапы у гесперогерпетона указывает на возможность отвлечения его от предков, еще сохранивших в строении парных конечностей некоторые рыбьи черты. Нельзя полностью исключать также возможность параллельных преобразований на более поздних этапах формирования "типичной" пятипалой конечности, которое могло завершаться независимо в различных группах древних амфибий, например, у апсидоспондильных и лепоспондильных. На принципиальную возможность такого параллелизма косвенно указывает факт формирования практически идентично расчлененных передней и задней тетраподных конечностей из сильно различающихся грудного и брюшного плавников рипидистий (Jarvik, 1965). Во всяком случае присутствие на преаксиальном крае кисти и стопы дополнительного ряда центральных косточек, повышающих гибкость преаксиального края лапки, может объясняться особенностями механизма передвижения на широко расставленных конечностях (Татаринов, 1976).

Можно ли из комплекса изменений, приведших к появлению тетрапод, выделить одно, сыгравшее решающую роль в этом процессе? М.А. Мензбир (1930), например, склонен был считать таковым способность к воздушному дыханию. Однако, как уже отмечалось, органы воздушного дыхания (легкие) могли быть приобретены отдаленными предками рипидистий и сами по себе еще не приводили к превращению рыб в тетрапод (например, легкие у дипной). Неравномерность появления тетраподных признаков, из которых многие проявляются у самых различных рипидистий, а весь комплекс определенно формируется уже на амфибийном эволюционном уровне, заставляет с большим скепсисом относиться к подобным упрощенным решениям вопроса.

Не составляет в этом отношении исключения и пятипалая конечность. Переход рипидистий к ползанию по дну водоемов или даже на берегу в принципе был возможен и на базе обычных для рыб парных плавников, построенных по типу унисериального или даже бисериального архиптеригия. Очевидно, ползающей формой был, в частности, *Sauripterus*, у которого на вентральном крае плавника отмечаются следы стертости лепидотрихий (Howell, 1935). Вместе с тем наиболее приближающийся по строению к пятипалой лапе плавник *Eusthenopteron* (Jarvik, 1964), судя по всему, не использовался для передвижения по субстрату (Gregory, Raven, 1941), а принадлежал типичной кистеперой, далекой от тетраподных предков (Воробьева,

1976б). Таким образом, способность рипидистий к выползанию на сушу вряд ли зависела от степени сходства их плавников с пятипалой лапой. Базой для формирования рычажной конечности наземного типа в принципе могли служить различно построенные плавники разных рипидистий. Пятипалая конечность сформировалась у предков тетрапод, успех приспособления которых к условиям наземной жизни зависел не столько от особенного устройства их парных конечностей, сколько от сложного взаимодействия целого ряда факторов, в том числе экологических.

7. НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ТЕТРАПОДНЫХ ПРИЗНАКОВ У РИПИДИСТИЙ

Превращение рипидистий в амфибий сопровождалось редукцией и исчезновением одних структур (лепидотрихии, чешуя, косминовый покров на дермальных костях, сокращение числа костей крыши черепа) и нарушением (дезинтеграцией) развития других (недоразвитие короноидных клыков, поверхностное залегание сенсорной системы в открытых костных желобках). Большую роль в этих изменениях играли, по-видимому, процессы фетализации (отрицательной анаболии – Северцов, 1939). Но особый интерес, естественно, вызывает формирование у предков тетрапод качественно новых, тетраподных структур.

В разных филетических линиях и на разных эволюционных уровнях у остеолепиформов формируются признаки далеко идущего сходства с наземными позвоночными – черты тетраподности (Воробьева, 1974, Vorobyeva, 1975). Эти признаки могли быть единичными, касаться деталей, либо охватывать комплексы структур. По числу и глубине они варьируют даже у близкородственных и сходно адаптированных форм. Крайняя неравномерность в их проявлении и качественная неравноценность подчеркиваются сходством разных рипидистий с амфибиями различных эволюционных уровней. Помимо типичных примеров такой неравноценности (сходство *Porolepis* с *Urodela* и *Eusthenopteron* с *Anura* – Jarvik, 1942), можно отметить сходство среднедевонского *Gyroptychius elgae*, позднедевонского *Obruchevichthys* и раннекарбонowego *Lamprotolepis verrucosa* с батрахоморфными лабиринтодонтами, позднедевонского *Panderichthys* – с ихтиостегидами и частично с *Urodela*. В ряде случаев эти прогрессивные, "тетраподные" признаки сочетались с весьма примитивными. Сложная мозаика в их взаимоотношении прослеживается также и на тетраподном уровне.

Наиболее сильно эти черты "тетраподности" обычно выражены у рипидистий, обитающих на мелководье. Такие формы по ряду черепных структур весьма напоминают первичноводных древнейших амфибий (ихтиостег) либо вторичноводных и геологически поздних стегоцефалов (типа триасовых батрахоморфов). Сходство с этими древними амфибиями особенно велико у некоторых позднедевонских и раннекарбонowych остеолепиформов, одновозрастных или даже более молодых геологически, чем древние амфибии. У таких рипидистий нижняя челюсть, в частности, может иметь настолько "лабиринтодонтный" облик (*Obruchevichthys*, *Lamprotolepis*), что отличия ее от челюсти типичных стегоцефалов сводятся, по сути, лишь к присутствию короноидных клыков. Глубокое сходство с амфибиями, которые заведомо не могут быть потомками этих рыб, проявляющиеся в разных филетических линиях остеолепиформов, указывает, очевидно, на возможность параллельного и независимого от прямых предков амфибий приобретения черт тетраподности среди рипидистий. Многие подобные признаки у рипидистий являются явным результатом их адаптации к обитанию на мелководье. К таковым относится короткий и широкий череп, уплощенное рыло, дорсально расположенные глазницы, широко раздвинутые ветви нижней челюсти, низкий небный свод (*Gyroptychius*, *Lamprotolepis*).

Некоторые тетраподные признаки, однако, трудно связать с определенными адаптациями. Таково присутствие резко обособленного ушного отростка у *Gyroptychius* и дорсальное положение ушной связи *palato-quadratum* у него и, возможно, у *Osteolepis* (Watson, 1954). К подобным же признакам относится развитие у *Gyroptychius* в отличие от древних остеолепидид медиального сочленения *palato-quadratum* с этмоидом и значительное обособление у него гиомандибулы от челюстной дуги. Особого упоминания заслуживает также присутствие у *Gyroptychius* на неб-

ной пластине углубления, увеличивавшего объем ротовой полости при низком небном своде. Топографически это углубление соответствует переднему (тимпанальному) дивертикулу спиракулярного мешка, формирование которого описано (Шишкин, 1973) у личинок брахиоподных лабиринтодонтов.

При почти тетраподном соотношении *palato-quadratum* с нейрокранием у *Gyroptychius* сохраняется одновременно весьма примитивно построенная нижняя челюсть и слабо дифференцированное озубление, а специфические особенности остеолепиформов в строении рыла оказываются слабо выраженными (отсутствие окостеняющего интермедиального отростка, слабое развитие дерминтермедиального и связанное с этим практически отсутствие подразделений носовой полости, широко расставленные носовые капсулы; недоразвитые отростки сошников). Сложная комбинация морфологических признаков разных уровней прослеживается и у других, более поздних остеолепиформов, в частности у *Panderichthys* и *Lamprotolepis* (см. выше).

Неравномерность развития подчас немногих структурных особенностей выступает в качестве морфологического механизма, обеспечивающего значительное разнообразие остеолепиформных рипидистий даже в филогенетически близких линиях. Примером могут служить передние клыкоподобные (хватательные) зубы нижней челюсти, которые появляются на протяжении всей истории остеолепиформов неоднократно в разных линиях, но могут отсутствовать или значительно варьировать даже у близкородственных и геологически одновозрастных форм по степени развития и по положению относительно общего зубного ряда (например среди эустеноптерид).

Процесс приобретения тетраподных признаков отличается как по темпам развития, так и по объему охваченных им структур. При этом может обнаруживаться, как уже отмечалось, сходство со стегоцефалами различных эволюционных уровней. Так, *Gyroptychius* и *Lamprotolepis* в строении черепа обнаруживают заметное внешнее сходство с широкомордыми батрахоморфными лабиринтодонтами, тогда как у позднедевонских *Platycephalichthys* и *Panderichthys* сходство с этими стегоцефалами ограничивается, пожалуй, лишь уплощенной формой рыла и ячеистой скульптурой дермальных костей. *Panderichthys* по ряду признаков (в частности, по строению нижней челюсти и крыши черепа) напоминает ихтиостег, тогда как *Platycephalichthys* обнаруживает в строении черепа тетраподные признаки более общего характера.

В некоторых случаях обнаруживается прямая зависимость между геологическим возрастом и глубиной морфологических преобразований в сторону тетраподности, особенно в отношении комплексных структур. Обычно у позднедевонских и раннекарбонных остеолепиформов встречается наиболее полные комплексы тетраподных признаков в структуре рыла (у *Eusthenopteron*, *Platycephalichthys* и *Megalichthys*) и нижней челюсти (у *Lamprotolepis* и *Obruchevichthys*). Вместе с тем эти относительно поздние формы явно отклоняются в сторону от предков тетрапод, поскольку по степени дифференциации отдельных структур могут превосходить уровень наиболее архаичных наземных позвоночных. В качестве примера можно отметить необычно сильное для амфибий расчленение носовой полости у *Platycephalichthys*¹ за счет слияния дерминтермедиального отростка с медиальной стенкой капсулы и присутствие у этой же формы сильно развитого заднего инфрадентального фланга, практически отсутствующего у стегоцефалов, но в некоторых отношениях сравнимого с ангулярным флангом у зверообразных рептилий (Татаринов, 1976). В подобных случаях имеет, вероятно, место параллельное развитие сходных структур на основе общих морфогенетических механизмов. На параллелизмах основывается, по-видимому, и большое сходство в строении рыла у филогенетически разных и высокоспециализированных остеолепиформов типа *Eusthenopteron* и *Megalichthys* с филогенетически обособленными друг от друга тетраподами — бесхвостыми амфибиями и зверообразными рептилиями² и по крайней мере частично структурное сходство между поролепиформными кистеперыми и хвостатыми амфибиями.

¹ Такое слияние отмечается лишь для некоторых *Anura* (Jurgens, 1971).

² Это сходство во многом определяется наличием у всех перечисленных форм хорошо развитого дерминтермедиального отростка, неотчетливого (Panchen, 1967) у типичных лабиринтодонтов.

Проблема параллелизмов на сегодня остается одной из наиболее сложных в эволюционной биологии (Дубинин, 1966). Различные авторы по-разному определяют круг явлений, охватываемых этим термином, но в практических целях удобно определять параллелизм, как независимо приобретенное родственными формами сходство в гомологических структурах, в отличие от конвергенции, где речь идет о независимом сходстве негомологических структур у филогенетически далеких форм.

Распространенное ортогенетическое представление о параллелизмах, как о проявлении определенной эволюционной тенденции, сомнительно с дарвинистических позиций. Значительно ближе к истине воспринимается утверждение, согласно которому параллелизм есть "результат ответа общей наследственной основы на сходные требования среды (сходное давление отбора)" (Майр, 1968, с. 482). Соответственно, чем генетически ближе организмы, чем полнее исходное сходство (гомология) структур, тем глубже параллелизм. Напротив, у более далеких организмов, между структурами которых нет полной гомологии, параллелизмы переходят в конвергенцию. Отчетливая грань между этими явлениями, таким образом, стирается. Однако понятие "сходное давление отбора" по отношению к параллельно развивающимся структурам является довольно абстрактным. Сходным давлением отбора можно объяснить лишь параллелизмы, имеющие идентичную либо очень близкую адаптивную природу (например, сходство в форме черепа, положении ноздрей и глаз и размеры последних у мелководных рипидистий и некоторых вторичноводных стегоцефалов), хотя и здесь в разных филогенетических линиях и на разных эволюционных уровнях отбор имеет дело с разнокачественными фенотипами и генотипами. И чем больше исходное различие между параллельно развивающимися организмами, тем труднее объяснить независимо приобретенное сходство одним лишь сходным давлением отбора. В качестве примера можно привести параллельное развитие заднего инфрадентального фланга у некоторых остеолепиформов и ангулярного у зверообразных рептилий (Worobyewa, 1975a). У цинодонтосов развитие этого фланга связано, по-видимому, с формированием в этой области полости среднего уха и барабанной перепонки (Татаринов, 1976). У кистеперых среднее ухо отсутствует и развитие фланга здесь обусловлено разрастанием вентрального дивертикула спиракулярного мешка. В этом случае параллелизм явно основывается на общности морфогенетического механизма, хотя формирующаяся структура у разных организмов имеет различное адаптивное значение. На морфогенетической общности основаны, очевидно, параллелизмы, связанные с реактивацией латентных потенциалов (Osche, 1965), хотя последние ответственны скорее за филогенетические атаксисы (например, появление интенсивно развитых затылочных вен на крыше черепа у *Eusthenopteron* и *Anura*), а не за настоящие эволюционные преобразования.

Общность морфогенетических механизмов, явно лежащих в основе сходных тетраподных признаков, приобретаемых как рипидистиями, так и амфибиями, позволяет надеяться, что исследование путей формирования таких особенностей у кистеперых рыб углубляет понимание закономерностей и процессов их развития и у непосредственных предков тетрапод. При этом следует, очевидно, обратить особое внимание на то обстоятельство, что отдельные структуры (либо комплексы структур) у рипидистий могли опережать в своем развитии древний амфибийный уровень, достигая более высоких ступеней дифференциации, свойственных, в частности, поздним амфибиям, либо даже выходить за рамки типично тетраподного состояния.

8. К ВОПРОСУ О ПРЕДКАХ ТЕТРАПОД

Имеющиеся на сегодня фактические данные по эволюции узловых ископаемых групп низших наземных позвоночных наряду с материалами по остеолепиформным рипидистиям указывают на глубокую преемственность структур этих рыб и четвероногих.

Явные признаки тетраподности, отчетливо выраженные у поздних остеолепиформов, обычно отсутствуют у древнейших их представителей, в частности у большинства среднедевонских остеолепидид. Однако в отдельных случаях и у древних остеолепидид, как мы могли убедиться на примере *Gyroptichius*, проявляются черты глубокого сходства с амфибиями, которые до сих пор не наблюдались даже у поздних их представителей.

Для решения проблемы происхождения наземных позвоночных необходимо, очевидно, выяснить, на каком эволюционном уровне от рипидистийного ствола ответвились их предковые формы. Произошло ли это отделение, когда все основные морфологические структуры у этих рыб достигли сравнительно высокого "протетраподного" состояния, либо когда многие из них находились еще в примитивном состоянии, свойственном некоторым среднедевонским остеолепидадам и поролепидадам или их общим предковым формам.

Параллельное развитие комплексов тетраподных черт в разных филетических линиях остеолепиформов крайне затрудняет опознание среди них реальных предков тетрапод. Если руководствоваться при этом степенью сходства отдельных структур или просто количественным подсчетом тетраподных признаков, то этих предков скорее можно увидеть в позднедевонских или раннекарбонных представителях, относящихся к различным, хотя и близкородственным филетическим линиям, и геологически одновозрастным либо даже более молодым, чем древнейшие амфибии.

Относительно конкретных предков тетрапод высказываются весьма неопределенные суждения. Неонтологи обычно ограничиваются общими указаниями на сходство древних либо современных амфибий с рипидистиями вообще или только с остеолепиформами и в примитивности *Urodela* склонны видеть черты, унаследованные непосредственно от рыбных предков, построенных во многом по типу *Eusthenopteron* (Шмальгаузен, 1964; Регель, 1968). При этом, естественно, остается неясным, унаследованы ли эти примитивные признаки от общих предков обоих стволов рипидистий, либо от представителей одного из них.

Среди палеонтологов Ярвик (Jarvik, 1960) не придает проблеме конкретных предков особого значения, полагая, что такой специализированный представитель остеолепиформов, как *Eusthenopteron*, по характеру строения наиболее важных органов (рыло, гиобранхиальный и небо-челюстной аппарат и его связи с нейрокранием, отико-окципитальный отдел, парные плавники) в принципе мог быть исходным для любой из нескольких самостоятельных ветвей тетрапод остеолепиформного происхождения.

Томсон (Thomson, 1965) также находит организацию рипидистий вполне приспособленной для перехода к наземной жизни. Именно это обстоятельство и делает практически невозможным, по его мнению, выделение среди рипидистий конкретных предков тетрапод. Шеффер (Schaeffer, 1965) по этой же причине заключает, что сравнение рипидистий и ранних амфибий, приспособленных как к водным, так и к наземным условиям, ничего не дает для понимания превращения рыб в тетрапод. Отдельные филогенетические линии стегоцефалов сформировались, по его мнению, на особом переходном между рипидистиями и амфибиями организационном уровне. Только исследование этих переходных форм и может, по Шефферу, привести к решению проблемы происхождения тетрапод.

Другие авторы полагают, что *Eusthenopteron*, как и близко родственные ему зустеноптериды (*Jarvikina*, *Eusthenodon*, *Platycephalichthys*), образуют боковую ветвь рипидисто-тетраподного ствола, развивающуюся по пути особой рыбьей специализации, в частности, усложнения складчатости зубов (Bystrow, 1939; Schultze, 1970). Присутствие паратемпоральной связи *palato-quadratum* с эндокранием, на наш взгляд, также исключает подобные формы из числа тетраподных предков (Воробьева, 1974; 1976б).

Исходные для наземных позвоночных формы следует, по-видимому, искать среди обитателей мелководья. Среди них по строению свободной конечности близок к амфибиям позднедевонский род *Sauripterus* — явно ползающая форма (Howell, 1935). Однако поздний геологический возраст (фамен) не позволяет усматривать в этой форме предка наземных позвоночных, в частности, ихтиостег.

Одно время ряд исследователей (Bystrow, 1939; Воробьева, 1962; Schultze, 1969, 1970) считали ближайшим к тетраподам более древний род из верхнедевонских отложений — *Panderichthys*. Этот род обнаруживает сходство со стегоцефалами в характере складчатости зубного дентина, ячеистой скульптуре дермальных костей, а с ихтиостегами также в конфигурации рыла, положении ноздрей, глазниц, общем строении нижней челюсти и расположении костей черепной крыши. В рыле *Panderichthys* на общем фоне остеолепиформных структур обнаруживаются черты поро-

лепиформной организации (Воробьева, 1971б), что потенциально делает эту форму возможным предком хвостатых амфибий. Однако весьма специализированное строение грудных плавников (Worobyewa, 1975b) и степень сложности складчатости зубов вынуждают видеть в ней скорее слепое ответвление от общей предковой линии, ведущей к тетраподам.

Близко к тетраподам, возможно, стоит проблематичная *Elpistostege* из верхнего девона Канады, занимающая по строению дермальной крыши черепа промежуточное положение между *Panderichthys* и ихтиостегами. На основании последнего *Elpistostege* была первоначально отнесена к ихтиостегам (Westoll, 1938; Romer, 1947, 1966). Однако остатки ее, представленные лишь неполным этмосфеноидным и отико-окципитальными щитами, пока недостаточны для ответственных филогенетических заключений¹.

Присутствие стегоцефалоподобных мелководных остеолепиформов в конце среднего девона косвенно свидетельствует о возможности появления амфибий уже в это время². В таком случае предком тетрапод может оказаться рипидистия типа *Gyroptychius elgae*, в черепе которой совмещены примитивные структурные особенности, слабо выраженные специфические признаки остеолепиформов и почти амфибийный характер связей palato-quadratum с черепом и некоторое высвобождение гиомандибулы от тесного контакта с ним. Во всяком случае в эволюции тетрапод palato-quadratum и гиомандибула проходили стадию, фиксированную у *Gyroptychius* и предшествующую полному освобождению гиомандибулы от функции подвеска и преобразованию ее в слуховую косточку.

Косвенным аргументом в пользу сравнительно раннего отделения тетрапод от рипидистий могут служить также некоторые признаки сходства в строении черепа у среднедевонских остеолепидий с гипотетическими личинками лабиринтодонтов (Шишкин, 1973). К числу их относятся: короткий череп с укороченной посторбитальной областью и расположенными вблизи орального края ноздрями; умеренно короткий отико-окципитальный отдел; отсутствие латеральной этмоидной связи palato-quadratum, некоторое смещение базитрабекулярных отростков к заднему краю этмосфеноида и их значительная обособленность; укороченность квадратной ветви palato-quadratum и наличие "тимпанальной" (спиракулярной) ниши на восходящей части птеригоидов; отсутствие межшощикового контакта; простая складчатость дентина в зубах. М.А. Шишкин (1973) предполагает, что все эти признаки, как и ряд других, были свойственны личинкам кистеперых. Однако не исключено, что у неотенических форм лабиринтодонтов рекапитулируются не столько личиночные, сколько дефинитивные признаки предковых форм рипидистий, структурно близких с *Gyroptychius*. Наше предположение о происхождении тетрапод от видоизмененных среднедевонских остеолепидид объясняет также несходство личинок лабиринтодонтов (бранхиозавров) с более поздними специализированными остеолепиформами типа *Eusthenopteron* и *Megalichthys*. Сходство некоторых поздних рипидистий с дефинитивными формами лабиринтодонтов должно основываться в таком случае на параллельной эволюции.

Примитивные остеолепидиды, как мы уже видели, обладают в строении рыла некоторыми поролепиформными признаками. Это обстоятельство дает новое освещение проблеме сходства в строении рыла современных Urodela и поролепиформов: отчасти это сходство может считаться унаследованным от архаичных остеолепидий (или от общих анцестральных форм рипидистий), отчасти же оно могло вторично усиливаться в результате параллелизмов в эволюции между поролепиформами и хвос-

¹ На основании строения крыши черепа мы условно относим ее к сем. пандерихтиид (Worobyewa, 1973).

² С таким представлением о времени появления тетрапод согласуется находка в позднем девоне проблематичных отпечатков следов *Thynopus antiquus*, принадлежащих, возможно, специализированным тетраподам (Morton, 1926). Проблематичный отпечаток пятипалой конечности описан также из среднего девона Минусы (Мартьянов, 1960).

татами амфибиями. В любом случае приходится признать очень раннее ответвление *Urodela* от общего ствола тетрапод. Во многом на параллельной эволюции в свете нашей гипотезы должно основываться и сходство в расчленении носовой полости между специализированными остеолепиформами типа *Eusthenopteron* и современными Апуга. Отсутствие выраженного дерминтермедиального отростка у всех наиболее примитивных тетрапод (лабиринтодонты, сеймуриаморфы, котилозавры) свидетельствует в пользу такого предположения.

9. СТЕГОЦЕФАЛОПОДОБНЫЕ РИПИДИСТИИ И ИХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Глубокие параллелизмы в развитии ряда структур у рипидистий и тетрапод и многократное появление стегоцефалоподобных остеолепиформов, на первый взгляд, может указывать на полифилию тетрапод.

Однако обычные стегоцефалоподобные формы в лучшем случае оказываются принадлежащими лишь боковым ветвям тетраподной линии, поскольку тетраподные черты сочетаются у них с высоко специализированными рыбьими особенностями. В ряде случаев стегоцефалоподобные рипидистии приобретали сходство не с древнейшими амфибиями, а с их специализированными вторичноводными представителями. И здесь можно говорить лишь о параллельной или конвергентной эволюции экологически близких мелководных придонных рипидистий и лабиринтодонтов.

Многообразие стегоцефалоподобных форм и их качественная неповторимость порождаются формированием тетраподных черт на разных ступенях эволюционного развития рипидистий и неравномерностью ("мозаичностью") преобразований отдельных структур, которое имеет место даже у близко родственных остеолепиформов (например, в семействе зуспенотерид — в отношении длины отико-окципитального отдела черепа, дифференциации хватательных зубов на переднем конце нижней челюсти и подразделения носовой полости на отделы).

Особенно наглядно неравномерность развития и качественная неравноценность тетраподных структур видна при сопоставлении геологически последовательных и примерно одновозрастных стегоцефалов и остеолепиформов. Так, ихтиостеги не приобрели целый ряд структурных особенностей более поздних лабиринтодонтов, сохранив одновременно многие черты рыбьей организации. Близкие к ихтиостегам по возрасту позднедевонские рипидистии — *Eusthenopteron* и *Platycephalichthys* — участвие *rostrale laterale* (= *septomaxillare*) в подразделении носовой полости более напоминают не лабиринтодонтов (Panchen, 1967), а современных Апуга и териодонтов. Нижнекарбонная кистеперая рыба — *Lamprotolepis* — строением нижней челюсти сходна с некоторыми поздними лабиринтодонтами типа *Dvinosaurus* и обнаруживает одновременно многие примитивные черты строения, свойственные древним остеолепиформам либо даже утраченные ими (ромбическая челюсть, косминовый паркет с замурованными в кость дополнительными генерациями кожных зубов, длинный отико-окципитальный отдел, слабо складчатое строение зубов и др.). По многим признакам *Lamprotolepis* гораздо примитивнее, чем *Panderichthys*, строение челюсти, крыши черепа и зубов у которого приближается к ихтиостегидному. Вместе с тем отдельные структуры у некоторых рипидистий явно опережают амфибийный уровень, достигая более высоких ступеней дифференциации, свойственных иногда поздним тетраподам (полное расчленение носовой полости и развитие ангулярного инфраденального фланга у *Platycephalichthys*).

Все это убедительно доказывает, что параллелизмы в развитии отдельных тетраподных признаков отнюдь не означают достижения соответствующими рипидистиями протетраподного состояния и принадлежности их к числу предков тетрапод. Процессы параллельного развития сопровождают дивергентную эволюцию кистеперых и тетраподные черты как бы наслаиваются на чисто рыбью организацию. Наиболее богатый комплекс тетраподных признаков характерен для конечных представителей слепых ветвей стегоцефалоподобных рипидистий.

Неоднократное появление стегоцефалоподобных рипидистий свидетельствует о постепенной выработке у рипидистий необходимой морфологической базы для вы-

хода на амфибийный уровень. Предшествовавшая выходу на сушу история рипидистий была своего рода генеральной ренетицией такого выхода. Переход к наземной жизни потребовал серьезной перестройки лишь в органах движения и, может быть, дыхания. В остальных древнейшие стегоцефалы сохраняли, по-видимому, основные признаки организации своих рыбообразных предков.

Вряд ли оправданно, однако, выделение всех стегоцефалоподобных рипидистий в особый проамфибийный организационный уровень, имеющий филогенетическое значение (Schaeffer, 1965; Olson, 1971). Мозаичность развития делает крайне трудным четкое разграничение таких полуамфибий от типичных рипидистий и от настоящих амфибий. Правильнее говорить поэтому об экологически переходном уровне, на котором происходила окончательная шлифовка приспособлений к наземной жизни, характеризующих амфибий, и на который выходили кистеперые, по-видимому, и до и после появления первых тетрапод.

10. ОБСТАНОВКА ПОЯВЛЕНИЯ ПЕРВЫХ ТЕТРАПОД

Одно время широкое распространение получила теория перехода к наземной жизни в условиях засушливого климата позднего девона и пересыхания водоемов (Bargell, 1915). Как показатель подобных климатических условий указывалось распространение красноцветных толщ в верхнедевонских отложениях на северных материках и сравнительно большое число находок в них двоякодышащих и кистеперых рыб. Теория вынужденного вытеснения предков тетрапод из воды засушливым климатом была модифицирована А. Ромером (Romer, 1933) в гипотезу "переползания" рыб при засухе из водоема в водоем, способствовавшего формированию пятипалой конечности. Гипотеза Ромера имела немало последователей, однако позднее подверглась критике, суть которой сводилась к указанию на невозможность длительного пребывания при подобных миграциях в сухом воздухе и в полупустынных условиях не только мало приспособленных к наземной жизни рипидистий, но даже современных амфибий (Goin C., Goin O., 1956). Позже Ромер (Romer, 1958) несколько видоизменил свою гипотезу, подчеркнув, что основное освоение суши более поздними (карбонowymi) амфибиями происходило уже в обстановке мягкого влажного климата. Аналогичные взгляды об условиях адаптивной радиации амфибий высказывались ранее П.П. Сушкиным (1922) и поддерживаются Т. Итоном (Eaton, 1960).

Немало сторонников приобрела и теория первичноводного происхождения тетрапод, основой которой послужили исследования примитивных карбонowych лабиринтодонтов (Watson, 1926), сохранивших в строении черепа и осевого скелета многие черты рыбьей или "переходной" организации. В пользу водного образа жизни первых тетрапод высказывался А.Н. Северцов (Sewertzoff, 1926), особо подчеркивавший факт присутствия у древних амфибий сенсорных борозд¹. Подобный аргумент в пользу первичноводности тетрапод выдвигался и Б. Шеффером (Schaeffer, 1965), однако он не является, очевидно, существенным, поскольку органы боковой линии сохраняются у современных амфибий в качестве личиночного органа, а также позитивно у многих форм, живущих в воде (Татаринов, 1965). А.Н. Северцов, как и Д. Ватсон (Watson, 1926), полагает, что пятипалая конечность могла формироваться в связи с приспособлением предков тетрапод к ползанию по дну заросших водоемов. По мнению Г. Ортона (Orton, 1954), причиной преобразования плавников в тетраподную конечность явилось лишь временное их использование предками тетрапод для зарывания в ил при засыхании водоемов, как это наблюдается у современных дупной.

Водная теория происхождения тетрапод нашла поддержку у ряда исследователей (Ewer, 1955; Eaton, 1960; Necht, 1969). И.И. Шмальгаузен (1955) первоначально высказывался против нее и даже в организации ихтиостег видел признаки вторичного

¹ Представления о вторичноводном образе жизни лабиринтодонтов несовместимы, по Северцову, с принципом необратимости эволюции.

возврата в воду¹. Впоследствии Шмальгаузен (1957, 1964) приходит к выводу, что переход к наземной жизни и адаптивная радиация первых тетрапод совершалась в обстановке влажного мягкого климата, близкого к условиям мангровых зарослей. Эта "амфибиотическая" гипотеза, по которой тетраподы формируются в условиях освоения "полуводных" биотопов, была обстоятельно изложена также Р. Ингером (Inger, 1958), исходящим из данных (Крупин, 1951) о преимущественном образовании красноцветных фаций в условиях муссонного или влажного тропического климата, а также из многочисленных наблюдений над современными амфибиотическими рыбами. В изложении обоих авторов амфибиотическая гипотеза приобрела несколько разные нюансы.

В свете этой гипотезы Шмальгаузен (1964) усматривает в ихтиостегах "настоящие переходные формы между рыбами и амфибиями". Однако более древние "протетраподы" были, по его мнению, крайне пассивными на суше и выползали из воды лишь для отдыха. В условиях резко возросшего относительного веса тела они не были способны активно передвигаться по суше либо активно питаться (Шмальгаузен, 1957). В противоположность Шмальгаузену другие авторы (Inger, 1958; Татаринов, 1965) считают, что протетраподы активно осваивали полуводные биотопы, передвигаясь и питаясь на берегах водоемов, и по образу жизни приближались к современному амфибиотическим рыбам. Как подтверждение существования таких проземеющих (полуамфибий — Schaeffer, 1965), у которых проходило преобразование плавников в пятипалую конечность и совершенствование других приспособлений к наземной жизни, нередко приводят находку в позднем карбоне США *Hesperoherpeton* (Eaton, Stewart, 1960), по ряду признаков более близкого к рипидистиям, чем к ихтиостегам². Экологически подобен полуамфибиям был, по-видимому, и позднедевонский *Sauripterus*, способный, по всей видимости, к передвижению по суше с опорой на парные плавники (Howell, 1935).

Причины, побудившие предков тетрапод к выходу на сушу, во многом остаются неясными. В качестве основных факторов, стимулировавших этот выход, сторонниками амфибиотической гипотезы выдвигается обычно наличие свободных полуводных биотопов и конкурентная борьба (перенаселенность) в воде, вытесняющая позвоночных в эти биотопы. Наряду с конкуренцией некоторые авторы придают большое значение также недостатку кислорода в водоемах (Шмальгаузен, 1957, 1960, 1964; Cowless, 1958). Иногда указывают на особое значение личиночной конкуренции (Warbutron, Denman, 1961), стимулировавшей освоение предками тетрапод небольших временных водоемов, не заселенных еще рыбами. В любом случае факторы, обусловившие освоение позвоночными суши, должны были, по-видимому, действовать на протяжении многих миллионов лет (Татаринов, 1965; Schaeffer, 1965).

Исходя из морфологии известных древних форм амфибий и рипидистий и данных биофациального анализа, наиболее обоснованной представляется идея о тесной связи первых тетрапод с водой. Вряд ли можно сомневаться, что такие признаки древнейших стегоцефалов, как присутствие чешуи, рыбьего хвоста с лепидотрихиями (у ихтиостег), неподвижное соединение головы с осевым скелетом и слабая связь тазового пояса с крестцом (у эмболомеров) унаследованы от форм, ведущих водный образ жизни. Эти предковые формы, вероятно, обладали многими типичными чертами рыбной организации, и тетраподные признаки у них были лишь единичными, как это нередко наблюдается и в отношении предковых форм других групп позвоночных.

Признаки типично рыбьей организации проявляются мозаично также у древних амфибий, и вполне возможно, что в большинстве своем они были заимствованы от

¹ Естественно, что сухопутные по образу жизни древнейшие амфибии и с точки зрения сторонников "наземного" происхождения тетрапод находились на "амфибийном" уровне приспособления к жизни на суше.

² Имеются в виду сильно развитые эпикондиллярные отростки на плечевой, лучевой и первой карпальной костях, напоминающие аналогичные отростки на костях, образующих главную ось грудного плавника *Eusthenopteron*.

рыбообразных предков. К числу их, помимо перечисленных, можно отнести частичное сохранение рудиментарных костей жаберной крышки, глубокое проникновение хорды в череп, двойной состав позвонков, замкнутые сенсорные каналы, возможное присутствие артикулярного канала, пропускающего основной ствол п. *lateralis mandibularis* VII (ихтиостеги), подразделение черепа на два подвижно сочлененных блока, сходное строение *stapes* с гиомандибулой, некоторые особенности парных конечностей (*Hesperoherpeton*), возможная связь с черепом плечевого пояса (примитивные эмбломеры). Не исключено, конечно, что в отдельных случаях такие признаки являются результатом проявления латентных потенциалов или вторичной фетализации (отрицательной анаболии), чем, по-видимому, объясняется появление замкнутых сенсорных каналов у одного из родов специализированных раннепермских лабиринтодонтот из центрахидид (Romer, 1947).

Приспособление первых тетрапод к условиям наземной жизни не сопровождалось, по-видимому, резкой сменой среды, как это наблюдается и в отношении других групп, в частности, насекомых (Гиляров, 1970). Существование последовательных ступеней перехода от рыб к сухопутным формам тетрапод обеспечивало постепенность адаптаций их к новым условиям: пелагические придонно-прибрежные рипидистии → полуводные (прибрежно-водные) первичные тетраподы → "типичные" стегоцефалы. Резкость смены среды была ослаблена также тем, что все последовательные этапы выхода на сушу протекали, вероятно, в условиях влажного и мягкого климата (или микроклимата), создававшего благоприятную обстановку для расселения по суше новой группы позвоночных, тесно связанной с водой по своим морфологическим, физиологическим и биологическим свойствам. Данные биофациального анализа показывают, что подобные условия возникали периодически, начиная по крайней мере со среднего девона и именно в местах обитания стегоцефалоподобных рипидистий. Так, на территории Прибалтики в буртниековское время, когда там обитал стегоцефалоподобный *Gyroptychius elgae*, жаркий и сухой климат сменился влажным субтропическим, что способствовало развитию заболоченных биотопов, заселенных влаголюбивыми растениями — пропапоротниками, хвощами, плаунами, осваивавшими прибрежные части равнины (Лярская, 1969). Такие условия были мало благоприятны для жизни рыб в мелких водоемах, поскольку способствовали разложению органических остатков и резкому понижению содержания кислорода в воде. Естественно, что способность дышать атмосферным кислородом и ползать по субстрату имели в этой обстановке существенное значение и стимулировали более или менее длительные и периодические "экскурсии" полуамфибий на берег. Немаловажную роль сыграло и наличие на берегу свободных экологических ниш, еще не освоенных позвоночными. Естественно, что все эти факторы могли быть результативными только после того, как организация проамфибий достигла необходимого для успешного выхода на сушу уровня (Шмальгаузен, 1964).

В условиях все более длительного пребывания и передвижения протетрапод по суше происходило, очевидно, окончательное формирование пятипалых конечностей и осуществлялся переход от ползания с опорой на парные конечности к типичному для амфибий передвижению медленным шагом без опоры на брюхо (Суханов, 1968). Боковые изгибы тела, игравшие важную роль в локомоции рыб, сохраняют существенное значение при передвижении и у примитивных тетрапод, способствуя увеличению длины шага и усиливая действие ретракторов плеча и бедра (Татаринов, 1965).

После того, как первые амфибии заселили пустующие биотопы, выход в них других пришельцев, вступивших позднее на тот же путь амфибиотического существования, был резко ограничен в силу неспособности их конкурировать с приспособившимися уже к этим условиям обитателями. Дальнейшая эволюция амфибий сопровождалась ускоренной радиацией основных групп стегоцефалов (батрахоморфов, рептилиеморфов и лепоспондилных), наметившийся, возможно, еще на "полуамфибийном" организационном уровне. Уже в начале среднего карбона появились и первые рептилии, эволюция которых была связана с окончательным завоеванием суши позвоночными.

11. МОНО- ИЛИ ПОЛИФИЛИЯ В ПРОИСХОЖДЕНИИ ТЕТРАПОД

Для решения вопроса о моно- или полифилетическом происхождении наземных позвоночных необходимо, очевидно, восстановление более полной картины преобразований в палеонтологических рядах переходных форм. Принципиальное значение при этом имеет выявление уровня, на котором сходятся корни различных групп тетрапод. Практически все современные гипотезы полифилетического происхождения наземных позвоночных говорят о пересечении демаркационной линии между таксонами сравнительно узким пучком близкородственных форм. В интерпретации Э.Ярвика (Jarvik, 1960, 1968) и Э.Стеншё (Stensiö, 1963), однако, теория происхождения тетрапод принимает резко полифилетический характер. Возводя оба ствола рипидистий в ранг, равнозначный классам челюстноротых и утверждая независимое происхождение от них *Anura* и *Urodela*, оба автора тем самым широко разобщают этих амфибий. Более того, они выводят и всех других тетрапод "остеопиформного" происхождения несколькими самостоятельными стволами, объединяя их лишь на рыбьем уровне.

Имеющиеся скудные сведения по древнейшим амфибиям мало что дают для решения проблемы. По строению позвонков: ископаемые амфибии (стегоцефалы) подразделяются на лепоспондильных и апсидоспондильных (Romer, 1947). Последние, в свою очередь, подразделяются на батрахоморфов (*Ichthyostegalia*, *Rachitomi* и *Stereospondyli*) и рептилиморфов, или батрахозавров (*Antracosauria* и *Seymouriamorpha*). Из всех групп самыми древними считаются ихтиостеги, известные из позднего девона Восточной Гренландии. Апсидоспондильные, зачастую называемые также лабиринтодонтами, представляют собой сравнительно хорошо изученную группу, полифилия которой крайне маловероятна (Romer, 1964). Они отчетливо отграничены от лепоспондильных, образующих несколько мало связанных между собой линий (*Nectridia*, *Aistopoda*, *Lysorophia* и *Microsauria*), в отношении которых допускается дивергенция на ранних стадиях перехода от рыб к тетраподам (Kuhn, 1964; Romer, 1965). Среди лепоспондильных микрозавры (Romer, 1969) обладают плевроцентральными по составу позвонками, характерными для сеймуриаморфов (Нупе, 1956; Татаринов, 1964); в отношении остальных предполагают образование тел позвонков из слившихся плевроцентров и интерцентров (Шмальгаузен, 1964). Предполагается, что лепоспондильные и апсидоспондильные дивергировали с девона. Переходные формы между ними неизвестны, и даже Томсон (Thomson, 1967b) допускает возможность независимого происхождения обоих стволов амфибий от рипидистий.

За последние десятилетия было описано несколько своеобразных форм карбоновых древних тетрапод, занимающих неопределенное положение в системе (геспергерпетон: Eaton, Stewart, 1960; архэотеронискус: Carroll, 1969; брукиерпетон: Boy, Bandel, 1973; крассигиригус: Panchen, 1973). Среди названных наиболее интересны *Hesperoherpeton* и *Crassigyrinus*, которые по строению крыши черепа (с маленькими впереди расположенными носовыми и лобными костями, сохранившимися постростральными, передними тектальными и латероростральными костями, положению ноздри и желобков боковой линии), а также по наличию очень крупного праеорегскулум, стоят ближе к рипидистиям, чем ихтиостеги, хотя органы боковой линии у них не заключены в костные каналы. А.Панчен (Panchen, 1973) устанавливает для карссигиринуса новый отряд амфибий (*Palaeostegalia*). Эти находки свидетельствуют о весьма ранней радиации форм, начавшейся, возможно, еще на "протоамфибийном уровне".

Ныне существующие группы амфибий (*Urodela*, *Anura* и *Apoda*) представлены небольшим числом ископаемых форм, практически ничего не дающих для выяснения их происхождения. Наиболее ранней находкой среди них является раннетриасовая бесхвостая амфибия — *Triadobatrachus*, выделяемая в особый отряд *Protoanura* (Piveteau, 1937; Hecht, 1962; Griffiths, 1956). Известна также единичная находка позвонка лягушиного типа из нижней перми США (Vaughn, 1965). Хвостатым амфибиям, возможно, принадлежат позвонки и *maxillare* (Татаринов, 1968), найденные в перми. До последнего времени из верхней юры были известны лишь их фрагментарные остатки, но недавно обнаружен полный скелет своеобразной формы, выделяемой в особое семейство (М.Ф.Ивахненко, устное сообщение). Достоверно эта группа известна лишь с нижнего мела. *Apoda* в ископаемом состоянии неизвестны. Более

или менее определенно устанавливаются родственные связи со стегоцефалами только для Anura, которые большинством авторов выводятся из батрахоморфных лабиринтодонтов рахитомной группы (Säve-Söderbergh, 1936; Watson, 1940; Шишкин, 1970). Высказываются предположения о генетическом единстве всех трех групп современных амфибий — "Lissamphibia" (Parsons, Williams, 1963; Cox, 1967; Romer, 1968), о самостоятельном происхождении Urodela и Apoda от палеозойских лепоспондилных (Gadow, 1933; Шмальгаузен, 1959, 1964), о раннем обособлении Urodela на "протетраподном" уровне (Herre, 1965; Шишкин, 1970) и, наконец, о независимом происхождении Urodela от поролепиформов, а Apoda — от еще неизвестных рипидистий (Jarvik, 1942, 1965, 1968).

Много неясного остается при рассмотрении данных о происхождении тетрапод и на материале по кистеперым рыбам. Наиболее дискуссионными остаются два вопроса: действительно ли резкая разобщенность стволов рипидистий оправдывает гипотезу дифилии амфибий и насколько обоснована гипотеза многократного отщепления различных линий "типичных" тетрапод от остеолепиформов.

Сближение специфических признаков в обоих стволах рипидистий, наблюдаемое уже на уровне их среднедевонских представителей, свидетельствует в пользу генетического единства этой группы рыб. Для решения проблемы особенно важно то, что "типичный" остеолепиформный тип рыла реализуется далеко не у всех представителей этого ствола на сравнительно поздних этапах его эволюции и что у наиболее древних остеолепиформов в строении рыла прослеживается определенная примесь более архаичных черт "поролепиформного" типа. В таком случае "поролепиформность" некоторых особенностей рыла современных Urodela может указывать в равной мере на их родство как с поролепиформными рипидистиями, так и с древними остеолепиформами.

Скорее всего, хвостатые амфибии отделились от общего тетраподного ствола на самых ранних этапах эволюции последнего, когда "протетраподы" еще сохраняли некоторые архаичные ("поролепиформноподобные") признаки. В таком случае Urodela могли представлять боковую консервативную ветвь наземных позвоночных, аналогичную поролепиформной ветви среди рипидистий. Однако некоторые "поролепиформные" черты строения Urodela могли быть и вторичным результатом параллельной с кистеперыми рыбами эволюции, а отчасти объясняются фетализацией.

Еще труднее решить вопрос о том, насколько строго монофилетически развивались разные группы остальных тетрапод (Eutetrapoda — Huene, 1956). Стегоцефалоподобные рипидистии (*Gyroptychius*, *Obruchevichthys*, *Panderichthys*, *Eusthenopteron*, *Lamprotelepis*, *Sauripterus* и др.), как мы уже подчеркивали, принадлежат явно к различным генетическим ветвям. Хотя и предполагается (Schaeffer, 1965, 1969), что переход рипидистий на такой "полуамфибийный", а с него — и на амфибийный организационный уровни происходил параллельно и неоднократно, однако создается впечатление, что практически все ветви "полуамфибий" заканчиваются слепо. Ассортимент тетраподных признаков у различных стегоцефалоподобных рипидистий, как мы могли убедиться, оказывается весьма различным. *Gyroptychius*, например, приближается к стегоцефалам по строению *palato-quadratum*, *Obruchevichthys* и *Lamprotelepis* — по строению нижней челюсти, *Eusthenopteron* напоминает современных Anura дифференциацией носовой полости и некоторыми деталями расчленения скелета кисти, *Platycephalichthys* сближается с некоторыми тетраподами развитием инфрадентальных флангов. При этом тетраподность сочетается у различных стегоцефалоподобных рипидистий с типично рыбьими признаками, также находящимися на разных эволюционных ступенях, и с чертами собственной особой специализации, исключаящими, по-видимому, возможность происхождения тетрапод от большинства таких рипидистий.

Совокупность известных на сегодня фактов приводит нас к выводу, что все наземные позвоночные монофилетичны в широком смысле и происходят единым стволом от узко очерченной группы остеолепиформных рипидистий. Теоретически вероятно обособление предков тетрапод уже от среднедевонских остеолепидид, подобных в некоторых отношениях *Gyroptychius*. Виды последнего рода эволюционировали сравнительно быстро (на протяжении среднего девона) от придонно-пелагических пловцов к более крупным обитателям мелководья стегоцефалоподобного (точ-

нее, батрахоморфного) облика. Неполнота палеонтологической летописи не позволяет сейчас решить вопрос о том, пересек ли границу между рипидистиями и лабиринтодонтами один-единственный (строгая монофилия) или узкий пучок видов (парафилия), как это предполагается в отношении млекопитающих (Татаринов, 1976).

12. АРОМОРФОЗ, АЛЛОМОРФОЗ И УЗКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ В ОСВОЕНИИ СУШИ ПОЗВОНОЧНЫМИ

В подходе исследователей к явлению ароморфоза наблюдаются определенные различия. А.Н.Северцов (1934, 1939) считал возможным называть ароморфозами даже единичные морфо-физиологические изменения, если только они приводят к повышению общей энергии жизнедеятельности организма. Соответственно он указывал, что, хотя ароморфные изменения особенно четко выражены при сопоставлении групп животных высокого таксономического ранга, они наблюдаются и на видовом уровне. Шмальгаузен (1940, 1969) отмечает, напротив, что при всех типичных ароморфозах четко выражен комплексный характер преобразований и что ароморфозы как бы являются узловыми моментами эволюции, отмечающими возникновение новых, более прогрессивных групп организмов. Широкое распространение теперь получила, пожалуй, данная Шмальгаузеном трактовка учения об ароморфозах (Сергеев, 1943; Парамонов, 1967). Нужно отметить, однако, что комплексный характер преобразований хорошо выражен только при сопоставлении типичных представителей низшего и высшего таксонов, например кистеперых рыб и амфибий или рептилий. В реальной же эволюционной истории тесно, казалось бы, взаимосвязанный комплекс признаков новой организации разбивается на отдельные морфо-физиологические особенности, приобретающиеся в разное время и подчас независимо друг от друга. При анализе изменений, связанных с появлением амфибий, выделить среди них одно "решающее", как мы уже видели, практически невозможно.

Вместе с тем появление земноводных было, несомненно, одним из важнейших событий в эволюционной истории позвоночных. Амфибии не только начали активно осваивать наземную среду, но и подготовили ее окончательное завоевание рептилиями. Находясь на "магистральном пути" развития от протобионтов к человеку, рипидистии имеют, таким образом, непосредственное отношение к "неограниченному прогрессу", в понимании Дж.Гексли (Huxley J., 1942). И переход к обитанию на мелководье, предшествовавший выходу на сушу, следует в этой связи рассматривать как один из этапов неограниченного прогресса. Принято считать, что на новые пути прогрессивной эволюции выходят, как правило, мало специализированные организмы. Специализация, напротив, ограничивает эволюционные возможности группы, привязывая ее к узко очерченным экологическим условиям (Северцов, 1934, 1939; Шмальгаузен, 1940, 1969; Матвеев, 1967; Завадский, 1971). Эта закономерность отражена в "доктрине неспециализированного" Э.Копа (Cope, 1896; Давиташвили, 1948). Среди известных рипидистий, однако, общепринятые критерии морфо-физиологического прогресса (ароморфоза) приложимы скорее к линии пелагических хищников — преследователей, характеризующейся повышением общей энергии жизнедеятельности. В отношении же придонных хищников-засадчиков (в свете учения А.Н.Северцова) можно скорее говорить об идиоадаптивной эволюции, или об алломорфозе, а в отношении стегоцефалоподобных мелководных рипидистий — даже об узкой специализации, или о теломорфозе. Еще более специализированными должны были быть переходные формы, выходившие на "полуамфибийный" уровень. Экологически они в некотором смысле сопоставимы с современными амфибиотическими рыбами типа крайне специализированных бычков мангровых зарослей (*Periophthalmus*). Таким образом, приспособление к крайне необычным для рыб и крайне специализированным среди рипидистий условиям жизни привело в эволюции позвоночных к выработке адаптаций, обеспечивших освоение позвоночными совершенно новой среды.

Такой путь эволюционного прогресса, при котором коренной смене среды предшествует период особой (узкой) специализации, вероятно, не является столь уж редким явлением среди позвоночных. Так, становление птиц было связано с приспособлением предковых форм для них форм рептилий к специализированному дре-

весному образу жизни. Наиболее процветающая группа современных амфибий — бесхвостые, приобрела свой адаптационный комплекс, возможно, в результате приспособления к весьма специализированному способу плавания (Татаринов, 1953; Суханов, 1968).

А.Н.Северцов (1934, 1939) считал, что появление амфибий было одним из крупных ароморфозов в истории позвоночных. И.И.Шмальгаузен (1946), однако, предпочитает классифицировать это событие как алломорфоз, подчеркивая, что морфофизиологическую организацию амфибий в целом нельзя считать более сложной, чем рыбную, экологическая же обстановка на суше в период появления амфибий была даже более простой, чем в воде. В общей форме эти замечания Шмальгаузена справедливы, однако вряд ли следует сравнивать "вообще" наземную и водную среды. В реальной истории происходила смена специализированных водных на столь же специализированные водно-наземные условия. Сам факт заселения последних позвоночными сделал их не менее сложными, чем исходная водная среда. Весь процесс перехода позвоночных к наземной жизни был сопряжен с последовательной сменой направлений эволюционного развития в терминологии Северцова. Он начался с несомненно узкой специализации, или теломорфоза, достигшей пика на уровне "полуамфибий". Затем последовал период алломорфоза, почти сразу сменившийся периодом ароморфоза, ознаменовавшегося появлением (уже в начале среднего карбона) настоящих рептилий, с которых практически и началось широкое освоение суши позвоночными.

IV. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

КЛАСС OSTEICHTHYES

ПОДКЛАСС CROSSOPTERYGH

НАДОТРЯД RHIPIDISTIA

ОТРЯД OSTEOLEPIFORMES

Диагноз. По нижнему и обычно заднему краям передней наружной ноздри развиты дермальные отростки. Латеральная часть постназальной стенки этмоида занята крупным внутренним задненосовым отверстием, *N. profundus* и *n. palatinus* связаны преназальным анастомозом. Имеются самостоятельные *supra-* и *intertemporalis*. Одно *squamosum*. *Præoperculum* единственное, входит в состав щечных костей и поддерживается *palato-quadratum*. Преспиракулярная пластинка отсутствует. Гулярные пластинки ограничены вентральной поверхностью челюсти. Бранхиостегальная (субмандибулярная) серия одинарная. Обычно имеется пинеальное отверстие. Сошники с развитыми передними и боковыми отростками. Зубной ряд на *dentale* достигает переднего конца челюсти, на котором развита адсимфизная пластинка. Плечевой пояс отличается разнообразием строения¹. Скапуло-коракоид с тройным прикреплением к *cleithrum*. Парные плавники коротколопастные. Скелет их построен по типу унисериального архиптеригия. В основании плавников развиты базальные чешуи. Радиалии в непарных плавниках простые, неветвистые. Имеются дорсальные ребра.

Сравнение. От отряда *Porolepiformes* отличается составом и расположением дермальных костей крыши черепа, щеки и гулярной области, характером дифференциации зубов на переднем конце нижней челюсти, некоторыми деталями строения этмоида (присутствием внутреннего задненосового отверстия, преназального анастомоза) и, по-видимому, строением посткраниального скелета, в частности, скелета парных плавников.

Состав. Шесть семейств: *Osteolepididae* Cope, 1889; *Rhizodopsidae* Berg, 1940; *Lamprotepididae* fam. nov.; *Eusthenopteridae* Berg, 1955; *Panderichthyidae* Vorobyewa, 1968; *Rhizodontidae* Traquair, 1881.

Распространение. Средний девон—нижняя пермь всех материков, за исключением Африки и Южной Америки.

СЕМЕЙСТВО OSTEOLEPIDIDAE COPE, 1889

Диагноз. Носовые капсулы небольшие, нередко со слабо окостеневающими стенками, расположены у передней стенки этмоида. Межносовая область широкая. Одна пара наружных ноздрей. Этмоид может достигать до половины длины этмосфеноида. Передний край рыла образован парной *naso-rostro-præmaxillare*. Пост-

¹ Поскольку мы не выделяем *Rhizodontidae* в самостоятельный отряд (ср. Andrews, Westoll, 1970), особенности строения *cleithrum* и *clavicula* используются нами в качестве диагностических признаков, характеризующих отдельные семейства *Osteolepiformes*.

ростральная серия обычно длинная, задние постростральные элементы мелкие многочисленные. Пинеальное отверстие имеется (исключение *Megalichthyinae*). *Postorbitale* не достигает спиракулярной выемки. Щечные кости срастаются слабо. Есть самостоятельное *extratemporale*. Небная пластина с боковыми отростками. Задние отростки сошников слабо развиты, степень развития вертикальных пластин варьирует. Имеется обычно небольшое *gulare mediale*. Связи *palato-quadratum* с мозговой коробкой обычно суставные либо лигаментарные. *Hyomandibulare* с открытым (*Osteolepidinae*) либо замкнутым (*Megalichthyinae*) каналом. Латеральная этмоидная связь отсутствует. Нижняя челюсть горизонтально-овальная в поперечном сечении. *Praearticularae* достигает симфиза. Коронаидная серия полная. Имеется пре-коронаидная яма. Симфизных костей нет. Передние премаксиллярные и нижнечелюстные зубы чаще мелкие, реже клыкоподобные. Зубы конусовидные, крупноскладчатые в основании, с гладкими стенками и широкой пульпарной полостью. Складчатость простая либо полиплокодонтного типа. Чешуя чаще ромбическая, реже округлая, с длинным срединным гребнем на внутренней поверхности. Кости и чешуя покрыты слоем космина, под которым отсутствуют зубы предшествующих генераций. Базальный и губчатый слой обычно хорошо развиты. *Clavicula* с восходящим отростком, перекрывает *cleithrum*. Имеется *interclavicula*. Вертикальная ветвь *cleithrum* прямая. Скапуло-коронаид не окостеневает, с тройным прикреплением к *cleithrum*. Позвонки либо диплоспондиальные, образованные крупными парными плевроцентрами и гипоцентрами, либо простые, кольцевидные. Положение сенсорных каналов в толще костей варьирует.

Сравнение. Выделяется среди других семейств набором примитивных особенностей строения носовой области, черепной крыши, щеки, небной поверхности этмосфеноида, связей *palato-quadratum*, структурой зубов, наличием паркета космина, присутствием *extratemporale*, строением позвонков и плечевого пояса.

Состав. Семь подсемейств: *Osteolepidinae* Cope, 1889; *Gyroptychiinae* Berg, 1955; *Glyptopominae* Goodrich, 1909; *Megistolepidinae* Vorobyeva, subfam. nov.; *Megalichthyinae* Berg, 1940; *Thysanolepidinae* Vorobyeva, subfam. nov.; *Viluichthyinae*, Subfam, nov.

Распространение. Средний девон — нижняя пермь; повсеместно, кроме Африки и Южной Америки.

ПОДСЕМЕЙСТВО OSTEOLEPIDINAE COPE, 1889

nom. transl. hic. Vorobyeva, ex *Osteolepidae* Cope, 1889

Диагноз. Мелкие (12–30 см) пеллагические торпедообразные рыбы с короткими лопастями парных плавников и гетероцеркным хвостовым, череп умеренно широкий у преорбитальных углов. Длина этмоида превышает половину длины этмосфеноида. Внутреннее задненосовое отверстие обособлено от эндохоаны. Экзохоаные вырезки маленькие. Дерминтермедиальный отросток, по крайней мере у некоторых форм развит слабо, интермедиальный может отсутствовать. Постростральная серия многочисленная. Пинеальное отверстие на уровне орбит либо посторбитальных углов. Отико-окципитальный щит равен либо ненамного короче этмосфеноидного. Щечная пластина более или менее длинная. Жаберная область короткая, высота *maxillae* варьирует. Передняя небная яма без развитой дермальной выстилки, приурочена к межносовой области. Палатоназальное и назо-базальное отверстия по бокам ямы могут отсутствовать. Парасфеноид с умеренно широким шагреневым полем, едва достигает этмоида. Сошники маленькие, широко раздвинутые, без задних отростков, с низкой вертикальной пластиной, не контактируют между собой¹. Супраптеригонидный отросток не развит. Верхняя заглазничная связь, по-видимому, отсутствовала. Базиптеригонидное сочленение палатоквадрата в виде простого сустава, *processus oticalis* не развит, ушная связь лигаментарная. Передние премаксиллярные и обычно нижнечелюстные зубы

¹ Особенности строения сошников и парасфеноида даются на основе *Thursius estonicus* sp. nov.

мелкие. Складки дентина в зубах неглубокие, кость между ними не заходит. Поверхность зубов гладкая. Бранхиостегальная серия длинная. Срединное *gularae* имеется. *Praearticulare* достигает впереди симфиза. Сенсорные каналы проходят в толще губчатого и базального слоев, чаще слабо ветвистые, сенсорные поры в один-два ряда. *Cleithrum* может иметь передний отросток, перекрывающий восходящий отросток *clavicula*, задний край которой налегает снаружи на клейтрум. Чешуя ромбическая, некрупная, обычно тонкая. Позвонки диплоспандильные.

Сравнение. Выделяется примитивными признаками строения: длинными этмодом и отико-окципитальным щитом; многочисленной постростральной серией; слабой дифференциацией носовой полости; преимущественно лигаментарным характером связей небно-квадратного комплекса с черепом; развитыми гулярной и бранхиостегальной сериями; глубинным положением и слабой ветвистостью сенсорных каналов; двойным составом позвонков.

Состав. Четыре рода *Thursius* Traquair, 1888; *Osteolepis* Valenciennes et Pentland, 1829, *Shirolepis* Vorobyeva, gen. nov.; *Greiserolepis* Vorobyeva gen. nov.

Распространение. Средний девон – нижний карбон Европы и Средней Азии.

Род *Thursius* Traquair, (1888)

Синонимика – см. Jarvik, 1948, с. 198.

Типовой вид – *Dipterus macrolepidotus*, Sedwick et Murchison, 1829; низы среднего девона (плитняки Вик) Шотландии (Оркнейские острова).

Диагноз. Рыбы длиной до 300 мм. Крыша черепа впереди круто изгибается вниз. Ноздри занимают вентральное положение, расположены антеро-дорсальнее субназального угла, не видны либо частично видны сверху. Орбитальные вырезки достигают более 0,5 длины отико-окципитального щита, глубина варьирует. *Jugale* образует постеро-вентральный край орбиты. Бранхиостегальная серия тянется до переднего конца *gularia*. Pariетальные ямочные линии могут достигать заднего края *parietale* снаружи от срединного шва. Передние нижнечелюстные зубы небольшие. Расстояние от срединного *extrascapulare* до переднего спинного плавника у них не менее чем в пять раз превышает длину отико-окципитального щита. Спинные плавники сближены, между ними насчитывается не более пяти медиодорсальных чешуй, передний плавник расположен примерно на уровне брюшных, задний – анального. Поры сенсорных каналов обычно однорядные.

Замечание. Диагноз рода основан на шотландских формах, описанных Ярвиком (Jarvik, 1948). Сравнение видов, объединяемых в роде, крайне затруднено, поскольку посткраниальный скелет известен лишь для двух представителей – *Thursius macrolepidotus* и *Th. moythomasi*, а строение нейрокrania и небно-квадратного комплекса только для *Th. estonicus*. Может оказаться, что род в действительности является сборным.

Сравнение. Выделяется крутым изгибом рыла, вентральным положением ноздрей, сближенными и сдвинутыми к хвосту спинными плавниками.

Состав. Шесть видов: *Thursius macrolepidotus* (Sedwick et Murchison, 1829; *Th. moythomasi* Jarvik, 1948; *Th. pholidotus* Traquair, 1888; *Th. talsiensis* Vorobyeva, 1971; *Th. fischeri* (Eichwald, 1860); *Th. estonicus* Vorobyeva, sp. nov.

Распространение. Средний девон Шотландии, Прибалтики, Ленинградской обл.

Thursius talsiensis Vorobyeva, 1971

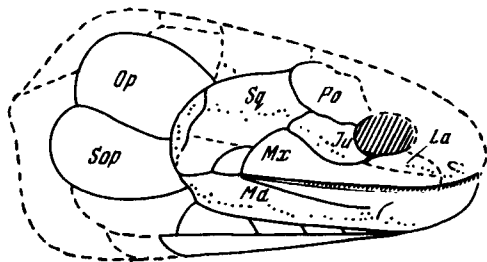
Табл. I, фиг. 1; рис. 23

Thursius talsiensis: Воробьева, 1971а, с. 209, рис. 1–2.

Голотип – Пин № 2914/2; посторбитальная часть черепа с остатками чешуйного покрова; Северо-Восточная Латвия, окрестности г.Талси, средний девон, пярнуские слои (Воробьева, 1971а, рис. 1–2).

Диагноз¹. Длина щечной пластины примерно в 2,4 раза превосходит ее высоту (рис. 23). Высота jugale в 1,6 раза меньше его длины и вдвое больше высоты на границе с lacrimale. Длина postorbitale примерно в 1,7, длина squamosum в 1,6, а длина quadrato-jugale вдвое превосходит высоту этих костей. Maxillare высокое, его длина всего в 4–4,5 раза больше высоты. Бранхиостегальных лучей не менее пяти, впереди они достигают срединного gularare. Длина боковых gularia в 3,2 раза больше их ширины и составляет около 0,9 длины нижней челюсти. Передняя ямочная линия нижней челюсти смещена назад, $k/m = 2,1 - 2,2^2$. Ямочная линия quadrato-jugale в передней половине кости. Чешуи средних размеров, в передних дорсолатеральных рядах насчитывается 10–11 чешуй.

Рис. 23. Реконструкция черепа *Thursius talsiensis* Vorobyeva, вид сбоку ($\times 3$); голотип ПИН № 2914/2; Латвия, Талси; средний девон, пярнуские слои (Воробьева, 1971a)



Размеры голотипа. Реконструированная длина черепа 40, длина нижней челюсти – 28–29 мм.

Сравнение. По конфигурации черепа и щеки сходен с *Thursius moythomasi* и особенно с *Th. macrolepidotus* (см. Jarvik, 1948). Отличается от последнего более крупными размерами тела, относительно низкой щечной пластиной; высоким maxillare и каудальным положением передней ямочной линии на нижней челюсти.

Материал. Голотип.

Thursius fischeri (Eichwald, 1860)

Табл. II, фиг. 1–2; рис. 24

Osteolepis fischeri: Eichwald, 1860, p. 1554, pl. 57: 15, 57: 16; Woodward, 1891, p. 372; Gross, 1933, p. 56.

Osteolepis macrolepidotus: Pander, 1860, p. 7, 75–76, pl. 3: 11 (pars).

Osteolepidae indet ("*Osteolepis fischeri*"): Jarvik, 1948, p. 282.

Лектотип³ – этмофеноидный щит, Eichwald, 1860, p. 1554, pl. 57, fig. 15; Ленинградская обл., р. Славянка, дер. Марьино; средний девон, нарвские слои.

Описание. Этмофеноидный щит равен или чуть длиннее отико-окципитального. Ноздри расположены антеро-дорсальнее субнариального угла, частично видны сверху. Преорбитальные углы прямые. Посторбитальный отдел короткий, около $1/3$ длины преорбитального и орбитального, преорбитальный – около 0,6 орбитального и посторбитального. Орбитальные вырезки расположены антеро-дорсально ($v/w = 1,1$), длина их в 3–3,5 раза превышает глубину и составляет около 0,4 длины этмофеноидного щита. Крыша сравнительно широкая у преорбитальных углов ($d/b = 0,86$) и узкая у орбитальных вырезок ($e/b = 0,5 - 0,6$); в области посторбитальных ($f/b = 0,5 - 0,6$) и спиракулярной (g/a около 0,9) выемок расширяется кзади (h/a около 1,5). Пинеальное отверстие маленькое, круглое, находится в конце орбитального отдела, антеро-медиальнее парietальных ямочных линий; $s/b = 0,3$. Пинеальные пластинки отсутствуют. Intertemporale короткое. Parietальные

¹ Описание см. Воробьева, 1971a.

² Значения индексов здесь и ниже см. по рис. 1.

³ Выделен автором из синтипов, описанных Эйхвальдом; место хранения неизвестно.

ямочные линии достигают заднего края щита вблизи срединного шва; передние концы их на уровне посторбитальных углов.

Нижняя челюсть (Eichwald, 1860, Pl. 57, fig. 16) высокая; длина примерно в 4,5 раза больше высоты; передняя ямочная линия впереди, $k/m = 5,5$.

Поры сенсорных каналов многочисленные, сравнительно крупные. Вблизи субнариальных углов, на уровне передней части орбит и в задних углах атмосфероидного щита имеются парные группы мелких пор.

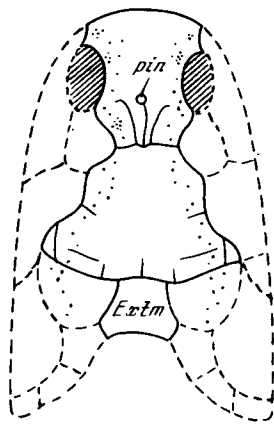


Рис. 24. Реконструкция черепа сверху *Thursius fisheri* (Eichwald, $\times 2$); на основе экз. ПИН № 1897/32–33; Ленинградская обл., дер. Марьино; средний девон, наровские слои

Чешуи диаметром 2,0–8,5 мм, высотой в 1,5–3 раза превосходящие длину. Площадка перекрывания обычно узкая. Ребро на внутренней поверхности, как правило, длинное и тонкое.

Размеры. Лектотип: длина атмосфероидного щита 9 мм. Экз. 1897/32: длина отико-окципитального щита – 17,5 мм.

Сравнение. От всех шотландских видов (Jarvik, 1948) отличается коротким атмосфероидным щитом, относительно большей глубиной орбитальных вырезок и меньшей шириной отико-окципитального щита в области спиракулярных вырезок, ростральным положением передней ямочной линии на нижней челюсти. Последний признак отличает его и от *Thursius talsiensis*. По конфигурации крыши обнаруживает наибольшее сходство с *Th. pholidotus*. От этого вида отличается укороченным преорбитальным отделом и меньшей шириной крыши у преорбитальных углов.

Материал. Атмосфероидный и отико-окципитальный щиты, передняя часть этмоида, extrascapulare mediale, зубы и чешуи, собранные Фольбортом на р. Славянка, дер. Марьино; колл. ПИН № 1897.

Thursius estonicus Vorobyeva, sp. nov.

Табл. I, фиг. 2–3; рис. 3, Б; 12, Г; 13, Б, Д; 14, Д, Е; 17, А; 25

Название по местонахождению.

Голотип – колл. АН Эстонской ССР, Рі № 1061; череп без отико-окципитального щита; Эстония, восточный берег оз. Выртсъярв, местонахождение Тамме; средний девон, арукюльские слои; табл. I, фиг. 2; рис. 12, Г; 13, Б; 14, Е, Д; 25.

Диагноз. Атмосфероидный щит, по-видимому, чуть длиннее отико-окципитального. Ноздри не видны сверху. Слезно-челюстные выемки короткие, глубокие и прямоугольные. Орбитальные вырезки короткие (1/3 длины атмосфероидного щита) и глубокие, их длина превышает глубину примерно вдвое. Посторбитальный отдел вдвое короче преорбитального и орбитального вместе, преорбитальный составляет менее 0,7 орбитального и посторбитального. Ширина крыши у преорбитальных углов – 1, у орбитальных вырезок – 0,9–1,0, в области посторбитальных выемок равна 0,8 длины атмосфероидного щита, в области спиракулярных равна длине отико-окципитального щита. Пинеальное отверстие маленькое, расположено медиальнее передних концов парietальных ямочных линий; $c/d = 0,32$. Parietalные ямочные линии короткие, на уровне посторбитальных углов. Intertemporalе длинное и узкое, по-видимому, не участвует в образовании орбит. Нижняя челюсть вдвое

длиннее этмосфеноидного щита; передняя ямочная линия относительно впереди, $k/m = 2,5 - 2,9$.

Описание. Этоид составляет $2/5$ длины этмосфеноида и достигает наибольшей ширины на уровне посторбитальных углов. Крыша черепа круто изогнута вниз у переднего края и в области слезно-челюстных выемок. Ноздри треугольные, расположены впереди слезно-челюстной выемки, посередине субназального угла. Линия переднего края рыла слабо вогнутая. Субназальные углы не выдаются вниз. Слезно-челюстные выемки не длиннее орбитальных, длина их лишь вдвое превосходит глубину. Площадка налегания *lacrimalis* занимает латеральное положение. Орбитальные вырезки расположены впереди ($v/w = 1,3$) и латерально. Преорбитальные углы прямые. Отико-окципитальный щит широкий у переднего (f/a около $0,8$) и особенно у заднего ($h/a = 1,6$) краев. *Extratemporalis* слито с *tabulare*.

Небная пластина этмосфеноида (табл. I, фиг. 2б) узкая, без срединного отростка и с короткими боковыми отростками, ограничивающими впереди хоанную вырезку.

Сошники короткие и широкие, сильно раздвинуты в стороны. Срединные и задние их отростки неразвиты, передние сливаются с небной пластиной, ограничивая небную вырезку с боков и частично выстилая сзади переднюю небную яму. Озубленная пластина сошников низкая, развита только в латеральной части.

Парасфеноид не заходит в межносовую область и не контактирует с сошниками. Ширина его шагренового поля сзади достигает до $1/3$ общей длины кости. Место прикрепления *m. subcranialis* представлено широкой, почти вертикальной бороздой, образующей выемку на закругленном заднем крае этого поля. Восходящие отростки парасфеноида выстилают снаружи примерно половину высоты базиптеригоидных отростков.

Передняя небная яма заходит далеко в межносовую область. Большая часть ее выстлана эндокранием, и лишь передняя, почти отвесная стенка — небной пластиной этмосфеноида. Впереди яма слабо подразделяется широким, низким и коротким эндокраниальным выступом. Палато-назальное и назо-базальное отверстия латерально не прослеживаются, но в центре у переднего края ямы имеется маленькое отверстие, через которое ветви *n. profundus* могли выходить на небо (рис. 25, В).

Носовые капсулы вытянуты вдоль боковой стенки этоида и широко раздвинуты. На уровне их задних расширенных концов межносовая область составляет более половины ширины этоида. Передний край капсул почти совпадает с передним краем рыла и предносовой отдел занимает не более $1/10$ длины этмосфеноида. Дно капсулы развито только в ее переднемедиальной части. Ноздри открываются впереди у основания боковой стенки, образованной почти исключительно дермальными костями. Дерминтермедиальный отросток слабо развит, интермедиальный отсутствует. Хоанное окно большое, занимает основную часть дна капсулы. Задненосовая стенка этоида почти отвесная латерально и сильно наклонена вперед медиально, образуя с крышей глубокую нишу, вмещающую, возможно, верхнюю косую мышцу глаза (*m. obliquus oculi superior*) и топографически соответствовавшую переднему дорсальному миодому лучеперых (Nielsen, 1942, табл. 6, фиг. 1, 2, *mu. ant. d.*).

Межглазничная перегородка очень тонкая в верхней части. Ольфакторный выступ занимает до $1/2$ ее высоты и тянется от заднего края сошника до уровня отверстия для *n. oculomotorius*, образуя по нижнему краю острый подвесной гребень. Аутопалатинная яма имеет вид продольного желоба над ольфакторным выступом и заканчивается сзади глубокой бороздкой вдоль переднего края базиптеригоидного отростка (рис. 25, В). В дне этой ямы имеется четыре—пять слабо выраженных углублений, в переднее из которых (на постназальной стенке) упирался аутопалатинный отросток небно-квадратного комплекса. Супраптеригоидный отросток неразвит. Базиптеригоидный — низкий, слабо связан с мозговой коробкой, широкая слегка вогнутая вершина его лишена периостальной выстилки.

Связующий с отико-окципитальным отделом выступ этмосфеноида едва выдается сзади. Линия межкраниального контакта почти отвесная. Парные дорсальные и вентральные отростки слиты друг с другом. Межкраниальная щель скорее всего отсутствовала. Нотохордальная ямка небольшая: ее диаметр в 2,5 раза меньше высоты заднего края этмосфеноида.

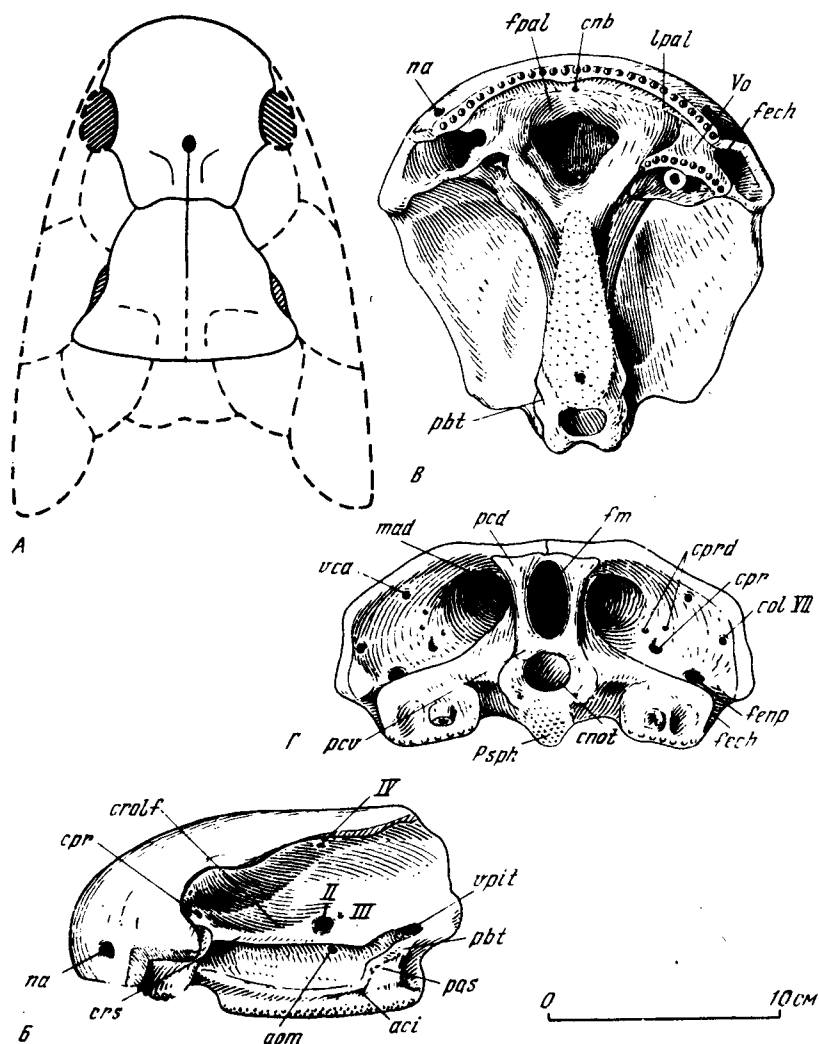


Рис. 25. *Thursius estonicus* sp. nov. ($\times 3$):

А – реконструкция черепа сверху; Б, В, Г – этмосфеноид сбоку, снизу и сзади; голотип, колл. АН ЭССР, Рі 106 I; Эстония, Тамме; средний девон, арукюлаские слои

Отверстия каналов в постназальной стенке многочисленны. Самое крупное из них, соответствующее внутреннему задненосовому, занимает ventро-медиальное положение – в основании стенки, над латеральным краем сошника и отдельно от хоаны узкой костной перемычкой. Медиальнее над ним стенка пронизана крупным отверстием, очевидно, для главной ветви *n. profundus V*. Несколько мелких отверстий выше последнего пропускали, возможно, дорсо-латеральные разветвления этого нерва. У латерального края стенки, близ ее границы с дермальной крышей, имеется крупное отверстие, по-видимому, для *n. ophthalmicus lateralis VII*, а в дорсо-медиальном углу другое, возможно, для *v. cerebialis anterior*.

Отверстие для *n. opticus* (с. II) расположено посредине этмосфеноидного отдела (табл. I, фиг. 2в). На одной вертикали над ним находится отверстие для *n. trochlearis* (с. IV), а позади последнего – для *n. oculomotorius* (с. III). В верхней части аутопалатинной ямы, на вертикали отверстия для *n. opticus*, имеется отверстие, возможно, для *a. ophthalmica magna*. Отверстие гипофизарной вены (*v. pituitaria*) расположено у вершины базиптеригоидного отростка, веночной артерии (*a. carotis interna*) – у его основания (рис. 25, Б).

Передняя часть небно-квадратного комплекса (рис. 12, Г; 13, Б) занимает почти горизонтальное положение; позади тригеминальной вырезки медиальный край резко повышается (рис. 13, Д). Аддукторная камера низкая и широкая. Квадратная ветвь вытянута, дистальный ее конец слегка отклонен наружу. *Palato-quadratum* состоит из двух окостенений: переднее (аутопалатинное) массивное; заднее (квадратное) тонкое. Окостенения разделены широкой и глубокой тригеминальной вырезкой, задний край которой образован утолщенным медиальным краем энтоптеригоида (IV, рис. 12, Г).

Дифференцированные восходящий (*pr. ascendens*) и ушной (*pr. oticus*) отростки отсутствуют. Апикальный, или аутопалатинный, отросток хорошо развит, с периостальной выстилкой, вершина его вытянута поперек продольной оси комплекса и упирается в переднюю стенку аутопалатинной ямы. Входящий в эту яму участок медиального края *palato-quadratum* выпуклый, утолщенный и гладкий, без выраженного дорсо-медиального отростка. Скорее всего, этот край соединялся с нейрокранием посредством связок, крепившихся на длинном подвесном гребне, ограничивающем яму дорсально.

Базальный отросток (соответствующий, возможно, недифференцированному *pr. basalis* и *pr. ascendens* других кроссоптеригий) стержневидный, расположен в передней трети комплекса, и заглазничная связь, таким образом, сближена с этмоидной. Вершина отростка покрыта периостальной выстилкой, направлена вверх и немного назад (*pb+ras?*, рис. 12, Г) и он, очевидно, входил в борозду вдоль верхнего края базиптеригоидного отростка, налегая на суставную поверхность последнего. Сустав, вероятно, допускал некоторое скольжение небно-квадратного комплекса с его отклонением вперед и наружу. Обычная верхне-заглазничная (супраптеригоидная) связь, по всей видимости, отсутствовала, а ушная носила лигаментарный характер. *Entopterygoideum* с широкой и длинной шагреневоу площадкой. Наружная птеригоидная ветвь короткая. Дорсальный выступ, выстилающий основание базального отростка, не развит.

Гиомандибула (табл. I, фиг. 2 д, е; рис. 14, Е, Д) — длинная и уплощенная латерально кость с медиально расположенными головками, из которых вентральная более массивная и переходит в продольный гребень на медиальной поверхности. Судя по ориентации головок и положению заднему краю *palato-quadratum*, линия прикрепления гиомандибулы к нейрокранию вертикальная и кость занимала наклонное положение. Изгиб гиомандибулы почти не выражен. Передний ее край слабо вогнут, задний прямой, на уровне вентральной сочленовной головки образует небольшой вытянутый продольно угловатый выступ, латеральная поверхность которого лишена периостальной выстилки и служила, по-видимому, местом прикрепления *oreculum*.

На медиальной поверхности кости (рис. 14, Д) отчетливо выражен гиомандибулярный проход (*trhy*). Проксимально он начинается глубокой ямкой между основаниями сочленовных головок, которая на уровне оперкулярного отростка (*por*) переходит в глубокий желобок, а затем в мелкую бороздку, достигающую дистального конца кости. От верхней части гиомандибулярного желоба косо к заднему краю кости ответвляется бороздка, которая прослеживается вдоль латеральной поверхности гиомандибулы вплоть до ее дистального конца и явно соответствует ходу *g. hyoideus VII (grh)*. В центральной части гиомандибулярный проход ограничен спереди продольным гребнем, почти соединяющимся проксимально с гребнем вентральной головки. Этот гребень может рассматриваться в качестве поверхности прикрепления *m. adductor hyomandibulae (fmah)*. В углублении вдоль переднего края гребня могла проходить *g. praetrematicus IX*. Нижний конец гиомандибулы сильно уплощен латерально и сочленяется с самостоятельным *stylohyale* (табл. I, фиг. 2 ж), которое примерно в 2,5 раза короче гиомандибулы, сужено посередине и расширяется на концах. Латеральная поверхность *stylohyale* выпуклая, медиальная вогнута проксимально. Вентрально *stylohyale* сочленяется с *ceratohyale* (табл. I, фиг. 2 з), а впереди, по-видимому, непосредственно связано с задним краем *quadratum*. Бороздка для *g. hyoideus* переходит с гиомандибулы на *stylohyale*, достигая его дистального конца. Гиомандибулярный желоб также переходит на медиальную поверхность *stylohyale* и далее, через вырезку в его заднем крае, на латеральную поверхность. Ниже вырезки задний край *stylohyale* образует уплощенный выступ, сериально сопоставимый с оперкулярным отростком гиомандибулы и branхиостегальным на *ceratohyale*.

Нижняя челюсть (табл. I, фиг. 2а,г) сравнительно высокая, длина ее превосходит наибольшую высоту в задней части в 4 раза, а длину этмосфеноидного щита почти вдвое. Аддукторная яма составляет около 1/3 длины челюсти. *Infradentalia* отделены от *praearticulare* меккелевой костью, которая образует большую часть симфиза и дно короноидных ям.

Articulare слабо выдается над *supraangulare*. Вентральный гребень узкий, прослеживается на уровне аддукторной ямы. Суставная площадка слабо наклонена назад, подразделена на почти округлую латеральную и удлиненную антеро-медиальную части; прегленоидный отросток практически не выражен. Задняя стенка аддукторной ямы почти отвесная.

Praearticulare уплощено впереди, круто поднимается кверху и граничит с адсимфизной косточкой и прекороноидным отростком. По нижнему краю кости, впереди прекороноидной ямы имеется глубокая продольная ямка, почти достигающая вентро-медиального угла симфиза, которая могла соответствовать адсимфизной ямке (Jessen, 1966а, фиг. 50) и служить местом прикрепления *m. geniohyoideus*.

Короноиды примерно одинаковой длины, с низкими вертикальными пластинами. Прекороноидный отросток длинный, покрыт шагренью зубов. Адсимфизная косточка в виде короткого шагреневого выступа, отчетливо не обособлена от прекороноидного отростка. Короноидные клыки небольшие, превышают по размерам передние зубы на *dentale* не более чем в 1,5 раза. Основания их смещены к наружному краю короноидов. Короноидные ямы маленькие с низкими медиальными стенками. Внутренний короноидный желоб отчетливо не выражен; наружный узкий и глубокий, впереди расширяется почти вдвое.

Швы на наружной поверхности челюсти не видны. Судя по положению сенсорного канала, *dentale* составляет около 1/2 высоты переднего края челюсти. Краевой зубной ряд не заходит в область аддукторной ямы. Передние (второй и третий) зубы *dentale* втрое превышают по размерам соседние. *Spleniale* образует невысокий инфрадентальный фланг. *Supraangulare* несет длинную и узкую площадку налегания *quadrato-jugale*, достигающую середины аддукторной ямы. Задний инфрадентальный фланг зачаточный.

Каналы. Мандибулярный сенсорный канал имеет узкий просвет и слабо ветвится. Выводные поры небольшие, расположены обычно в один ряд. Супраангулярная ямочная линия приближена к краю площадки налегания *quadrato-jugale*, впереди переходит в горизонтальную (оральную) линию. Постсплениальная линия проходит на уровне интеркороноидных клыков. Наружное отверстие артикулярного канала небольшое, расположено в основании вентрального гребня близ границы его с *praearticulare*. Канал открывается в аддукторную яму у основания ее задней стенки. Преартикулярный канал отсутствует. У заднего конца вентрального желоба прослеживается отверстие для ветви латерального нерва, снабжавшей, возможно наряду с задней частью сенсорного канала, также и супраангулярную ямочную линию.

Отверстия для задней и кожных ветвей *n. mandibularis V* отсутствуют. Не исключено, что первая входила в устье артикулярного канала и отделялась от него в толще *articulare*. Крупное постсплениальное меккелево отверстие находится на уровне интеркороноидной ямы. Меккелев канал на этом уровне смещен вентро-латерально к поверхности сплениальных костей и широко сообщается с задним меккелевым отверстием. Дорсо-латеральнее него между меккелевой костью и верхним краем сплениальных костей проходит канал, заключающий, возможно, латеральный нерв.

Чешуи диаметром до 10 мм, высота их свободной поверхности равна либо превосходит длину не более чем в 1,5 раза.

Размеры голотипа: длина этмосфеноидного щита 15 мм, длина нижней челюсти — 27 мм.

Сравнение. Сближается с *Thursius pholidotus* крупными размерами; коротким этмосфеноидным щитом; широкой крышей у преорбитальных углов; вентральным положением ноздрей; глубокими слезно-челюстными выемками. Отличается от последнего длинным посторбитальным отделом и более широким отико-окципитальным щитом. От других видов отличается маленькими, широко расставленными и обращенными латерально орбитами, а также пропорциями крыши черепа.

Распространение. Средний девон, аруколаские слои; Эстония и Ленинградская область.

Материал. Кроме голотипа две нижние челюсти, чешуи и фрагмент отико-окципитального щита из местонахождения Тамме (сборы В.Пауля, колл. АН Эстонской ССР); передний конец нижней челюсти и чешуи из местонахождения Ново-Сиверская с р.Оредеж (сборы Р.Ф.Геккера, колл. ПИН № 835).

Род *Shirolepis* Vorobyeva, gen. nov.

Название по местонахождению в районе оз.Шира, Минусинская котловина.

Типовой вид — *Shirolepis ananjevi* Vorobyeva, sp. nov.; средний девон, живетский ярус, сарагашская фация илеморовской свиты; Красноярский край, Минусинская котловина, оз.Круглое.

Диагноз. Длина рыб, по-видимому, около 150–200 мм¹. Этносфеноидный щит примерно равной длины с отико-окципитальным. Крыша этносфеноида выпуклая, впереди орбит умеренно круто изогнута вниз. Передний край высокий, отвесный. Ноздри занимают дорсальное положение, располагаясь у верхнего края слезно-челюстной выемки, видны частично сверху. Длина орбитальной вырезки составляет 0,31–0,35 длины этносфеноидного щита и в 2,5–3 раза превосходит ее глубину. Преорбитальный отдел достигает 0,8–0,9 длины орбитального и посторбитального вместе, длина посторбитального — 0,31–0,36 от орбитального и преорбитального. Пинеальное отверстие без пластинок, расположено впереди либо медиальнее парietальной ямочной линии ($c/b = 0,22–0,31$). Intertemporale короткое. Ширина отико-окципитального щита у заднего края достигает 1,5–2 его длины. Maxillare невысокое сзади. Передние нижнечелюстные зубы мелкие. Брахиостегальные лучи, вероятно, не достигают симфиза. Длина postorbitale не превышает половину длины отико-окципитального щита. Длина squamosum почти в 1,5 раза больше высоты. Gulare, по-видимому, участвует в образовании орбиты. Восходящая ветвь югального канала на squamosum длинная, круто изогнута кверху. Parietalные ямочные линии могут достигать заднего края щита вблизи срединного шва. Пory сенсорных каналов сравнительно мелкие, в один-два ряда, обычны группы мелких пор. Cleithrum с невысокой и широкой вертикальной ветвью и закругленным верхним краем.

Сравнение. Особенности строения дермального покрова черепа напоминают во многом *Osteolepis*. Отличается от последнего менее дорсальным положением ноздрей, короткими и более глубокими орбитальными вырезками, относительно каудальным положением пинеального отверстия, формой cleithrum, вероятно укороченной брахиостегальной серией и более ветвистыми сенсорными каналами (помимо двух последних признаков). От *Thursius* род отличает менее крутой изгиб рыла, дорсальное положение ноздрей, маленькие орбитальные вырезки.

Состав. Один вид.

Shirolepis ananjevi Vorobyeva, sp. nov.

Табл. II, фиг. 3–6; рис. 26, 27

Вид назван в честь геолога и палеонтолога А.Р.Ананьева, нашедшего голотип и большую часть материалов по описываемому виду.

Голотип — ПИН № 782/1; этносфеноидный щит; Красноярский край, Минусинская котловина, оз.Круглое, разрез Шира; средний девон, живет, сарагашская фация илеморовской свиты; табл. II, фиг. 3.

Диагноз. Ноздри вытянуты вдоль верхнего края слезно-челюстных выемок, длина которых в 3–5 раз превосходит глубину и почти равна длине орбитальных вырезок. Субнариальный и преорбитальный углы прямые. Череп, по-видимому, сравнительно узкорылый, расширяющийся сзади. Ширина крыши у преорбитальных углов достигает 0,8–0,9, у орбитальных вырезок 0,7–0,75 и у заднего края этмо-

¹ Судя по размерам костей черепа и плечевого пояса.

сфеоидного щита — 0,4–0,5 его длины. Орбиты латерально расположены в передней половине щита: $v/w = 1,4–1,5$. Пинеальное отверстие маленькое, круглое, расположено на уровне посторбитальных углов. Intertemporale составляет около 0,3 длины этмосфеоидного щита. Ширина боковых gularia в 2,5–3 раза уступает длине; ямочные линии в передней половине кости.

Описание. Межносовая область составляет до 1/2 ширины этмоида. Носовые капсулы небольшие, овальные, расположены на уровне слезно-челюстных выемок под углом 110–120° к продольной оси черепа. Ноздря открывается вблизи переднего конца капсулы. Дерминтермедиальный отросток сравнительно хорошо развит вдоль нижнего края ноздри, не вдаваясь, однако, глубоко в капсулу. Ольфакторные каналы узкие и, по-видимому, короткие, открываются в передней половине капсулы.

Реконструированная длина этмосфеоидного щита (рис. 27) достигает либо чуть больше длины отико-окципитального. Передний край рыла изогнут у голотипа под прямым углом, на уровне ноздрей. Передние концы parietalia глубоко вдаются между постростральным и назальными костями. Задний конец постростральной серии на уровне середины орбит. Пинеальное отверстие имеет одинаковые размеры с крупными порами надглазничного сенсорного канала и находится на уровне переднего края intertemporale, которое отделено от орбиты задней супраорбитальной костью. Supraorbitalia парные, равной длины.

Отико-окципитальный щит (табл. II, фиг. 4) узкий впереди, расширяется в области спиракулярной выемки и сзади ($g/a = 0,8–1$, $h/a = 1,5–2$). Срединный шов в задней части щита сложный. Спиракулярная выемка глубокая и длинная. Передний край postparietale обычно вчетверо уже заднего и составляет менее 1/2 ширины переднего края щита. Supratemporale равно или чуть длиннее tabulare.

Щечная пластина (рис. 27) невысокая, реконструированная длина почти втрое больше высоты и вдвое превосходит длину отико-окципитального щита. Высота squamosum (рис. 26, 12), у антеро- и постеро-вентрального углов примерно одинаковая и в 1,45 раза уступает длине. Дорсальный край короткий. Шов с jugale сильно наклонен вперед, несколько короче шва с maxillare (рис. 27). Наибольшая высота postorbitale в средней части немного меньше его длины (рис. 26, 11). Jugale имеет выпуклый верхний край и, по-видимому, участвует в образовании орбиты. Высота заднего края maxillare примерно в 9–10 раз уступает длине кости. Lacrimale, судя по форме и положению слезно-челюстной выемки, не участвует в формировании крыши. Длина suboperculum вдвое, operculum ненамного превосходит свою ширину (рис. 26, 7, 8, 13, 14).

Нижняя челюсть (рис. 24, 15, 16) достигает наибольшей высоты впереди площадки налегания quadrato-jugale. Длина челюсти в 5,0–5,5 раза превышает высоту. Верхний край слабо выпуклый. Зубы сравнительно короткие: высота примерно вдвое превосходит диаметр основания. Передние верхнечелюстные и нижнечелюстные мелкие. Пульпарная полость большая, стенки тонкие. Основания зубов слабо вытянуты поперек длины челюсти.

Сенсорные каналы проходят в губчатом слое, вблизи границы его с базальным. Выходные поры обычно многочисленные, на крыше черепа и squamosum местами располагаются в два ряда. Ямочные линии на parietalia короткие (голотип), либо достигают заднего края щита латеральнее его срединного шва. Передние концы их на уровне посторбитальных углов. Ямочная линия на squamosum может быть двойной. Вертикальная ямочная линия нижней челюсти расположена далеко впереди, $k/m = 2,6–3$. Необычна вертикальная ветвь, отходящая вверх от задней горизонтальной линии в постеро-дорсальном углу челюсти, обозначенная нами как plv. Id. Скопления мелких сенсорных пор отмечены в числе пяти пар: вблизи переднего края рыла, на уровне инфраорбитального сенсорного канала; в межносовой области, между ноздрей и супраорбитальным каналом; в преорбитальных углах; над верхним краем орбиты на линии супраорбитального канала; вблизи переднего конца парietальной ямочной линии. Положение второй и четвертой пар отличается от описанного для шотландских остеопепидов (Jarvik, 1948a, фиг. 36). Две группы пор на нижней челюсти расположены обычно вблизи переднего конца челюсти и впереди вертикальной ямочной линии.

Чешуи длиной 5–15 мм, ромбической или яйцевидной формы. Высота свободной поверхности равна либо в 1,3–1,5 раза превышает длину. Площадки перекрывания обычно узкие, внутренний гребень тонкий и длинный.

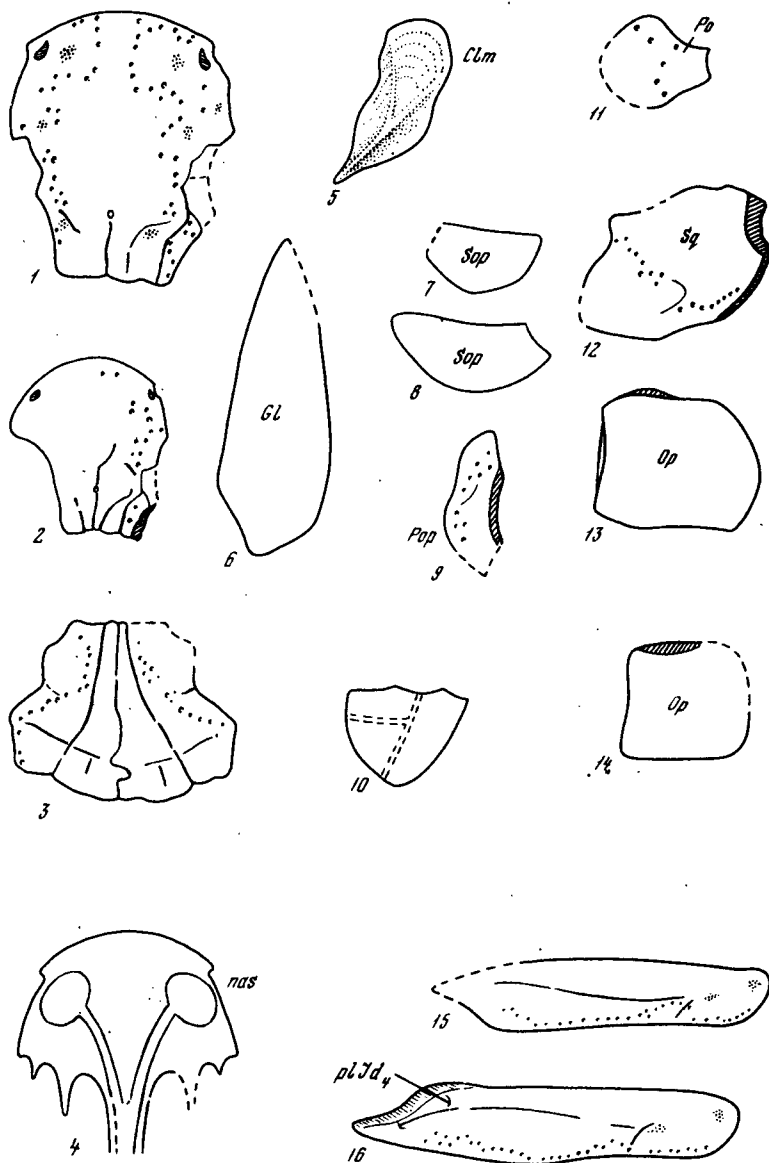
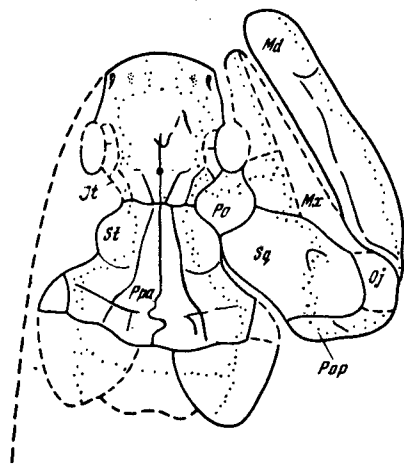


Рис. 26. *Shirolepis ananjevi* sp. nov., разрозненные дермальные кости ($\times 1-1,5$):

1 — этмосфеноидный щит, голотип ПИН № 782/1; 2, 4 — этмосфеноидные щиты; 3 — отико-окципитальный щит; 5 — cleithrum; 6 — боковое гуларе; 7-9, 11-14 — кости щеки и жаберной крышки; 10 — extrascapulare laterale; 15-16 — нижняя челюсть; колл. ПИН № 782, 783, 1741; Красноярский край; средний девон, иле-мовская свита.

Рис. 27. *Shirolepis ananjevi* sp. nov., реконструкция черепа на основе разрозненных костей из колл. ПИН № 782, 783, 1741



Размеры голотипа: длина атмосферноидного щита 29 мм.

Материал. 25 экземпляров, в том числе головные щиты, нижние челюсти, отдельные покровные кости и около 80 чешуй из различных местонахождений в Минусинской котловине: в 3,5 км от центра пос. Шира (сборы А.Р.Ананьева, колл. ПИН № 782; разрез Шира, нижние 5 м; сборы Н.А.Осиповой, колл. ПИН № 1741; сборы А.А.Сергиенко, колл. СНИИГГИМС, обр. 87); к северо-западу от оз.Круглого (сборы С.М.Дорошко, колл. ПИН № 783). Атмосфеноидный щит и чешуи из Кызыл-Джара (Тува) (колл. ПИН № 789).

Род *Greiserolepis* Vorobyeva, gen. nov.

Родовое наименование в честь геолога М.И.Грайзера.

Типовой вид — *Greiserolepis minusensis* Vorobyeva, sp. nov.; нижний карбон, быстрянская свита; Красноярский край, Минусинская котловина.

Диагноз. Длина рыб, вероятно, около 250–300 мм. Атмосфеноидный щит немного длиннее отико-окципитального. Крыша атмосферноида уплощенная, отчетливо вогнутая по срединному шву, впереди и в области слезно-челюстной выемки круто изогнута вниз. Передний край рыла слегка загнут вентрально. Ноздри занимают умеренно вентральное положение вблизи слезно-челюстной выемки, обычно не видны сверху. Длина орбитальной вырезки составляет 0,3–0,4 длины атмосферноидного щита и в 3,5–4 раза превосходит глубину. Преорбитальный отдел достигает до 0,7–0,8 длины орбитального и посторбитального вместе. Пинеальное отверстие без пластинок, расположено медиальнее либо антеро-медиальнее передних концов парietальных ямочных линий, $s/b = 0,23 - 0,3$. Ширина отико-окципитального щита у заднего края в 1,2–1,4 раза превышает его длину. Intertemporalе короткое, узкое. Maxillare низкое с пологим задним краем. Передние нижнечелюстные зубы мелкие. Posorbitale составляет менее половины длины отико-окципитального щита. Длина squamosum в 1,3 превосходит высоту. Jugale может участвовать в образовании орбиты. Длина quadrato-jugale примерно равна его высоте, ямочная линия проходит посередине кости. Восходящая ветвь югального канала на squamosum короткая. Parietalные ямочные линии обычно достигают середины заднего края parietalia. Сенсорные поры крупные, в один-два ряда, группы мелких пор редки. Узкая вертикальная ветвь cleithrum с остроугольным верхним краем более чем вдвое длиннее горизонтальной.

Сравнение. Образует, по-видимому, единую генетическую линию с *Shirolepis*. Отличается от этого рода, возможно, более крупными размерами, большей крутизной передней части крыши, более глубокими орбитальными вырезками, увеличенной squamosum, большей шириной заднего края крыши, крупными порами сенсорных каналов и обычным отсутствием групп мелких пор, медиальным положением парietальных ямочных линий, слабым развитием восходящей ветви югального канала на squamosum, конфигурацией cleithrum.

От других девонских остеолепидид (*Thursius*, *Osteolepis*) отличается более крупными размерами сенсорных пор, а также общими пропорциями черепной крыши, конфигурацией рыла, положением ноздрей, пинеального отверстия и др.

Состав. Один вид.

Greiserolepis minusensis Vorobyeva, sp. nov.

Табл. II, фиг. 7–10; рис. 28

Название по местонахождению в Минусинской котловине.

Голотип — ПИН № 781/93; неполный череп; Красноярский край, Минусинская котловина, р. Караульная, с. Медведское; нижний карбон, быстрянская свита; табл. II, фиг. 7; рис. 28, 1.

Диагноз. Передний край крыла слегка нависает над ртом. Линия ротового края между субнариальными углами прямая, реже слегка вогнутая. Ноздри крупные, овальные либо округлые, расположены вплотную к вершине слезно-челюстной выемки; последняя короче орбитальной вырезки. Ширина крыши у преорбитальных углов достигает 0,8–1, у орбитальных вырезок 0,6–0,7, у заднего края атмосфе-

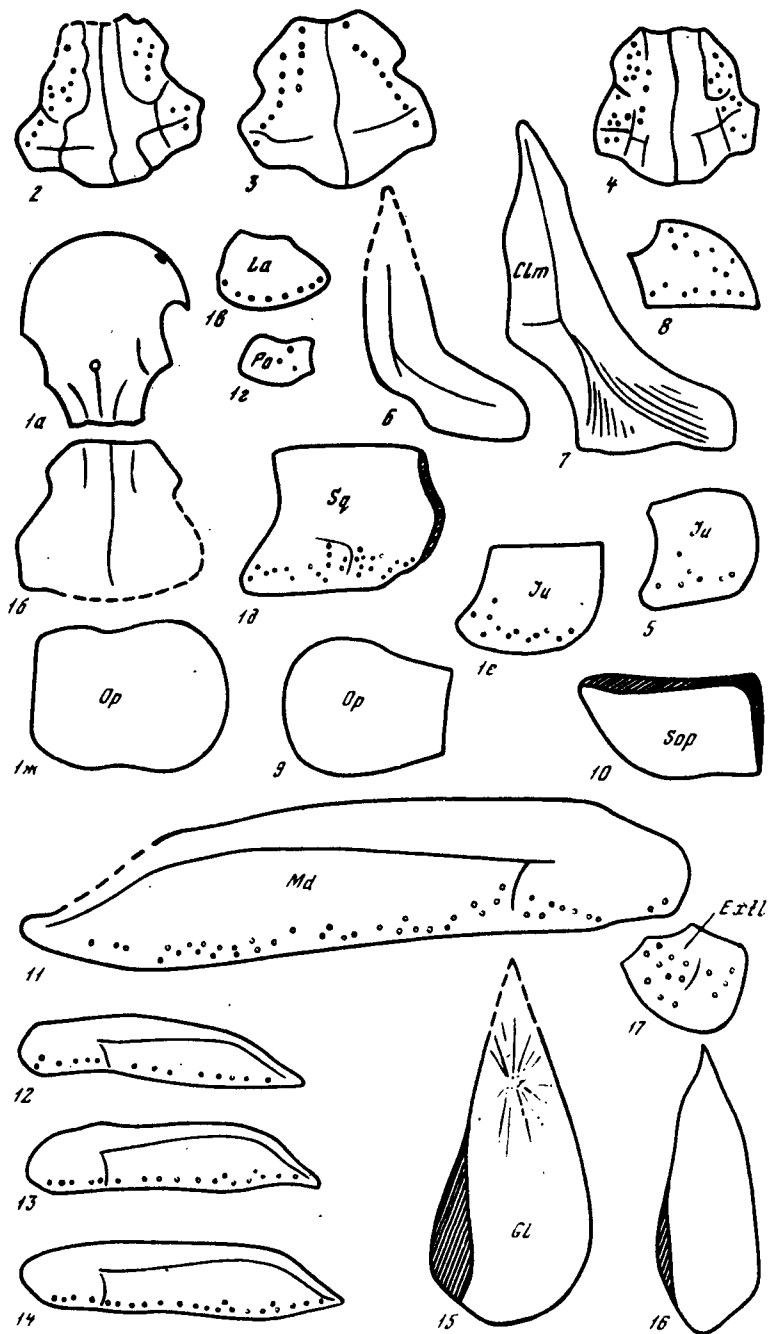


Рис. 28. Разрозненные дермальные кости *Greiserolepis minusensis* sp. nov. ($\times 3-5$):

1 – кости черепа голотипа, ПИН № 783/93 ($\times 3$); 2–4 – отико-окципитальный щиты; 5 – jugale; 6–7 – cleithrum; 8 – jugale; 9–10 – кости жаберной крышки; 11–14 – нижняя челюсть; 15–16 – боковое gularia; 17 – extrascapulare laterale, колл. ПИН № 781 и 2661; Красноярский край, Минусинская котловина, с. Медведское; нижний карбон, быстрианская свита

ноидного щита до 0,5 его длины. Пинеальное отверстие средних размеров, круглое. Орбиты расположены дорсо-латерально, $v/w = 1,4-1,5$. Длина боковых gularia в 2,5–3 раза превосходит ширину. Передние концы парietальных ямочных линий на уровне либо немного позади посторбитальных углов. Вертикальная ямочная линия нижней челюсти далеко впереди, $k/m = 2-3$. Чешуи нередко с закругленными краями.

Описание. Ноздри составляют до $1/6$ длины щита и, как правило, выдаются на половину своей длины за линию переднего края слезно-челюстной выемки. Узкая полоса крыши над слезно-челюстной выемкой круто изогнута вниз. Вершина выемки закругленная либо прямоугольная. Длина выемки в 2,5–3,5 раза превосходит ее глубину, составляя 0,7–0,8 длины орбитальной вырезки.

Швы между надглазничными костями и parietalia обычно заметны. Положение пинеального отверстия непостоянно: оно может смещаться на границу parietalia с postrostrale posterior либо располагается посередине parietalia. Parietale впереди достигают уровня средней части орбит и неглубоко вдаются между postrostralia и nasalia. Intertemporale по длине не превышает, по-видимому, $1/4$ – $1/3$ длины щита, передний конец кости расположен на уровне либо позади пинеального отверстия и у большинства особей отделен от орбиты задним supraorbitale.

Отико-окципитальный щит (рис. 28, 2–4) у голотипа в 1,1 раза короче этмосферноидного (рис. 28, 1а, б). Ширина щита в области посторбитальной выемки 0,5–0,6, в области спиракулярной – 0,8 его длины. Postparietale составляет до $1/3$ ширины переднего края щита, задний конец кости в 2,5–4 раза шире переднего. Supratemporale равной длины либо немного длиннее tabulare. Extratemporale очень короткое: далеко не достигает впереди спиракулярной выемки.

Щечная пластина. Высота у антеро- и постеро-вентрального углов squamosum (рис. 28, 1д) примерно одинаковая ($l/h = 1,33$), дорсальный край не выражен. Шов с jugale слабо наклонен вперед, примерно в 1,5 раза длиннее шва с maxillare.

Postorbitale (рис. 28, 1г) образует, по-видимому, большую часть орбиты. Длина кости в 1–1,3 раза превышает ее высоту и составляет около 0,4 длины отико-окципитального щита. Jugale иногда образует задний нижний угол орбиты (голотип). Длина кости в 1–1,3 раза превосходит ее высоту. Шов с lacrimale невысокий ($ht_1/ht_{Ju} = 0,5$), наклонен вперед.

Длина lacrimale (рис. 28, 1в), по-видимому, более чем втрое превышала ее максимальную высоту у переднего края. Maxillare, судя по сильно выпуклому нижнему краю jugale, имело развитый передний верхний угол на границе jugale и lacrimale. Шов maxillare со squamosum очень короткий. Praeorbiculum длинное и узкое, длина втрое превосходит ширину. Длина orbiculum (табл. II, фиг. 7) равна либо ненамного превосходит высоту. Длина suborbiculum в 1,5–2,0 раза больше его высоты.

Площадка налегания вдоль задней трети латерального края gularia lateralia широкая, впереди резко сужается. На границе этого сужения имеется выступ. Передняя часть площадки, по-видимому, перекрывалась нижней челюстью, задняя – брахиостегальными лучами, которые в таком случае далеко не достигали симфиза. Судя по форме антеро-медиальной выемки на gulare laterale, задний край срединного gulare широкий и округлый.

Длина нижней челюсти (табл. II, фиг. 9) в задней половине в 4–4,5 раза превосходит наибольшую ее высоту. Площадка налегания quadrato-jugale длинная, сильно скошена назад. Высота зубов в 2,5 раза превышает диаметр их основания, полость пульпы широкая, стенки тонкобороздчатые, у основания крупноскладчатые. Боковые канты отсутствуют.

Сенсорные каналы преимущественно с однорядными, редко расположенными порами, которые на отико-окципитальном щите и squamosum могут располагаться в два ряда, нередко в шахматном порядке. Размеры пор варьируют, крупные преобладают на нижней челюсти и intertemporale. Югальный канал проходит в нижней половине squamosum. Мандибулярный вдоль нижнего края челюсти.

Ямочные линии на parietalia у 12 экземпляров из 14 достигают середины заднего края кости, у одного расположены латерально, и еще у одного короткие. Ямочная линия на squamosum находится в нижней трети кости. Дорсальная ее ветвь параллельна нижнему краю кости и почти вдвое длиннее вентральной. Преоперкулярная линия длинная, пересекает кость посередине. Ямочная линия на боковых gularia проходит в передней половине кости: $p/n = 2,0$ – $2,2$. Парное скопление мелких пор в ростральной области прослеживается у единственного экземпляра на линии, соединяющей передние концы ноздрей.

Cleithrum с глубокой выемкой по заднему краю для грудного плавника. Верхний конец остроугольный. На внутренней стороне дорсальной ветви развит сильный продольный передний вертикальный гребень. Задний вертикальный и вентральный

гребни слабо выражены. Отросток переднего края представлен небольшой выпуклостью. Передний конец горизонтальной ветви низкий, в связи с чем можно полагать, что *clavicula* была невысокой и короткой.

Чешуи (табл. II, фиг. 10) длиной 3–6 мм, высотой 5–9 мм. Отношение высоты их свободной поверхности к длине: 1,2–1,7. Края чешуи слегка закруглены, передний нижний угол срезан. Борозда, отделяющая свободную поверхность от перекрываваемой, узкая и неглубокая. Верхняя перекрываемая площадка чаще в форме равнобедренного треугольника с закругленной вершиной. Срединный гребень на внутренней поверхности обычно смещен к заднему краю чешуи, низкий, длинный и тонкий.

Размеры голотипа: длина этмосфеноидного щита – 9 мм; длина отико-окципитального щита – 8 мм. Длина нижних челюстей колеблется от 16 до 40 мм.

Материал. Кроме голотипа 10 этмосфеноидных и три отико-окципитальных щита, восемь нижних челюстей, разрозненные кости черепа и плечевого пояса, многочисленные чешуи из типового местонахождения (колл. ПИН № 781 и № 2661).

ПОДСЕМЕЙСТВО GYROPTYCHINI NAE BERG, 1940

nom. transl. hic., Vorobyeva, ex Gyroptychiidae Berg, 1940

Диагноз. Пелагические и мелководнопридонные (поздние представители) рыбы, длиной от 30 см до 1 м. Хвостовой плавник дифицеркный, лопасти грудных плавников (у древних форм) короткие. Череп умеренно широкий у преорбитальных углов. Этмоид составляет не более 1/2 длины этмосфеноида. Внутреннее задносоное отверстие обособлено от эндоханы. Экзоханная вырезка небольшая. Дерминтермедиальный отросток развит умеренно. Кости рыла слиты. Постростральная серия многочисленная. Пинеальное отверстие в посторбитальном отделе. Отико-окципитальный щит много короче этмосфеноидного. Щечная пластина длинная. Жаберная область умеренно длинная. Maxillae невысокое сзади. Небная яма заходит в межсосовую область, дермальная выстилка ямы умеренно либо слабо развита. Сошники с низкими вертикальными пластинами и короткими задними отростками, смыкаются только в области вертикальных пластин. Парасфеноид с узким шагреневым полем, достигает межсосовой области. Супраптеригоидный отросток отсутствует. Базиптеригоидное сочленение сложного замкового типа. Ушной отросток *palato-quadratum* пластинчатый, прилежит к черепной крыше. Премаксиллярные и передние нижнечелюстные зубы несколько увеличены. Складки дентина зубов простые, между ними заходит кость. Поверхность зубов гладкая. Бранхиостегальная серия длинная. Срединное *gulare* крупное. *Praearticulare* достигает впереди симфиза. Сенсорные каналы с однорядным расположением пор, проходят в губчатом слое. *Cleithrum* не имеет переднего отростка. Чешуя округлая либо ромбическая. Известны полукольцевидные позвонки, образованные, по-видимому, интерцентрами (Andrews, Westoll, 1970).

Сравнение. Отличается от остеолепидин более крупными размерами тела, амфицеркным хвостовым плавником, приобретением округлой чешуи, упрочением связей небно-квадратного комплекса с мозговой коробкой, укороченным отико-окципитальным отделом, прогрессивным развитием небной поверхности этмосфеноида, появлением костных перекладин между складками дентина в зубах. В отличие от остеолепидин, подсемейство пошло, по-видимому, по пути приспособления к придонному обитанию.

Состав. Один род – *Gyroptychius* McCoy, 1848

Род *Gyroptychius* McCoy, 1848

Синонимика: см. Jarvik, 1948, p. 236.

Типовой вид – *Diplopturus agassizi* Traill, 1841, nom. gen. praecoss., верхи среднего девона Оркнейских островов (Шотландия).

Диагноз. Рыбы длиной до 1 м. Этмосфеноидный щит в 1,3–1,55 раза длиннее отико-окципитального. Передний край рыла изогнут вниз и назад. Ноздри обыч-

но не видны сверху. Орбитальные вырезки короткие. Посторбитальная выемка занимает более половины длины отико-окципитального щита. Длина преорбитального отдела верьрирует, орбитальный короткий, посторбитальный не менее 1/3 длины орбитального и преорбитального вместе. Швы между пинеальными пластинками нередко отчетливые, c/b менее 0,3. Intertemporale длинное и узкое. Наружная щечная пластина более чем в 2,2 раза длиннее отико-окципитального щита. Lacrimale часто контактирует с postorbitale, отделяя jugale от орбиты. Длина postorbitale превышает 1/2 длины отико-окципитального щита, branхиостегальные лучи впереди достигают или почти достигают симфиза. Боковые gularia не превышают 3/4 длины нижней челюсти. Pariетальные ямочные линии обычно короткие. Передняя вертикальная линия нижней челюсти впереди, k/m не менее 2,3. Передний спинной плавник короче заднего, начало спинных плавников на уровне или позади начала брюшного и анального. Хвостовой плавник ромбический, вентральная лопасть всегда отчетливо выше дорсальной. Чешуи относительно маленькие и многочисленные. Передний отдел медио-дорсального ряда чешуй содержит более 30 чешуй и превышает длину отико-окципитального щита более чем в 7 раз¹.

Состав. Семь видов, в том числе относимые условно: *Gyroptychius agassizi* (Traill, 1841); *G. milleri* Jarvik, 1948; *G. groenlandicus* Jarvik, 1950; ? *G. kiaeri* Jarvik, 1949; ? *G. taylora* Jessen, 1968; *G. pauli* Vorobyeva, sp. nov.; ? *G. elgae* Vorobyeva, sp. nov.

Распространение. Средний девон Канады, Гренландии, Европы и, возможно, Сибири (Тува).

Gyroptychius pauli Vorobyeva, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1–3; табл. IV, фиг. 8; рис. 3, Д; 12, В; 13, В, Е; 29

Вид назван в честь эстонского палеонтолога В. Пауля, описавшего предварительно эту форму.

Голотип — колл. АН Эстонской ССР; Рі № 1063; неполный череп; Эстония, оз. Вуртсъярв, Тамме; средний девон, арукюлаские слои; табл. III, фиг. 1; рис. 29.

Диагноз. Длина рыб не менее 400 мм. Передний край рыла немного выступает вперед над ротовой щелью. Крыша над слезно-челюстными выемками умеренно круто изогнута вниз, выемки умеренно глубокие, прямоугольные, отчетливо длиннее орбитальных вырезок. Ноздри в верхней половине субнариального угла, частично видны сверху. Субнариальный угол прямой; преорбитальный близок к прямому. Длина орбитальных вырезок, расположенных дорсо-латерально, почти вдвое превосходит глубину и занимает менее 0,2 длины щита. Преорбитальный отдел составляет менее 0,8 длины орбитального и посторбитального вместе, посторбитальный около 0,6 длины преорбитального и орбитального. Ширина крыши у преорбитальных углов, орбит и заднего края щита составляет соответственно 0,8, 0,5 и 0,4–0,5 длины последнего. Пинеальное отверстие маленькое, без пластинок, расположено позади посторбитальных углов и антеро-медиальнее передних концов париетальных ямочных линий; $c/b = 0,23$. Длина щечной пластины в 2,4 превосходит высоту и не более чем в 2,3 раза — длину отико-окципитального щита. Длина lacrimale и quadrato-jugale почти вдвое, длина maxillare в 6 раз, длина postorbitale и squamosum — в 1,4 превосходит их высоту. Jugale может участвовать в образовании орбиты. Ямочная линия quadrato-jugale расположена вблизи переднего края кости. Париетальные линии впереди, на уровне посторбитальных углов, сзади почти достигают срединного шва вблизи заднего края щита. Передняя ямочная линия нижней челюсти впереди, k/m больше 3. Чешуя ромбическая, сравнительно крупная.

Описание. Отношение длины головы до заднего края operculum к ширине ее в жаберной области у голотипа не превышает $1,3^2$ среди видов *Gyroptychius* это

¹ Строение посткраниального скелета известно лишь для шотландских видов (Jarvik, 1948; Andrews, Westoll, 1970).

² Череп у голотипа при фоссилизации несколько сплюснен дорсо-вентрально. При вычислении индексов эта деформация принималась во внимание.

наиболее короткоголовая форма. В области слезно-челюстной выемки крыша занимает дорсо-латеральное положение и задняя часть площадки налегания *lacrimale* видна сверху. Ноздри овальные, вытянуты вдоль переднего края слезно-челюстной выемки. Длина этой выемки в 4,5–5 раз превосходит глубину и в 1,4–1,7 раза – длину орбитальной вырезки (табл. III, фиг. 16). Преорбитальный угол не выдается либо слабо выдается назад. Длина посторбитальных выемок превышает глубину и составляет 0,6–0,7 длины отико-окципитального щита. Ширина крыши у переднего края щита достигает 0,5–0,6, между спиракулярными вырезками 1–1,1 и у заднего края – 1,4–1,5 его длины. *Intertemporale* сравнительно узкое; длина примерно втрое превышает ширину и достигает 0,2–0,3 длины щита.

Щечная пластина представлена прочно соединенными *squamosum*, *praeperculum* и *quadrato-jugale* и изолированными *lacrimale*, *jugale*, *postorbitale* и *maxillare*.

Большая верхняя часть *lacrimale* и *squamosum* участвует в формировании крыши черепа. Длина *jugale* равна длине *lacrimale* и в 1,6–1,8 раза превосходит высоту кости. По-видимому, *jugale* образует небольшой нижний задний угол орбиты либо полностью отделено от нее *postorbitale*, верхний край которого сильно выпуклый. Наибольшая высота *squamosum* в передней половине кости. *Praeperculum* короткое и широкое, длина его примерно в 2,3 раза больше ширины. *Quadrato-jugale* в форме вытянутого в длину ромба, шов с *maxillare* длинный. *Maxillare* достигает наибольшей высоты на границе *jugale* с *lacrimale*. Угол на границе *jugale* с *lacrimale* выражен слабо.

У голотипа сохранился этмосфеноид, открытый в области небной ямы и латерально позади этмоида, а также небольшой участок *otico-occipitale* в области передних концов ушных выступов (табл. III, фиг. 29, А). Эндокраниальные блоки разделены отчетливой щелью. Нотохордальная фасетка составляет более половины высоты задней поверхности этмосфеноида. Расположенные над ней нижние сочленовные отростки хорошо развиты, заходят в область базикраниальной вырезки и слабо перекрываются ушными выступами. Дорсальные сочленовные отростки едва различимы, над ними слабо заметна площадка для переднего края отико-окципитального щита.

Наибольшая высота этмосфеноида в средней части втрое уступает его длине. Вентральная часть, соответствующая подглазничному выступу и покрытая парасфеноидом, очень тонкая. Расположенная над ней аутопалатинная яма представлена мелким продольным понижением. Дорсально ее ограничивает задний конец подвесного гребня, достигающий крупного отверстия для *n. opticus* (II). Выпуклый продольный валик над этим отверстием соответствует задней части ольфакторного гребня, а впадина впереди отверстия, очевидно, предназначалась для прикрепления главной порции *m. levator bulbi*. Глубокое понижение постеро-дорсальнее этого отверстия, возможно, вмещало передние пучки *m. levator arcu palatini*. Едва заметный гребень над верхним краем этого вместилища мог соответствовать супраптеригоидному отростку и использоваться для лигаментарной связи с *palato-quadratum*. Ступенчатый передний край базиптеригоидного отростка (*pbt*) лишен периостальной выстилки, указывая на возможность синхондрозной связи с *palato-quadratum*.

Маленькое отверстие для *n. oculomotorius* (III) расположено позади зрительного. Примерно на одной вертикали с первым, у верхнего края этмосфеноида, открывается канал для *n. trochlearis* (IV). Впереди зрительного имеется канал, возможно, для *a. cerebralis anterior*. В постеро-дорсальном углу этмосфеноида различимо отверстие в эндокраниальную полость¹, вероятно, для выхода *n. profundus* ($V_{1,2}$), который у большинства рипидистий проходил через интракраниальную щель.

Межносовая область широкая (табл. IV, фиг. 8), составляет около 0,4 ширины этмоида у субнариальных углов и около 0,5 на уровне носовых капсул. Длина капсул примерно в 1,6 раза превосходит их ширину. Капсулы впереди явно заходят в область небной ямы, а сзади кончаются на уровне преорбитальных углов. Ноздря открывается в нижней половине наружной их стенки, ближе к ее переднему краю.

¹ В этом же месте отмечено крохотное отверстие у *Rhizodopsis* (Säve-Söderbergh, 1936, фиг. 58).

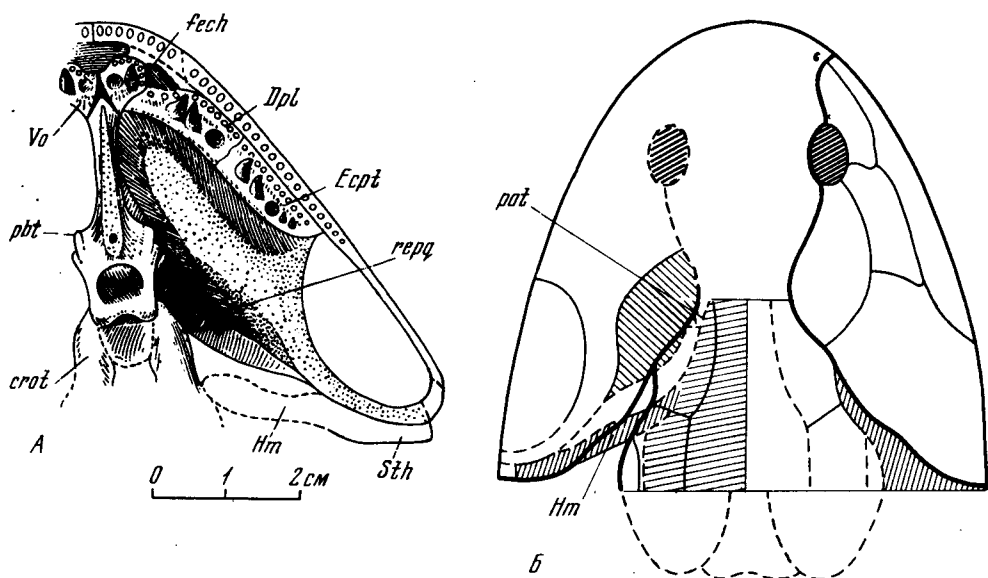


Рис. 29. Реконструкция черепа *Gyroptychius pauli* sp. nov. ($\times 1$):

А — вентральная поверхность этмосфеноида с небо-квадратным комплексом; Б — крыша черепа; на основе голотипа, колл. АН ЭстССР, 1963; Эстония, Тамме; средний девон, арукюлаские слои

Нёбная яма короткая, составляет 0,1 длины этмосфеноида. Длина передней нёбной вырезки вдвое меньше ее ширины. Отчетливо выражены парные преназальные ямки. Задние 2/3 ямы подразделены широким у основания срединным эндокраниальным выступом. В переднебоковых углах ямы различимы отверстия назо-базальных каналов. Срединные нёбные отростки *praemaxillaria* не развиты.

Сошники разделены сзади широкой щелью, смыкаясь у переднего края горизонтальной пластины. Задние сошниковые отростки слабо развиты. Вертикальная пластина низкая, окаймляет горизонтальную сбоку и частично спереди. Срединная часть ее неразвита и межсошниковый канал отсутствует. При сомкнутых челюстях внутренний край нижних челюстей вплотную прилежит к вертикальной сошниковой пластине, а передние нижнечелюстные зубы входят в переднебоковые части нёбной ямы.

Парасфеноид узкий впереди, резко расширяется в области восходящих отростков, частично выстилающих базиптеригонидные. Передний конец его, по-видимому, не достигал межносовой области.

Небо-квадратный комплекс занимает относительно горизонтальное положение, его квадратная ветвь широко отогнута наружу (рис. 12, Б; 13, В, Е; 29, Б). Наибольшая высота комплекса в передней трети восходящего отростка. Восходящая пластина образует с широкой горизонтальной плавную дугу, вентральная поверхность несет широкое понижение вдоль постеро-медиального края квадратной ветви, непосредственно переходящее в спиракулярно-гиомандибулярную нишу. Аддукторная вырезка составляет менее половины длины комплекса и очень глубокая.

Palato-quadratum (рис. 12, Б) представляет единое окостенение, массивное в области базального и восходящего отростков и резко сужающееся кзади. Передний конец его входит в сочленовную ямку над основанием наружного сошникового клыка. Латеральная этмоидная связь, судя по ориентировке комплекса, отсутствовала. Обе заглазничные связи сближены с этмоидной. Восходящий отросток высокий и тонкий, с направленной вперед вершиной (рис. 12, Б; 13, В). Его соединение с нейрокранием носило, очевидно, лигаментарный характер. Базальный отросток (рб) массивный, расположен у основания восходящего и имеет ступенчатую форму с выступающей медиально передней частью. Базиптеригонидное сочленение замкового типа, допускающее лишь незначительные движения комплекса. Базиптеригонидный отросток входил в суставную ямку в задней части базального, охватываясь спереди его утолщенным передним краем. Задняя часть базального отростка вхо-

дила в выемку между нейрокранием и базиптеригоидным отростком. Ушной отросток пластинчатый, с треугольной вершиной, занимает почти горизонтальное положение поперек оси черепа (rot, рис. 13, E) и впереди спиракулярной вырезки, вплотную прилегая к вентральной поверхности отико-окципитального щита в области *supratemporale*. От заднего края основания восходящего отростка он отделен неглубокой тригеминальной вырезкой (iV, рис. 12, B).

Entopterygoideum сильно выпуклое в центральной части, с короткой и узкой шагренево-й площадкой. Косой гребень на медиальной поверхности кости высокий и тянется до уровня ушного отростка, продолжая антеро-вентрально наружную птеригоидную ветвь. Выступ, выстилающий медиально основание базального отростка, слабо развит. *Ectopterygoideum* составляет не более половины длины комплекса. Занимает слегка наклонное положение, продолжая наружу нескульптурированную часть энтоптеригоида.

Stylohyale четко не обособлено. Соответствующая ему часть гиоидной дуги стержневидная, плотно прилежит к *quadratum*, входя в небольшое углубление на заднем крае последнего и, по-видимому, заканчивается на уровне нижнечелюстного сустава. Передний край гиомандибулы изогнут под углом. Его нижняя ветвь прилежит к площадке на постеро-дорсальном крае *palato-quadratum*, формирующей спиракуло-гиомандибулярную нишу. Верхняя ветвь отклоняется от *palato-quadratum* и направлена почти поперечно к боковой стенке нейрокrania (рис. 29, B).

Реконструированная длина нижней челюсти (табл. III, фиг. 3) в 5,5 – 6 раз превышает высоту и в 2,5 раза – длину отико-окципитального щита. Инфрадентальные фланги слабо развиты. Меккелева кость выходит на поверхность между *praearticulare* и сплениальными костями, начиная с уровня интеркоронаидной ямы. Передний конец шагренево-й площадки *praearticulare* лежит на уровне прекоронаидных клыков или ямы, впереди кость несет адсимфизную ямку, вентральнее которой на уровне нижнего края симфизной площадки имеется еще одна узкая продольная ямка. Прекоронаид примерно в 1,5 раза длиннее третьего коронаида. Длина его менее чем втрое превосходит высоту. Прекоронаидный отросток достигает уровня симфиза, образуя небольшой выступ над ним. Вдоль верхнего края вертикальных пластин коронаидов тянется полоса шагреневых зубов, укрупняющихся вентро-медиально и прерывающихся иногда на уровне коронаидных ям. Задний отросток третьего коронаида короткий. Коронаидные клыки отчетливо сдвинуты к вертикальной пластине. Внутренняя коронаидная борозда значительно расширяется впереди; наружная, напротив, относительно широкая сзади. Коронаидные ямы маленькие и неглубокие.

Адсимфизная косточка покрыта шагренью и вытянута вдоль оснований передних шести-семи зубов. На уровне середины прекоронаидной ямы она резко сужается и переходит в полосу шагрени на вертикальной пластине прекоронаида.

Dentale составляло впереди не более 1/2 высоты челюсти, образуя широкую наружную каемку вдоль симфизной площадки. Вдоль переднего края *spleniale* снаружи развита серповидная нескульптурированная площадка перекрывания, обособленная от площадки на *dentale*¹.

Зубы невысокие, с вытянутыми косо поперек челюсти основаниями. Наибольший диаметр клыков немного уступает их высоте. Прикрепление зубов акро-плеуродонтное; над краем челюсти выступает примерно 2/3 их высоты. Стенки зубов толстые, пульпарная полость узкая, сильно сужается кверху. Складки широкие, слабо выпуклые; в основании клыков двойные либо тройные. Канты на зубах отсутствуют, вершины гладкие. Передние (шесть-семь) премаксиллярные зубы в 1,5 раза крупнее боковых; передние нижнечелюстные мелкие.

Сенсорный мандибулярный канал открывается снаружи одним рядом очень мелких пор, проходит близ вентральной края челюсти.

Чешуи до 6 мм длиной, обычно вытянуты в высоту, с узкой передней площадкой перекрывания (табл. III, фиг. 2).

Размеры голотипа: длина головы – 80–85 мм; длина нижней челюсти – около 64 мм.

¹ По мнению Ессена (Jessen, 1966a), эта площадка у остеолепидид перекрывалась передним краем другой ветви челюсти.

Сравнение. От известных представителей рода отличается выступающей формой рыла (за исключением *Gyroptichius elgae*), маленькими размерами орбитальных вырезок, коротким maxillare и передним положением ямочной линии на quadrato-jugale. Сближается с широкоголовыми формами — *G. milleri* и *G. groenlandicus* короткими щечной пластиной и нижней челюстью, относительными размерами слезно-челюстных выемок и дорсо-латеральным положением крыши над ними. От обоих этих видов отличается сравнительно узкой крышей черепа, передним положением орбит и длинным посторбитальным отделом. По основным пропорциям крыши занимает промежуточное положение между *G. agassizi* (Jarvik, 1948) и *G. hiaeri*.

Распространение. Средний девон, арукюлаские слои; Эстония.

Материал. Помимо голотипа в коллекции имеются пять этмоидов, почти полная нижняя челюсть и неполный отико-окципитальный щит из местонахождений Тамме, Арукюля и Хааслава. Сборы В.Пауля, колл. АН Эстонской ССР.

Gyroptichius elgae Vorobyeva, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1–7; рис. 7, Б; 17, Б; 30; 31

Вид назван в честь эстонского палеонтолога Эльги Курик.

Голотип — колл. АН Эстонской ССР, Рі № 1520; передняя часть этмоида; Эстония, Каркси; средний девон, буртнекские слои; табл. IV, фиг. 1; рис. 31.

Диагноз. Рыбы длиной, по-видимому, до 1 м. Передний край рыла выдается вперед, реже отвесный. Ноздри в верхней половине субнариального угла, частично видны сверху. Слезно-челюстные выемки глубокие, прямоугольные и длинные, примерно вдвое длиннее орбитальных вырезок. Крыша черепа над ними почти горизонтальная. Субнариальный угол обычно выступает вниз и назад, преорбитальный — прямой. Орбитальные вырезки небольшие и глубокие, дорсально расположенные, длина их вдвое превосходит глубину. Этмофеноид впереди сравнительно узкий, ширина его у преорбитальных углов в 1,2–1,6, у орбитальных вырезок в 0,8–1,3 раза превосходит длину до соответствующих уровней. Длина щечной пластины примерно в 2,3 раза превосходит высоту. Высота lacrimale примерно равна длине и одинакова у переднего и заднего краев орбитальной вырезки. Длина postorbitale в 1,7 раза, squamosum — почти вдвое, а maxillare примерно в 6 раз превосходит их высоту. Jugale не участвует в образовании орбиты. Quadrato-jugale высокое, длина менее чем в 1,5 раза превосходит высоту; ямочная линия пересекает нижний край кости посередине либо немного смещена вперед. Боковые gularia длинные и узкие. Передняя ямочная линия нижней челюсти на уровне интеркоронаидной ямы, k/m меньше 3. Чешуя ромбическая, обычно мелкая.

Описание. Судя по положению крыши над слезно-челюстной выемкой, голова была уплощена дорсо-вентрально, а верхняя часть щечной пластины участвовала в формировании дорсальной поверхности черепа. Слезно-челюстные выемки имеют иногда закругленную вершину; длина их в 3,5 раза превосходит глубину. Ноздри треугольные или овальные, вытянуты вдоль переднего края слезно-челюстной выемки, открываются в носовую капсулу у основания передней трети ее наружной стенки. Кости преорбитальной части черепа слиты без швов. Праемахиллария с хорошо развитыми нёбными пластинами и средними и боковыми отростками, ограничивающими спереди и с боков нёбную вырезку.

Щечная пластина, по-видимому, невысокая. Расстояние от заднего края пластины до вершины антеро-вентрального угла squamosum в 1,4–1,6 раза больше высоты пластины. Squamosum, праеоперкулум и quadrato-jugale прочно соединены, однако швы между ними обычно хорошо видны снаружи. Lacrimale, postorbitale, jugale и maxillare слабо связаны между собой и в коллекции представлены изолированными костями (рис. 30).

Lacrimale (табл. IV, фиг. 2) образует заднюю половину нижнего края орбиты, длина орбитальной вырезки составляет 1/2 длины кости. Задний край lacrimale, широко налегающей на jugale, несет в верхней части выступ, отделяющий эту кость от орбиты.

Длина jugale (табл. IV, фиг. 7) в 1,6 раза превосходит высоту, шов с lacrimale высокий. Верхний передний угол кости входит между lacrimale и postorbitale, не достигая орбиты.

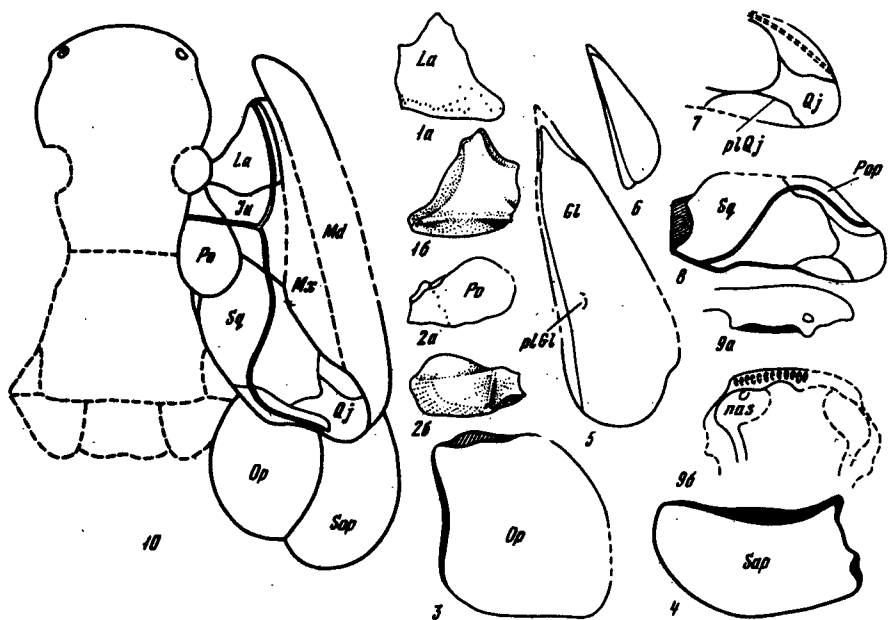


Рис. 30. *Gyroptychius elgae* sp. nov. ($\times 1,5$): реконструкция щечной области на основе разрозненных костей крыши:
 1 – lacrimale (a – снаружи, б – изнутри); 2 – postorbitale (a – снаружи, б – изнутри); 3 – operculum; 4 – suboperculum; 5–6 – gulara laterale; 7–8 – задняя часть щечной пластины; 9 – этмоид (a – сбоку, б – положение носовых капсул); 10 – реконструкция щечной области на основе разрозненных костей крыши; колл. АН ЭССР; Эстония, Каркси; средний девон, буртнекские слои

Squamosum достигает наибольшей высоты впереди ямочной линии, его антеро-дорсальный и антеро-вентральный углы варьируют по размерам.

Форма *maxillare* восстанавливается по смежным костям. Наибольшая высота его соответствует границе между *jugale* и *squamosum* либо смещена несколько вперед. По обе стороны от этого уровня кость сильно понижается. Антеро-дорсальный угол на границе *jugale* и *lacrimale* отчетливо не выражен.

Высота *operculum* может достигать, превосходить либо уступать длине и составляет, по-видимому, несколько более $1/4$ длины черепа. Высота *suboperculum* примерно вдвое уступает длине и в 1,5 раза меньше высоты *operculum*, передний край несет отчетливо разделенные площадки налегания *praepoperculum*, *quadrato-jugale* и нижней челюсти. Длина *praepoperculum* в 3–5 раз превосходит ширину. Длина боковых *gularia* по крайней мере втрое больше ширины. Судя по площадке налегания, среднее *gulara* удлиненное.

Носовые капсулы (табл. IV, фиг. 3) ориентированы почти поперечно и расположены на уровне передней половины слезно-челюстной выемки. Ноздря находится по середине либо немного впереди середины латеральной стенки. *Lamina nasiochoanalis* толстая и очень низкая, составляет не более $1/4$ высоты латеральной стенки. Эндохондральная выстилка верхней части этой стенки (над ноздрей), по-видимому, отсутствует. Форма ноздри варьирует от почти округлой либо вертикально-овальной до треугольной. Нижний и передний края ноздри резко утолщены, образуя интермедиальный и тектальный отростки. Интермедиальный отросток (*prdm*, табл. IV, фиг. 1; рис. 31) вполне типичный. Его передняя изогнутая часть занимает почти вертикальное положение и сравнительно далеко отстоит от передненосовой стенки. Латеральный горизонтальный гребень представлен слабым утолщением, которое тянется от вершины отростка к антеро-вентральному краю ноздри. Вперед от ноздри утолщение переходит, по-видимому, на переднюю капсулярную стенку и по крайней мере частично соответствует *crista intermedia*.

В переднем углу ноздри, в вертикальной части интермедиального отростка, имеется мелкое углубление среднего рецесса носовой полости. Постеро-вентральнее

него проходит поперечный желобок, отделенный уступом от задней части интермедиального отростка, образующей понижение для латеральной носовой мышцы. У входа в носовую полость желобок резко расширяется и занимает почти половину вентрального края ноздри, снаружи он резко сужается и сливается со средним рецессом. По верхнему краю ноздри имеется небольшое углубление для *m. lateralis parium*. Возможное понижение для *m. medialis parium* намечается позади тектально-го отростка. Оно почти не обособлено от понижения в задней части боковой стенки капсулы, соответствующего латеральному рецессу. Вентральный край боковой стенки над инфраорбитальным каналом заметно утолщен.

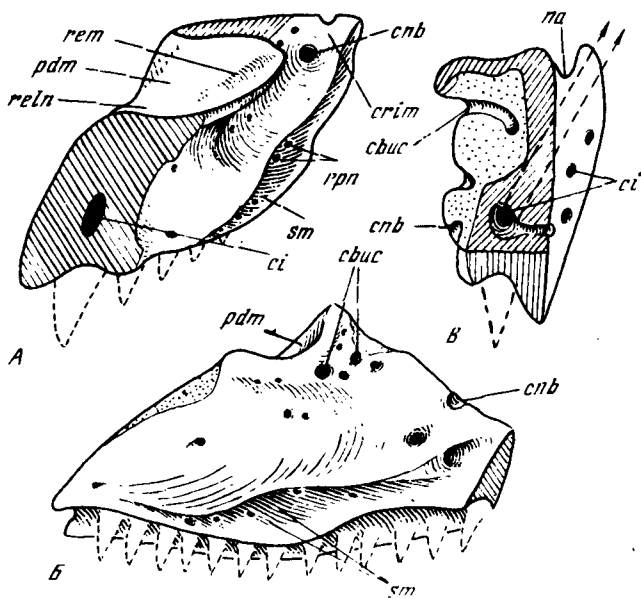


Рис. 31. *Gyroptychius elgae* sp. nov.; оральный край черепа в области ноздри (x 3,5); экз. Pi 1520; А — постеромедиально, Б — медиально, В — вид спереди; Эстония, Каркси, средний девон, буртниекские слои

Характерными особенностями развития каналов вдоль боковой стенки капсулы являются: 1) вентральное положение инфраорбитального канала; 2) отсутствие премаксиллярного канала; 3) обилие сосудистых и нервных отверстий в утолщенной латеральной стенке ниже ноздри; 4) наличие по крайней мере двух коротких и широких каналов в ее переднебоковом крае, ведущих в нёбную яму и соответствующих назо-базальному и "палато-назальному" каналам; 5) прохождение преназальной части *p. biccalis lateralis VII* в краевом канале, целиком заключенном в этмоид.

Расположение каналов третьей группы резко варьирует индивидуально. Им могут соответствовать многочисленные отверстия и ветвящиеся бороздки (голотип, экз. P; 1522, Pi 1627) либо имеется всего три крупных отверстия (экз. Pi 1520), из которых переднее ведет в назо-базальный канал. Отверстие позади него соответствует "палато-назальному" каналу и также ведет в нёбную яму, отдавая предварительно дорсальное ответвление в латеральную стенку капсулы. Оно открывается обычно в щели между этмоидом и нёбной пластиной. Заднее отверстие ведет назад в толщу этмоида и связано определенно с каналом для *p. biccalis*. При этом отчетливо прослеживается преназальная часть буккального канала, проходящего в этмоиде на уровне инфраорбитального и дающего ответвление к последнему.

Нижняя челюсть (табл. IV, фиг. 4) впереди широкая и низкая, повышается на уровне аддукторной ямы, сужается и сильно понижается к заднему концу. Передний край образует с нижним тупой угол, несет выемку и снаружи площадку перекрывания.

Меккелева кость на уровне интеркоронаида выстилает дорсо-медиально тонким слоем широкую меккелеву полость, переходящую впереди в узкий канал. Она образует выстилку интеркоронаидной и прекоронаидной ям и узкой полосой тянется между *praearticulare* и *infradentalia* позади прекоронаидных клыков. Большая часть симфиза образована *mentomandibulare*. *Articulare* с высоким вентральным гребнем, прослеживаемым впереди до уровня середины аддукторной ямы. На медиальной поверхности гребня развита продольная яма. Суставная площадка *articulare* корот-

кая, глубоко вогнута и слегка наклонена назад: подразделена срединным повышением на сужающуюся кзади антеро-медиальную и на более округлую постеро-латеральную части. Постгленоидный и хорошо развитый прегленоидный отростки расположены на границе обеих ее частей.

Praearticulare низкое впереди, валикообразное с небольшим дорсальным выступом, смыкающимся с адсимфизной косточкой и прекоронаидным отростком. Шагреневая площадка впереди достигает уровня прекоронаидных клыков.

Длина прекоронаида втрое превосходит его ширину. Передний отросток переходит в небольшой дорсо-медиальный выступ над симфизом, покрытый шагренью зубов. Вертикальная пластина несет кнаружи от главного зубного ряда узкую полосу шагрени, продолжающуюся на задний прекоронаидный отросток и на пластину интрокоронаида. Передние коронаидные ямы мелкие.

Адсимфизная косточка вытянута вдоль медиального края *dentale*, слегка налегающая на него. Передний край косточки участвует в образовании симфиза, медиальный контактирует длинным швом с *praearticulare* и сравнительно коротким — с прекоронаидным отростком.

Dentale составляет $1/2 - 2/3$ высоты переднего края челюсти, задний конец немного не достигает уровня суставной площадки и на значительном протяжении перекрывается *quadrato-jugale*. Медиальная пластина кости узкая. Наружная коронаидная борозда, впереди почти достигающая симфиза, узкая и глубокая, с многочисленными отверстиями в дне.

Spleniale образует основную часть переднего инфрадентального фланга, по-видимому, слабее развитого у молодых особей. По нижнему краю внутренней стороны фланга до переднего края челюсти прослеживается площадка перекрывания субмандибулярных лучей. Выше нее поверхность фланга вогнутая, подразделенная слабым утолщением на переднюю ("пролингвальную") и заднюю части. *Supraangulare* значительно понижается кзади и образует зачаточный инфрадентальный фланг.

В задней части вентрального желоба, по нижнему краю *supraangulare*, различаются отверстия для ветвей *n. mandibularis lateralis*. Связь заднего из них с сенсорным каналом прослеживается в области *sulcus supraangularis* (экз. Pi 1524). Артикулярное отверстие небольшим дорсальным выступом подразделяется на переднее и заднее. Впереди него тянется бороздка с открывающимися в дне ее узкими каналами, а позади прослеживается ряд из двух-трех аналогичных мелких отверстий. Дорсо-медиальнее переднего конца бороздки в крае вентрального гребня *articulare* имеется отверстие, связанное, по-видимому, с латеральным нервом. Сверху к устью артикулярного канала по внутренней поверхности *supraangulare* спускается короткий широкий желобок, проводивший, очевидно, *n. mandibularis V* и *a. mandibularis*. На уровне устья этот желобок поворачивает вперед. Чуть выше устья от него отделяются два более узких задних канала — дорсо-латеральный и вентро-медиальный. Первый из них, связанный, вероятно, с кожными ветвями *n. mandibularis* и *a. mandibularis*, прослеживается почти до суставной площадки, где он входит в *supraangulare*, и открывается на наружной поверхности челюсти супраангулярными отверстиями, расположенными на стыке *articulare* и *supraangulare* у переднего и заднего углов суставной площадки. Вентро-медиальный канал, погружающийся в толщу *articulare*, проводил, по-видимому, задние ветви *n. mandibularis V*.

Вдоль верхнего края аддукторной ямы, на внутренней поверхности *dentale*, имеется ряд мелких отверстий, ниже которых проходит ветвящийся желобок. Отверстия ведут в короткие каналы, теряющиеся в толще *dentale* либо открывающиеся на ее наружной поверхности близ верхнего края. По-видимому, они пропускали наружные ответвления *n. mandibularis* и *a. mandibularis*.

Вход преартикулярного канала в челюсть представлен двумя маленькими сближенными отверстиями на границе *articulare* и *praearticulare*, на вертикали артикулярного. Дальнейший его ход не прослеживается. Возможно, что маленькие отверстия вдоль вентрального края *praearticulare* позади преартикулярных выводили наружу ответвления *n. mandibularis internus VII*.

Большое сдвоенное заднее меккелево отверстие находится на уровне передней части *postpleniale*. Задняя часть его ведет в меккелеву полость, передняя — в узкий вентральный канал, продолжающий эту полость. В крыше меккелевой полости на вертикали отверстия открывается канал, проходивший между *dentale* и короно-

идом в наружный короноидный желобок. Передним меккелевым отверстиям соответствуют три маленьких, из которых два расположены у основания прекороноида и одно позади переднего отверстия сенсорного канала. Судя по его положению, меккелев канал почти достигал симфиза.

Передние премаксиллярные и нижнечелюстные (4–5) зубы в 1,5 раза крупнее задних, их высота в 1,5–2 раза превосходит диаметр оснований. Свободная часть малых челюстных зубов составляет не более 1/3 их высоты, основания овально вытянуты поперек челюсти. Стенки оснований примерно до половины высоты крупноскладчатые, вершины гладкие. Вершины клыков тупые, с боковыми кантами. Пульпарная полость широкая.

Поры сенсорных каналов мелкие, однорядные. Мандибулярный канал слабо ветвится, проходит посередине толщи костей, нередко смещаясь к их внутренней поверхности. Канал проходит вдоль верхнего края переднего инфрадентального фланга.

Вблизи переднего конца челюсти, в ее верхней половине, имеется группа мелких сенсорных пор. Вторая группа расположена вентрально на уровне второй короноидной ямы. Вплотную под ней проходит передняя вертикальная ямочная линия. Горизонтальная линия прослеживается почти до заднего края supraangulare. Рядом единичных пор она связана с задней вертикальной (sulcus supraangularis), проходящей параллельно площадке налегания quadrato-jugale.

Положение ямочных линий на боковых gularia варьирует ($p/n = 0,8 - 1,3$), иногда они не прослеживаются. Ямочная линия на squamosum расположена в средней части кости, ближе к ее вентральному краю: чаще она петлеобразная и длинная, реже короткая, иногда прямая; может сливаться с ямочной линией quadrato-jugale.

Длина чешуй не превышает 16 мм. Выступ на внутренней поверхности обычно в виде узкого и высокого гребня.

Cleithrum обычной для остеолепиформов (см. Jarvik, 1948) формы (табл. IV, фиг. 5).

Размеры голотипа: ширина этмоида у субнариальных углов – 45 мм. Экз. Pi 1570: длина lacrimale – 30 мм.

Сравнение. Будучи явно широкоголовым, сближается с *Gyroptychius milleri*, *G. groenlandicus*, *G. pauli* уплощенной крышей над слезно-челюстными выемками, маленькими и дорсально расположенными орбитами и глубокими, сравнительно длинными и прямоугольными слезно-челюстными выемками. Отличается от этих видов, как и от других представителей рода, крупными размерами, высоким и коротким lacrimale, низким squamosum, высоким quadrato-jugale, узкими гулярными пластинками.

Замечание. Не исключена принадлежность к новому роду.

Материал. Фрагментарные многочисленные остатки черепа и чешуи из типового местонахождения; сборы Э.Курик, колл. Pi АН Эстонской ССР.

ПОДСЕМЕЙСТВО GLYPTOPOMINAE GOODRICH, 1909

nom. transl. hic. Vorobyeva ex Glyptopomidae Goodrich, 1909

Диагноз. Стройные рыбы 250 мм – 1 м длиной. Лопасты грудных плавников короткие либо слегка удлинённые. Хвост гетероцеркный или дифицеркный, трехлопастной. Этмосфеноидный щит равен или чуть длиннее отико-окципитального. Череп широкий у преорбитальных углов, немного не достигает здесь длины этмосфеноидного щита. Швы между костями передней части крыши неразличимы. Пинеальное отверстие расположено в задней части орбитального либо в передней части посторбитального отделов. Щечная пластина сравнительно короткая. Жаберная область, особенно у поздних форм, длинная; maxillare высокое сзади. Processus oticalis (*Megapomus markovskiy*) не развит, ушная связь palato-quadratum лигаментарная. Нижние челюсти с парой клыкоподобных передних зубов. Поверхность зубов гладкая. Дентинные складки зубов простые и глубокие, между ними заходит кость. Бранхиостегадная серия укорочена. Срединное gulare маленькое либо отсутствует. Praearticulare, по-видимому, достигает впереди симфиза. Сенсорные каналы с многорядным расположением пор проходят в верхней части губчатого слоя либо непосредственно на поверхности костей. Cleithrum может сливаться с clavicula. Чешуя ромбическая.

Сравнение. От генетически, вероятно, близких остеолепидин и от гиروطихин отличаются большей ветвистостью сенсорных каналов и их поверхностным положением, короткой щечной пластиной, сильно укороченной бранхиостегальной серией, редукцией срединного *gularе* и длинной жаберной областью (поздние формы). От гиروطихин, с которыми описываемое подсемейство имеет сходную микроструктуру зубов, отличаются, кроме того, длинным отико-окципитальным отделом и характером связей небо-квадратного комплекса с нейрокранием.

Состав: Три рода: *Latvius* Jarvik, 1948; *Megapomus* Vorobyeva, gen. nov.; *Glyptopomus* Agassiz, 1844.

Замечание. Семейство Glyptopomidae было установлено Гудричем (Goodrich, 1909) по единственному роду *Glyptopomus*. Плохая сохранность материала привела к включению в диагноз ряда ошибочных указаний, в частности — на отсутствие пинеального отверстия и удлиненность лопасти грудного плавника (ср. Берг, 1955). В последнее время род *Glyptopomus* вновь стали относить к сем. Osteolepidae (Jarvik, 1950). Нами в состав глиптопомин помимо типового включаются еще два рода.

Распространение. Верхний девон Европы, Северной Америки и Сибири.

Род *Latvius* Jarvik, 1948

Osteolepis, pars: Gross, 1933, с. 55, 56; 1935, с. 42, 59; 1936а, с. 133–136.

Latvius: Jarvik, 1948, с. 280; Jessen, 1966а, с. 308.

Типовой вид — *Osteolepis grewingki* Gross, 1933; снеогогорские слои верхнего девона (фран); Латвия, р.Персе, местонахождение Кокнесе.

Диагноз. Череп сравнительно широкий, жаберная область умеренно длинная. Крыша черепа круто изогнута у переднего края и умеренно — в области слезно-челюстных выемок. Ноздри в верхней половине субнариального угла более или менее видны сверху. Субнариальный и преорбитальный углы прямые. Слезно-челюстные выемки глубокие и прямоугольные. Атмосфеноидный щит чуть длиннее отико-окципитального Пинеальное отверстие крупное, расположено медиальнее или антеро-медиальнее передних концов париетальной ямочной линии, впереди посторбитальных углов. Париетальные линии достигают заднего края щита латеральнее срединного шва. Высота squamosum в 1,5–1,6 раза, jugale по крайней мере в 1,7 раза уступают длине. Ямочная линия quadrato-jugale впереди. Maxillare высокое. Operculum короче отико-окципитального щита. Бранхиостегальная серия умеренно длинная. Срединное *gularе* имеется. Задняя часть эндохондральной крыши перекрывается экстраскапулярной серией¹. Область базикапсулярной фронтанели окостеневает. *Bulla acustica* слабо развита. Типичных заушных отростков нет. Супрафарингеальные элементы первой жаберной дуги прикрепляются к паротикальным гребням. Бриджиевы ямы сближены, широко открыты снизу. Срединный затылочный гребень в виде раздвоенного выступа над *foramen magnum*. Нотохондральный канал узкий. Сенсорные каналы проходят в губчатом слое, поры их многочисленные, в несколько рядов. Кости и чешуя покрыты паркетом космина.

Сравнение. Отличается от типового рода присутствием космина на покровных костях и чешуе, относительно длинным атмосферноидным щитом, коротким operculum и, возможно, гетероцеркным (*Latvius deckerti*) хвостом, прохождением сенсорных каналов в губчатом слое и многочисленностью их выводных пор.

Состав. Три вида: *Latvius deckerti* Jessen, 1966; *L. grewingki* (Gross, 1933); *L. obrutus* Vorobyeva, sp. nov.

Распространение. Верхний девон, фран; ФРГ, Рейнская обл.; СССР — Латвия, Ленинградская обл. и, возможно, Красноярский край.

¹ Особенности строения нейрокrania даются по *Latvius obrutus*.

Наименование от *obrutus* (лат.) – заброшенный.

Голотип – ПИН № 54/243; задняя часть черепа; Ленинградская обл., р. Сясь, дер. Столбово; верхний девон, франкий ярус, порховские слои; табл. V, фиг. 1; рис. 32.

Диагноз. Крупные рыбы, длиной свыше 1 м. Отико-окципитальный отдел достигает наибольшей ширины на уровне спиракулярной выемки; задний край щита вогнутый с выступающими назад *extratemporalia* и *tabularia*. Поры сенсорных каналов мелкие, многочисленные (до 15–20 рядов). Чешуя мелкая и невысокая.

Описание. Отико-окципитальный отдел нейрокrania высокий (табл. V, фиг. 1; рис. 32). Паротикальные гребни (*сгп*) резко выступают наружу и ушные капсулы не выделяются на боковой стенке эндокrania. Задний конец гребня представляет конусовидный, отогнутый вентро-латерально отросток (*прос*), выстилающий дно *fossae Bridgei*. Максимальная ширина отдела совпадает с передним краем паротикальных гребней и *tabularia*, превосходя здесь высоту затылка в 1,3 – 1,4 раза. Типичных заушных отростков у задневнутреннего угла *fossae Bridgei*, служивших местом прикрепления супрафарингеальных элементов первой жаберной дуги, нет. Площадка для *suprapharyngeale I* расположена на заднебоковом крае паротикального гребня, непосредственно впереди его вершины и лишена периостальной выстилки. С таким смещением жаберных дуг связано изменение места прикрепления их мускулатуры с заднего края *fossae Bridgei* на наружный. Соответственно паротикальный гребень на этом участке необычно расширен и образует хорошо выраженную, обращенную вентро-латерально серповидную площадку. На уровне задней трети эта площадка подразделена коротким вертикальным гребнем. Ее задняя часть служила, по-видимому, местом прикрепления *m. levator branchialis I* (*mlb I*), а передняя – *m. adductores hyomandibulae et opercularis* (*maho*). Сзади эта часть паротикального гребня укреплена поперечным выступом, связывающим вентральную поверхность гребня с боковой стенкой эндокrania, непосредственно впереди отверстия для *n. vagus* (*X*). Сверху паротикальный гребень широко перекрывает яремную борозду (*grju*), которая прослеживается до уровня вершины гребня, где в ней открывается отверстие IX нерва. Крупное отверстие в передней части борозды могло соединять боковую вену головы с медиальной веной. Позади выхода IX нерва находится отверстие (*пг?*), топографически соответствующее выходу *n. vagus* у *Eusthenopteron* (Bjerring, 1968). У основания паротикального гребня расположена ямка с крупным отверстием для основного ствола *n. vagus*. Дорсо-медиальнее, у края *fossae bridgei*, имеется, по-видимому, выход для *n. lateralis posterior X* (*nlp*). Впереди или вентро-каудальнее выхода *n. vagus* расположено маленькое отверстие, связанное желобком с яремной бороздой и проводившее, вероятно, анастомоз между X и IX нервами. Отверстие, открывающееся на латеральном крае паротикального гребня или несколько вентральнее, могло проводить дорсальную ветвь *n. lateralis posterior X* к надвисочной комиссуре либо ветвь *n. glossopharyngeus* – к надглазничному каналу (*rlpd?*).

Стенка ушной капсулы ниже яремной борозды полностью окостеневает. *Bulla acustica* представлена, по-видимому, маленьким отростком у вентрального края яремной борозды, вентро-каудальнее которого имеется другой, менее развитый. Вершины отростков лишены периостальной выстилки, свидетельствуя о прикреплении к ним инфрафарингеальных элементов первой и второй жаберных дуг (*IbI, II*). Поверхность эндокrania между отростками, позади и впереди них занята понижением, соответствующим, по-видимому, эмбриональной базикапсулярной фонтанели.

Базальная пластинка узкая и удлиненная, боковые выступы ее слабо выражены. Вдоль вентро-латеральных краев проходит глубокая и узкая борозда латеральной аорты, которая почти достигает впереди вертикали гиомандибулярных фасеток, сильно выполаживаясь в затылочной области (*gad*, рис. 32, B).

Затылочная область высокая, подразделена нечетко выраженными вертикальными гребнями на четыре сегмента, из которых задний очень короткий. Впереди каждого из гребней имеется по отверстию, пропускавшему корешки XII нерва.

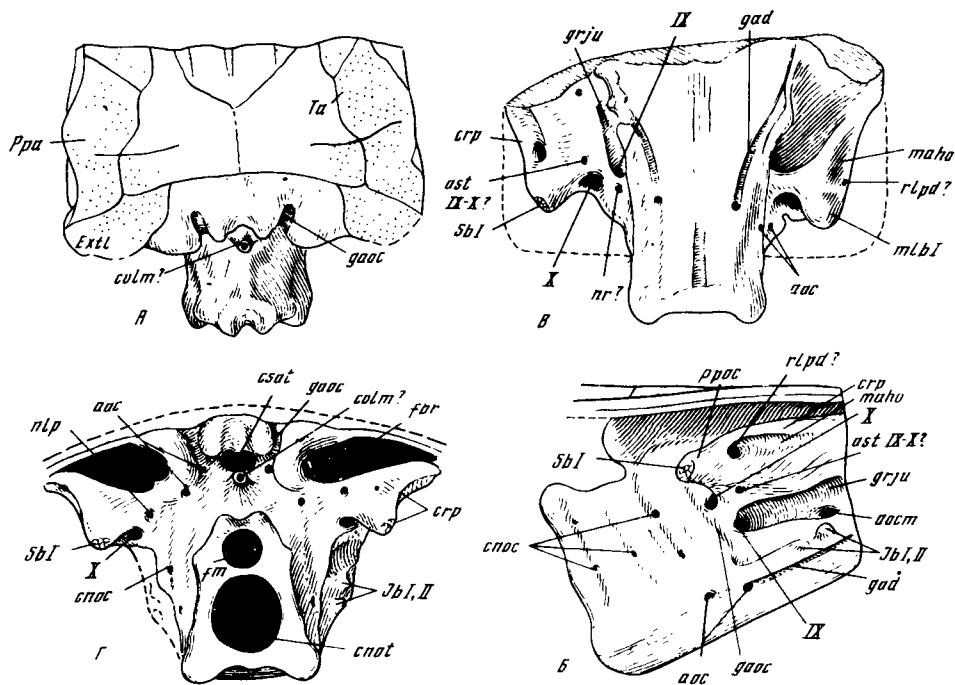


Рис. 32. *Latvius obrutus* sp. nov. (x1); голотип, ПИН, № 54/243, otico-occipitale; А – сверху, Б – сбоку, В – снизу, Г – сзади; Ленинградская обл., дер. Столбово; верхний девон, порховские слои

Расположение отверстий подтверждает, что гребни связаны с прикреплением сегментальной мускулатуры (Romer, 1937).

Затылочная артерия (a. occipitalis, aoc), отделившись от боковой аорты, прободает край базальной пластинки и выходит на поверхность на дне борозды латеральной аорты у переднего края второго затылочного сегмента. Артерия следовала вверх в бороздке, ограниченной передним затылочным гребнем, в дне которой открываются четыре-пять отверстий для ее ветвей. Далее она огибала, по-видимому, нижний медиальный угол fossae bridgei и через отверстие между ямой и cavum supraoticum проникала под отико-окципитальный щит. Ниже fossae bridgei артерия отделяла переднюю ветвь в короткую бороздку, заканчивающуюся отверстием на вертикали выхода переднего корешка XII нерва.

Cavum supraoticum (csot, рис. 32, Г) открывается сзади большим отверстием под массивным выступом эндокраниальной крыши otico-occipitale. Помимо эндолимфатических протоков в cavum supraoticum проходила, по-видимому, затылочная вена¹. Ниже отверстия cavum supraoticum расположен пронизанный канал конусовидный выступ, через который могла проходить срединная вена среднего мозга (v. longitudinalis mesencephali, cvlm?), аналогичная таковой Anura (ср. Gaupp, 1904) и впадающая у них в затылочную вену.

Срединный затылочный гребень над верхним краем foramen magnum (fm) резко расширяется в массивный раздвоенный дорсальный выступ. Отчетливый бугорок под выступом использовался, возможно, для прикрепления одной из задних жаберных дуг. Fossae Bridgei составляют примерно половину ширины черепа между вершинами паротикальных гребней. Медиальная их стенка массивная, выдается назад.

Нотохордальное отверстие (spot) диаметром немногим более 1/4 высоты затылка и вдвое превосходит foramen magnum. Судя по излому базальной пластинки, дно нотохордального канала окостеневало.

Чешуи (табл. V, фиг. 2) диаметром менее 10 мм, высота свободной поверхности уступает длине. Нижний и задний края закругленные. Борозда, отделяющая свободную поверхность от перекрываемой, сравнительно широкая.

¹ У Anura последняя следует вперед под дермальную крышу через foramen magnum.

Размеры голотипа: высота затылка 41 мм; максимальная ширина у переднего края паротикальных отростков 60 мм.

Сравнение. Отличается от других видов *Latvius* крупными размерами, пропорциями отико-окципитального отдела и конфигурацией заднего края щита, мелкими и многочисленными сенсорными порами, мелкой чешуей.

Материал. Кроме голотипа чешуя и фрагментарные остатки дермальных костей из типового местонахождения. Сборы Д.В.Обручева, колл. ПИН № 54.

Род *Megapomus* Vorobyeva, gen. nov.

Название от mega (греч.) — большой и pomus (лат.) — жаберный.

Типовой вид — *Megapomus markovskiy* Vorobyeva, sp. nov.; задонские слои верхнего девона Орловской обл.

Диагноз¹. Рыбы средних размеров с длинной жаберной областью. Крыша впереди и в области слезно-челюстной выемки почти отвесно изогнута вниз. Ноздри сравнительно низко расположенные, почти не видны сверху. Субнариальный и преорбитальный углы прямые. Слезно-челюстные выемки мелкие. Атмосфеноидный щит чуть длиннее отико-окципитального. Пинеальное отверстие крупное, расположено в посторбитальном отделе. Pariетальные ямочные линии короткие. Длина щечной пластины вдвое превосходит высоту и почти вдвое длину отико-окципитального щита. Длина squamosum ненамного больше, длина jugale равна высоте. Высота quadrato-jugale в 1,5 — 1,6 раза уступает длине; ямочная линия впереди. Maxillare высокое. Operculum много длиннее отико-окципитального щита. Бранхиостегальная серия состоит из трех костей и едва заходит между gularia. Срединное gulare отсутствует. Эндокраниальная крыша сзади перекрывается дермальным щитом. Базикапсулярная фонтанель имеется. Bullae acustica в виде массивных выступов. Супрафарингеальный элемент первой жаберной дуги прикрепляется к заушному отростку. Fossae bridgei широко раздвинуты, срединный затылочный гребень одинарный и непрерывный. Нотохордальный канал широкий. Сенсорные каналы проходят в толще губчатого слоя, открываются на поверхности многочисленными порами. Кости и чешуя покрыты слоем космина. Лопасты грудных плавников удлиненные.

Сравнение. По основным пропорциям черепных костей обнаруживает большое сходство с *Latvius*. Отличается от него формой слезно-челюстных выемок, задним положением пинеального отверстия, длинным operculum, некоторыми особенностями строения отико-окципитального отдела нейрокrania (от *L. obrutus*). От *Glyptopomus* отличается более длинным атмосфеноидным щитом, относительно низким squamosum, высокими quadrato-jugale и maxillare, короткой бранхиостегальной серией, наличием косминового паркета на костях и чешуе.

Состав. Три вида: *Megapomus markovskiy* Vorobyeva sp. nov.; *M. heckeri* Vorobyeva, sp. nov.; *M. punctatus* Vorobyeva sp. nov.

Распространение. Верхний девон, фамен Европейской части СССР.

Megapomus markovskiy Vorobyeva, sp. nov.

Табл. V, фиг. 3; рис. 4, Б, 33

Вид назван в честь палеонтолога Б. П. Марковского, которому принадлежит находка голотипа.

Голотип — ПИН № 2657/1; череп с плечевой областью и частично лопастью правого грудного плавника; Орловская обл., лев. берег р. Любовши, с. Русский Брод; верхний девон, фамен, задонские слои; табл. V, фиг. 3; рис. 33.

Диагноз. Ноздри округлые, расположены вплотную к середине переднего края слезно-челюстной выемки. Орбитальная вырезка занимает около 0,3 длины атмосфеноидного щита; длина ее втрое превосходит глубину. Пинеальное отверстие

¹ Составлен преимущественно на основе типового вида.

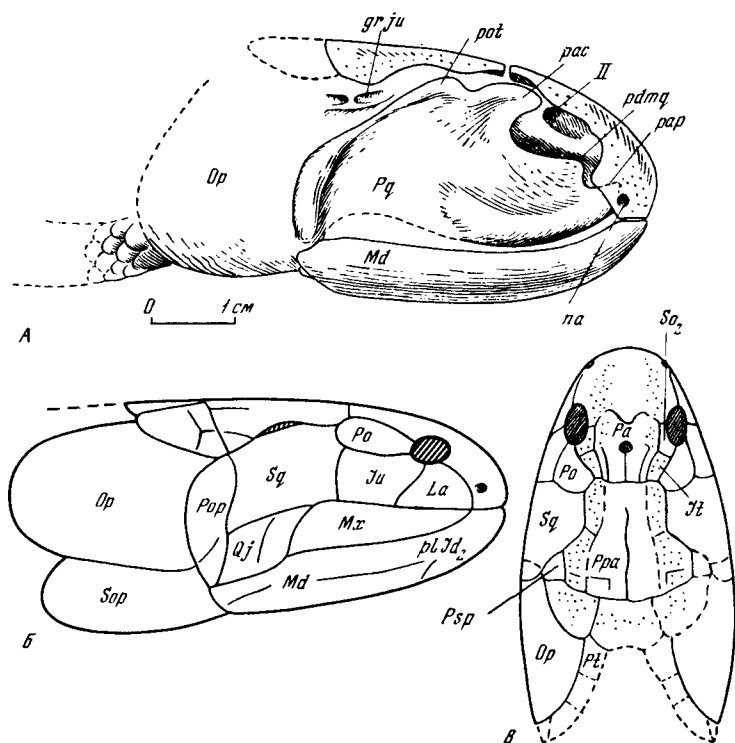


Рис. 33. *Megapomus markovskyi* gen. nov., sp. nov., голотип, ПИН № 2657/1;

А – вид на нейрокраний с palato-quadratum сбоку ($\times 1$); Б – череп сбоку ($\times 2/3$); В – череп сверху ($\times 1$); Орловская обл., дер. Русский Брод; верхний девон, задонские слои

ромбической формы, расположено на уровне передних концов париетальных ямочных линий, $c/b = 0,25$. Преорбитальный отдел составляет примерно $1/2$ длины щита; посторбитальный – $2/5$ длины орбитального и преорбитального вместе. Ширина крыши у преорбитальных углов около $0,9$, в области орбитальных вырезок $0,6$ длины этмосфеноидного щита. Отико-окципитальный отдел низкий и узкий. Ширина крыши в посторбитальной выемке около $0,5$; у спиракулярной вырезки и у заднего края $1,5$ длины отико-окципитального щита. Спиракулярная выемка глубокая, составляет около $1/2$ длины щита, образована в равной мере *supratemporale* и *tabulare*. *Lacrimal* одинаково высокое у переднего и заднего краев орбитальной вырезки, длина в $1,6$ раза превышает высоту. Высота *maxillare* в 4 раза меньше длины. Передняя вертикальная ямочная линия нижней челюсти сдвинута рострально, k/m около $2,7$. *Supratemporale* относительно уже *tabulare*.

Описание. Голова змеевидная – длинная и узкая, плавно сужающаяся позади праеорперкулум. Наибольшая высота черепа на уровне праеорперкулум примерно в $2,5$ раза меньше его длины (считая от заднего края *operculum*). Орбитальные вырезки в $1,5$ раза длиннее слезно-челюстных; отчетливо сдвинуты назад: $v/w = 1,5$, вырезки образованы *supraorbito-tectale*, *supraorbitale anterior* и *supraorbitale posterior*, отделяющим *intertemporale* от орбиты. *Intertemporale* составляет около $1/4$ длины этмосфеноидного щита, ширина его переднего края примерно в $1,5$ раза меньше длины (рис. 33, В). Длина *parietalia* в $1,6$ раза превосходит ширину их средней части. Впереди эти кости почти достигают уровня переднего края орбитальных вырезок. Длина *supratemporale* и *postparietale* примерно втрое, *tabulare* почти вдвое больше ширины этих костей. *Extratemporale*, по-видимому, образует край брызгальца.

Швы между костями щечной пластины (рис. 33, В) хорошо различимы. *Lacrimal* короткое и высокое (длина вдвое больше высоты), шов с *jugale* длинный и косой, $ht_1/ht La$ около 1 . *Jugale* образует заднюю половину нижнего края орбиты. Задний край *postorbitale* незначительно заходит за границу щитов, длина кости в $1,2-1,3$ раза больше высоты и достигает $0,4$ длины отико-окципитального щита. Длина *squamosum* составляет около $0,7$ длины отико-окципитального щита; высота перед-

него края кости в 1,5 раза больше высоты заднего. Антеро-дорсальный угол слабо выдается, вентральный не выражен. Шов с maxillare короткий. Praeoperculum узкое, ширина в 2,5 раза превышает длину. Ямочная линия quadrato-jugale проходит на границе передней трети кости, достигая ее вентрального края. Maxillare составляет около 1,2 длины отико-окципитального щита, высокое сзади, передний дорсальный угол не выражен, задний с закругленной вершиной. Длина operculum составляет около 2/5 общей длины черепа и в 1,3 раза превышает высоту кости. Suboperculum немного короче и вдвое ниже operculum. Боковые gularia узкие (длина в 3,3 раза больше ширины) и короткие (достигают 3/4 длины нижней челюсти и около 1,6 длины отико-окципитального щита). Бранхиостегальные лучи имели незначительную переднюю протяженность — до уровня заднего края maxillare.

Palato-quadratum с массивным восходящим (pac), слабо обособленным, дорсально расположенным ушным (pot) и хорошо развитым дорсо-медиальным (pdmq) отростками (рис. 33, А).

Нижняя челюсть вдвое длиннее отико-окципитального щита. Высота ее в 4,7 раза уступает длине. Границы между инфрадентальными костями неразличимы.

Группы мелких сенсорных пор на черепе не прослеживаются.

Чешуя ромбическая, на лопасти грудного плавника мелкая.

Размеры голотипа: длина черепа до заднего края operculum — 68 мм; длина атмосфероидного щита — 24 мм; длина нижней челюсти — 42,5 мм.

Материал. Голотип.

Megarotus heckeri Vorobyeva, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1; рис. 11, Е; 34

Назван в честь Р.Ф.Геккера.

Голотип — ПИН № 835/1; отико-окципитальный отдел черепа; Ленинградская обл., пр. берег р. Малый Тудер, Билово, обн. 4, сл. 4; верхний девон, фаменский ярус, билковские слои; табл. VI, фиг. 1; рис. 34.

Диагноз. Отико-окципитальный отдел сравнительно узкий и низкий впереди, значительно повышается и расширяется сзади. Ширина крыши в посторбитальной выемке составляет 0,6, в области спиракулярной выемки 0,8 и у заднего края не менее 1,6 длины отико-окципитального щита. Спиракулярная выемка мелкая и короткая; занимает не более 1/3 длины щита; большая часть ее образована supratemporale, которое отчетливо длиннее tabulare, достигая равной с ним ширины. Длина extratemporale составляет около 1/3 длины щита. Височная стенка впереди низкая. Яремная борозда узкая, латерально замкнутая. Отверстия для v. cerebrealis media небольшое, в передней части борозды. Отросток базальной пластинки, ограничивающей латерально базикапсулярную вырезку, короткий. Вентральная гиомандибулярная фасетка расположена медиальнее и несколько позади дорсальной.

Описание. Швы между костями отико-окципитального щита широкие и глубокие, срединный шов в задней части извилистый (табл. VI, фиг. 1а). Postparietalia составляют более половины ширины переднего края щита, расширяясь кзади вдвое. Длина supratemporale вдвое, длина tabulare — в 1,5 раза превышают ширину. Наибольшая ширина otico-occipitale (на уровне задней трети) втрое больше его высоты у заднего края и немного уступает общей длине. Ушные капсулы небольшие, около 2/5 длины отдела, примерно равной длины с префациальными комиссурами. Ушной выступ образует почти прямой угол с височной стенкой, составляя около половины длины otico-occipitale (табл. VI, фиг. 1б). На дорсальной поверхности выступа развит глубокий желоб для боковой вены головы (grju), ограниченный сверху продольным гребнем височной стенки. На переднем конце желоба имеется отверстие для средней мозговой вены (vcm). У входа в яремный канал в желобе различается отверстие для г. hyomandibularis VII (VII hy). Впереди и медиальнее него находится отверстие, по-видимому, для глазной артерии. Канал для г. palatinus VII (VII pal) открывается на вентральной поверхности в средней части выступа. Боковая стенка ушного выступа высокая и почти отвесная, с неглубокой дор-

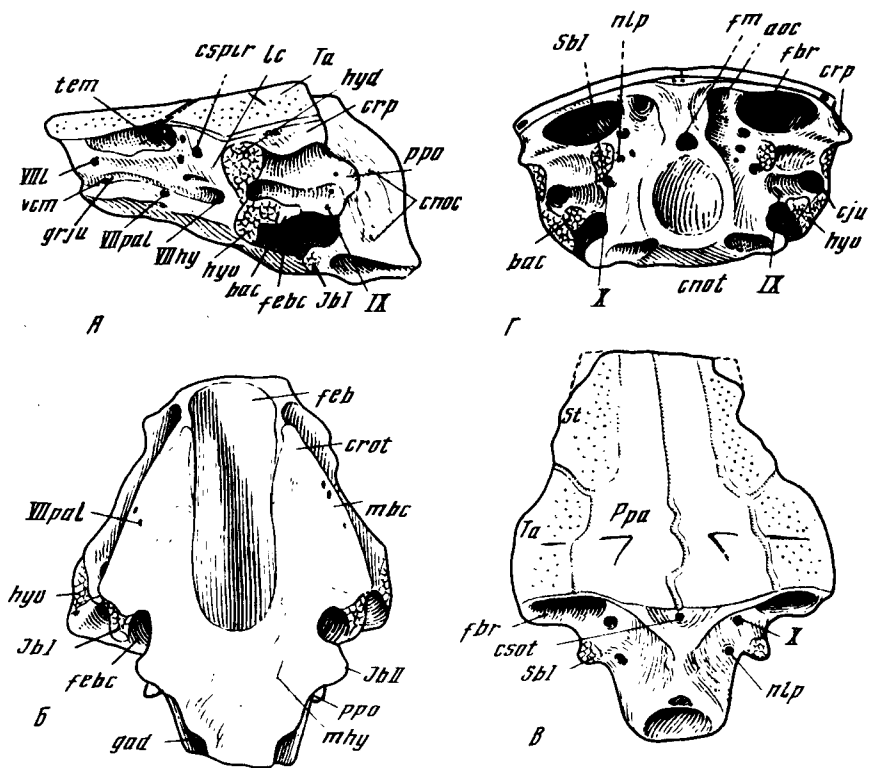


Рис. 34. *Megarotus heckeri* gen. nov., sp. nov. ($\times 2$); голотип, ПИН № 835/7, отико-окципитальный отдел черепа:

А — сбоку, Б — снизу, В — сверху, Г — сзади; Ленинградская обл., дер. Билово; верхний девон, билловские слои

сальной выемкой у переднего конца¹. Выемка, возможно, образуется в связи с тем, что *v. caritis lateralis* принимала здесь *v. cerebialis media*, увеличиваясь при этом значительно в размерах.

Над передним концом яремного желобка на височной стенке имеется сравнительно крупное отверстие для *n. ophthalmicus lateralis* VII (VII 1), от которого назад ведет желобок для *g. oticus* VII. Особых отверстий для *n. maxillaris* и *mandibularis* V нет, и эти нервы, по-видимому, проходили через интракраниальную щель вместе с *n. profundus* V.

Vulla acustica подстилает яремный желобок непосредственно позади яремного канала. Ее вершина направлена назад и имеет периостальную выстилку (*bac*, рис. 34, А, Г). Латеральная комиссура (*lc*) расположена в средней части *otico-occipitale*, будучи представлена сравнительно узкой перемычкой. Сочленовные фасетки для гиомандибулы находятся на уровне *extratempurale* и центра *tabulare* (*hyu*, *hyd*, рис. 34). Дорсальная из них обращена латерально и немного назад, большая передняя часть ее верхнего края контактирует с *tabulare*. Вентральная фасетка вытянута по горизонтали и переходит с задней поверхности латеральной комиссуры на боковую стенку ушной капсулы; отсутствие периостальной выстилки на вентро-медиальном крае свидетельствует о развитии в ней хряща. Снизу фасетка слегка вырезана базикапсулярной фонтанелью (*febc*, рис. 34, А, Б).

Фасетки для прикрепления инфрафарингеальных элементов двух передних жаберных дуг отчетливо не выражены. *Inpharyngeale* II прикреплялось, очевидно, к боковому выступу базальной пластинки у задненижнего края вестибулярной фон-

¹ Подобная выемка отмечена у *Osteolepis macrolepidotus* (Thomson, 1965) как место прикрепления ушного отростка *palato-quadratum*. Однако признаков ушной связи на поверхности выступа не отмечается.

танели (Ib II), а inpharyngeale I — либо к аналогичному выступу у передненижнего края фонтанели, подстилающему вентральную фасетку гиомандибулы, либо к хрящу, заполнявшему вестибулярную фонтанель (Ib I).

Позади дорсальной гиомандибулярной фасетки развит отчетливый околоушной гребень или отросток (*crista*, *a. processus parotica*, *ср*), передний край которого нависает над задневерхним углом фасетки, а задний образует наружный задний угол бриджиевой ямы, выступая слегка назад от нее. Дорсальная поверхность гребня покрыта *extratemporale*, латеральным краем *tabulare* и передним латеральным углом *extrascapulare laterale*.

На задней поверхности ушной капсулы, под нижневнутренним углом *fossae bridgei*, выступает хорошо развитый заушной отросток (*processus postoticus*, *ppo*), закругленная вершина которого служила местом прикрепления супрафарингеального элемента первой жаберной дуги (*Sb I*, *ср. Jarvik, 1954*). Нижний край *fossae Bridgei* выступает назад гребнем, соединяющим *cristae parotica* с основанием заушного отростка. Задняя часть яремного желоба по выходе из яремного канала (*сju*) прослеживается до уровня этого отростка. У самого выхода из канала яремный желоб отделяет короткую дорсальную ветвь, вероятно, для *v. hyoidea*, которая должна была обогнуть в таком случае дорсальную сочленовную головку гиомандибулы. У основания заушного отростка в дне яремного желоба различимо отверстие IX нерва (IX). Непосредственно позади отростка имеются три более крупных отверстия: два нижних, сближенных для XII, и верхнее — для X нервов. Над последним, на уровне верхнего края отростка, находится крупное отверстие для *n. lateralis posterior X* (*nlp*, *рис. 34, Г*).

Впереди стенка ушной капсулы круто изогнута медиально, будучи резко обособлена от височной стенки. Отверстие спиракулярного канала (*cspir*, *рис. 34, А*) на этой стенке расположено на вертикали с отверстием для *n. hyomandibularis VII* и немного позади отверстия для *n. palatinus VII*. Спиракулярный канал соединен с отверстием *n. ophthalmicus lateralis VII* отчетливой бороздкой, расположенной непосредственно над яремной и вмещавшей, очевидно, *n. oticus*. В задней части борозды и впереди спиракулярного канала различимы три маленьких отверстия, соответствующих, по-видимому, венозным отверстиям (*ср. Megalichthys — Romer, 1937, фиг. 2, vrg.*). Антеро-медиальнее спиракулярного канала, вблизи дермальной крыши, имеется маленькое отверстие, возможно пропускавшее веточку затылочной артерии.

Височная стенка (*tem*) над бороздой *n. oticus VII* сильно наклонена медиально, формируя с дермальной крышей глубокую нишу. На стенке ниши различимы три понижения, из которых заднее самое глубокое. В этой области мог помещаться *m. levator arcus palatini* и начинаться *m. protractor hyoideus*. Сюда же частично могли перемещаться и нижнечелюстные аддукторы.

Задняя вырезка *fossae bridgei* (*fbr*) занимает около 1/4 ширины *otico-occipitale*. Латеральная стенка ямы, по-видимому, почти совпадает с верхне-боковым краем ушной капсулы. Гребень вдоль нижнего края ямы пересекается одной либо двумя косыми насечками, продолжающимися по ее дну, которые сзади связаны поперечной бороздой. Широкая овальная площадка между краем *fossae Bridgei* и дорсальным гребнем яремной борозды, которая тянется от латеральной поверхности заушного отростка до основания *crista parotica*, могла служить местом прикрепления мускулов (*m. adductor operculis?* и *m. adductor mandibularis*). Вряд ли, однако, в этой области брал начало *m. levator hyoideus* (Thomson, 1967a), проникавший в заднюю часть *fossae bridgei*¹.

Нотохордальное отверстие (*spot*) занимает примерно 1/3 высоты отдела и в 2,5 раза превосходит по диаметру *foramen magnum* (*fm*). Срединный участок заднего края эндокраниальной крыши выступает из-под щита треугольной площадкой, на дорсальной поверхности которой имеется углубление, продолжающееся под дермальную крышу и заканчивающееся впереди овальным отверстием. Углубление соответствует, очевидно, *cavum supraoticum* (*csot*) и вмещает выросты эндолимфати-

¹ Сам Томсон (Thomson, 1967a) реконструировал прикрепление *m. protractor hyoideus*, являющегося, как известно, гомологом *m. levator hyoideus*, у височной стенки эндокrania совместно с *m. levator arcus palatini*.

ческих протоков (ср. Jarvik, 1954, фиг. 1 в). Срединный гребень затылочного отдела, разделяющий осевую мускулатуру, хорошо выражен; у края *foramen magnum* гребень треугольно расширяется. Над расширением по бокам его имеются маленькие отростки, которые могли служить местом прикрепления супрафарингиального элемента второй жаберной дуги. Глубокая борозда латеральной аорты (*gad 3*, рис. 34, Б) впереди ограничена боковым выступом базальной пластинки. Затылочная артерия, отходящая от нее, выходила на поверхность на уровне верхнего края вестибулярной фонтанели и далее шла дорсально на крышу, вероятно, через отверстие в глубоком кармане медиальнее *fossae bridgei* (*aoc*, рис. 34, Г).

Боковая стенка затылочного отдела подразделяется слабо выраженными вертикальными гребнями на три сегмента и изрезана бороздками и гребешками — отпечатками проходивших здесь сосудов и нервов. Базальная пластинка глубоко вырезана вестибулярной (базикраниальной) фонтанелью (*feb*, рис. 34, Б), которая спереди ограничена выступом базальной пластинки: вероятным местом прикрепления *inpharyngeale I*. Позади него почти вся поверхность пластины занята отчетливой продольно-вытянутой площадкой для прикрепления *n. subcranialis (mbc)* (ср. Vjerding, 1967). Задний выступ для *inpharyngeale* расположен на вертикали заднего отростка. Медиальнее базикраниальной вырезки (*febcs*) на базальной пластинке развито понижение, аналогичное площадке для *n. subcranialis (mhy)*. Не исключено, что сюда прикреплялась сильная гинаксиальная мышца, которая могла быть частичным антагонистом упомянутого мускула.

Сравнение. Отличается от *Megapomus markovskiyi*, по-видимому, относительно широким и высоким сзади отико-окципитальным отделом, мелкой и короткой спиракулярной выемкой, длинным и узким *supratemporale*.

Материал. Голотип и чешуи, сборы Р.Ф.Геккера, колл. ПИН № 635.

Megapomus punctatus Vorobyeva, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 2—4

Название от *punctatus* (лат.) — точечный.

Голотип — ПИН № 805/2; неполный отико-окципитальный отдел; Белоруссия, район Орши, с. Масловка; верхний девон, фаменский ярус данково-лебедевские слои, табл. VI, фиг. 2.

Диагноз. Отико-окципитальный отдел высокий. Спиракулярная выемка, по-видимому, длинная и мелкая, образована преимущественно *tabulare*. Длина *extratemporale* составляет не менее 1/3 длины щита. *Tabulare* длиннее *supratemporale*. Височная стенка впереди сравнительно высокая. Яремная борозда широкая, латерально открытая; отверстие для *v. cerebialis media* большое, расположено в ее средней части. Отросток базальной пластинки, ограничивающий латерально базикапсулярную вырезку, длинный. Вентральная гиомандибулярная фасетка примерно в одной вертикальной плоскости с дорсальной.

Описание. *Otico-occipitale* (табл. VI, фиг. 2) слегка понижается впереди гиомандибулярных фасеток. Передняя стенка ушной капсулы круто изогнута медиально. Общая протяженность височной стенки, по-видимому, уступала ушной капсуле.

Ушной выступ широкий, с низкой боковой стенкой (*crot*, табл. VI, фиг. 2б). Вероятное отверстие для *n. palatinus VII* (*VII pal*) прослеживается на изломе передней части его бокового края. Продольный гребень, ограничивающий яремный желоб дорсально, далеко отстоит от ушного выступа. Желоб занимает почти половину высоты височной стенки, на дне его различимы два отверстия: заднее на вертикали спиракулярного канала пропускало, вероятно, *a. orbitalis*; переднее открывалось в медиальной стенке желоба, примерно посередине височной стенки и предназначалось, по-видимому, для *v. cerebialis media*, сливавшейся с *v. capitis lateralis*.

Непосредственно над яремной проходит отчетливо выраженная борозда для *g. oticus VII*, ограниченная сверху продольным гребнем. Выше этой борозды височная стенка изогнута медиально, формируя нишу для *m. levator arcus palatini*. Повышение на дне ниши подразделяет ее на две ямки, соответствующие задней и средней мышечным ямкам *Megapomus heckeri*.

Вентральное отверстие спиракулярного канала смещено (по сравнению с *Megaromus heckeri*) дорсо-медиально, располагаясь на уровне средней части спиракулярной выемки. Канал этот очень короткий и широкий, открывается в бриджеву яму двумя отверстиями, разделенными узкой костной перемычкой, которая дорсально соединяется с дермальной крышей. У переднего края перемычки в дне инфраорбитального сенсорного канала прослеживается небольшое отверстие. Подразделение дорсального отверстия спиракулярного канала на два связано, возможно, с дифференциацией желобка внутреннего органа и г. oticus, иннервировавшего сенсорный канал. Широкий желобок, впадающий в спиракулярный канал позади бороздки для г. oticus VII, мог вмещать дивертикул спиракулярной полости.

Fossae bridgei глубокие и широкие, покрывают всю область ушных капсул. Медиальный край их совпадает с уровнем латеральной стенки нотохордального канала, передний почти достигает спиракулярного канала, крыша ям образована отико-окципитальным щитом.

Латеральная комиссура расположена, как и у *Megaromus heckeri*, на уровне tabulare и непосредственно позади спиракулярной выемки. Книзу она расширяется и несет обращенную латерально, слегка вогнутую трапециевидную площадку, гладкая поверхность которой указывает на ее непосредственное соприкосновение с выстилкой спиракулярной полости. Сочленовные поверхности гиомандибулярных фасеток большие, глубоко вогнутые, обращенные постеро-латерально. Дорсальная сильнее выдается латерально и лишь слегка смещена вперед, так что линия прикрепления гиомандибулы более отвесная, чем у *Megaromus heckeri*. Верхний край дорсальной фасетки совпадает с дорсо-латеральным краем otico-occipitale. Большая задняя часть его перекрывается extratemporalе. Парокципитальный отросток вдоль дорсо-латерального края ушной капсулы впереди переходит в острый гребень, нависающий над краем дорсальной фасетки. У основания отростка, на задней стороне капсулы, развита овальная площадка, по-видимому, для прикрепления аддукторных мышц.

Вершина bulla acustica направлена назад и несет вогнутую сочленовную площадку. От яремной борозды у входа в яремный канал отделяется антеро-дорсальный желобок, связанный, вероятно, с v. hyoidea. На боковом крае bullae acustica непосредственно позади вентральной гиомандибулярной фасетки имеется отверстие, возможно, для передней ветви n. glossopharyngeus, образующей анастомоз с n. hyomandibularis VII.

Базальная пластинка снаружи от базикраниальной вырезки почти целиком занята двумя мышечными площадками (табл. VI; фиг. 26). Площадка для m. subcranialis занимает латеральное положение на вентральной поверхности ушного выступа и медиально отделяется гребнем от расширяющейся кзади площадки, по-видимому, для гипаксиальных мышц. Посередине медиальной мышечной площадки, у края базикраниальной вырезки, имеется отверстие, возможно, для заднего корешка n. abducens.

Каудально площадку для m. subcranialis продолжает выступ с шероховатой поверхностью, подстилающий гиомандибулярную фасетку и образующий антеро-латеральный край вестибулярной фонтанели (у *Megaromus heckeri* соответствующий выступ короче и фонтанель менее замкнута латерально). Возможно, что на этот выступ непосредственно налегал заднебоковой край паротической зубной пластинки. На разломе через ушной выступ прослеживаются два продольных канала, из которых верхний соответствует предполагаемому каналу для внутренней сонной артерии (ср. Jarvik, 1954, фиг. 6, gr. a. c. i.).

Сенсорные поры на otico-occipitale густо расположенные — насчитывается до 20 рядов.

Чешуи (табл. VI, фиг. 3, 4) высокие (высота примерно вдвое превосходит длину). Бороздка вдоль переднего края свободной поверхности отчетливо не выражена. Сочленовный отросток слабо развит. Под слоем космина развита сравнительно грубая костная скульптура.

Сравнение. Отличается от двух других видов относительно высоким впереди отико-окципитальным отделом и некоторыми деталями его строения, конфигурацией спиракулярной выемки, пропорциями заднего дермального щита и, по-видимому, более крупными размерами.

Распространение. Верхний фамен, данково-лебебянские слои Белоруссии, Великолукской и Орловской областей.

Материал. Кроме голотипа также чешуя с лев. берега р. Нон, ниже дер. Сабурово, Орловской обл.: Сборы Б.П. Марковского, колл. ПИН № 2657/3 и, возможно, чешуя из эскважины у дер. Лукьяново, Великолукская обл.; сборы Торопецкой партии, колл. ПИН № 805/3.

ПОДСЕМЕЙСТВО MEGISTOLEPIDINAE VOROBYEVA, SUBFAM. NOV.

Диагноз. Рыбы длиной до 1 м, покрытые крупной и толстой ромбической чешуей. Этмоид короткий, составляет около 1/3 длины этмосфеноида. Кости крыши слиты без швов. Пинеальное отверстие расположено в посторбитальном отделе. Внутреннее задненосовое отверстие соединяется с эндохоаной. Передняя нёбная яма с развитой дермальной выстилкой, расположена в предносовом отделе. Сошники с высокими вертикальными пластинами и с короткими задними отростками, контактируют в области вертикальных пластин. Парасфеноид с умеренно коротким и широким шагреневым полем, едва достигает этмоида. Имеется супраптеригоидный отросток. Медиальная этмоидная и супраптеригоидная связи *palato-quadratum*, по-видимому, суставные; базиптеригоидная в виде простого сустава. *Praearticulare* достигает впереди симфиза. Зубы крупноскладчатые в основании, с гладкими стенками, складчатость полиплокодонтного типа. Передние премаксиллярные зубы небольшие. Сенсорные каналы слабо ветвящиеся, проходят глубоко в костях.

Сравнение. Близки к гиروطихинам, от которых отличаются комплексом прогрессивных особенностей (коротким этмоидом "типично остеолепидиформным" строением нёбной поверхности, сложным микростроением зубов). От остеолепидин отличаются прогрессивным строением нёбной ямы, сошников, носовых капсул, микроструктурой зубов. От глиптомин, этмосфеноид у которых неизвестен, — микростроением зубов, крупной и массивной чешуей и менее интенсивной ветвистостью сенсорных каналов.

Состав. Два рода: *Megistolepis* Obruchev, 1955; *Cryptolepis* Vorobyeva, 1975¹.

Распространение. Верхний девон, франкий ярус Тувы и Минусинской котловины, фаменский ярус Латвии.

Род *Megistolepis* Obruchev, 1955

Megalichthys: Обручев, 1941, с. 41, табл. 3, фиг. 7, рис. 8.

Megistolepis: Обручев, 1955, с. 45, табл. 25, фиг. 4; Воробьева и Обручев, 1964, с. 293, табл. 4, фиг. 8.

Типовой вид — *Megistolepis klementzi* Obruchev, 1955; верхний девон, тувинская свита; Красноярский край, Минусинская котловина.

Диагноз. Рыбы с коротким, широко вогнутым передним краем рыла. Крыша черепа уплощенная, круто изогнута вниз в области слезно-челюстных выемок и орбит. Ноздри расположены вблизи вершины слезно-челюстной выемки. Субнариальный угол острый, преорбитальный тупой. Слезно-челюстные выемки короткие, глубокие и прямоугольные. Орбитальные вырезки мелкие. Преорбитальный отдел короткий, посторбитальный длинный. Крыша этмосфеноида узкая. *Intertemporale* длинное. Пинеальное отверстие маленькое, без пластинок, расположено далеко позади передних концов париетальных ямочных линий. Париетальные ямочные линии могут конвергировать к срединному шву. Имеется срединная гулярная пластинка. Зубы с полиплокодонтной складчатостью. Передние нижнечелюстные и срединные премаксиллярные зубы небольшие. Чешуя обычно с тонким срединным ребрышком и мелкопористой свободной поверхностью. Пores сенсорных каналов на этмосфеноиде сравнительно немногочисленные, в один-два ряда.

Состав. Два вида: *Megistolepis klementzi* Obruchev, 1955; *M. doroshkoi* Vorobyeva, sp. nov.

Распространение. Верхний девон, кохайская, тувинская и джаргинская свиты Красноярского края и Тувинской автономной обл.

¹ Описание см. Воробьева, 1975 б.

Megalichthys ? sp. pars: Обручев, 1941, с. 41, табл. 3, фиг. 1, рис. 8.

Megistolepis klementzi: Обручев, 1955, с. 45, табл. 25, фиг. 4; Воробьева и Обручев, 1964, табл. 4, фиг. 8.

Неотип¹ — ПИН, № 781/1; этмосфеноид; Тува, лев. берег р. Таловка, в 55 км выше пос. Таловка; джаргинская свита; табл. VII, фиг. 1; рис. 35.

Диагноз. Ноздри овальные, косо вытянутые прстив вершины слезно-челюстной выемки, частично видны сверху. Lacrimalia не участвуют в образовании крыши. Орбиты занимают латеральное положение. Длина преорбитального отдела составляет 0,4 длины орбитального и посторбитального вместе. Ширина щита у преорбитальных углов достигает 0,6, между орбитами 0,3 и у заднего края не менее 0,3 его длины. Пинеальное отверстие ромбовидное, далеко позади орбит, с/м около 0,2. Чешуи прямоугольные. Складки в малых челюстных зубах с боковыми ответвлениями, в клыках сложноразветвленные. Поры сенсорных каналов средних размеров, могут располагаться в два ряда.

Описание. Длина этмосфеноида (табл. VII, фиг. 1, рис. 35) в 2,3 раза превышает максимальную высоту на уровне гипофизарного отверстия. Этмоид достигает наибольшей ширины на уровне преорбитальных углов. Отношение его ширины к длине и высоте примерно 2,5 : 1,2 : 1,0. Слезно-челюстная выемка расположена отвесно. Передний край ее всего вдвое уступает длине, образует с верхним прямой угол. Intertemporale составляет около 0,3 длины щита. Одна из париетальных ямочных линий у неотипа прерывистая, тянется к срединному шву, другая идет к заднему краю parietale, далеко не достигая его. Поры сенсорных каналов различимы лишь у переднего края щита.

Срединный отросток небной пластины (Ipal) смыкается с сошниками, подразделяя нёбную вырезку. Боковые отростки ее образуют значительную часть латерального края глубокой и узкой хоанной вырезки. Между высокими вертикальными пластинами сошников намечается отверстие межсошникового канала. Передние срединные отростки сошников умеренно развиты, задние раздвинуты широко, незначительно выступают позади оснований клыков. Горизонтальные пластины короткие, разделены межсошниковой щелью.

Парасфеноид узкий впереди и сильно расширяющийся в области восходящих отростков. Передний конец его едва заходит между сошниками в межсосовую область. Шагреневое поле у заднего края в 4 раза уступает длине кости, вблизи этого края заметно отверстие гипофизарного канала. Восходящие отростки (pas) длинные и массивные, выстилают почти 2/3 высоты базиптеригоидных. Поверхность для прикрепления подчерепной мышцы в виде мелкой широкой борозды вдоль заднего края восходящего отростка (gmbs, рис. 35, А).

Передняя нёбная яма глубокая и короткая (ее длина почти втрое меньше ширины). В боковых частях ямы четко выражены эндокраниальные углубления, разделенные широким срединным выступом, выстланным сошником и нёбной пластиной этмосфеноида.

Носовые капсулы сравнительно узкие, вытянутые вдоль боковой стенки этмосфеноида. Передний край их слегка заходит за уровень вертикальной пластинки сошников. Межносная область составляет около 1/2 наибольшей ширины этмоида. Ноздри открываются в антеро-дорсальной части боковой стенки капсулы. Lamina pariochoanalіs широкая, но короткая. Постназальная стенка отвесная (рис. 35, Б). Медиальная сочленовная площадка для palato-quadratum (pap) представлена овальным и почти горизонтально расположенным углублением над медиальным краем хоанной вырезки. Снаружи эта площадка ограничена продольным выступом, фик-

¹ Первоначальное описание *M. klementzi* основывалось лишь на изолированных чешуях, № и место хранения голотипа (медиодорсальная чешуя из тубинской свиты Минусы) не указаны (см. Обручев, 1955, табл. 25, фиг. 4). Чешуи из Минусы неотличимы от чешуй из Тувы.

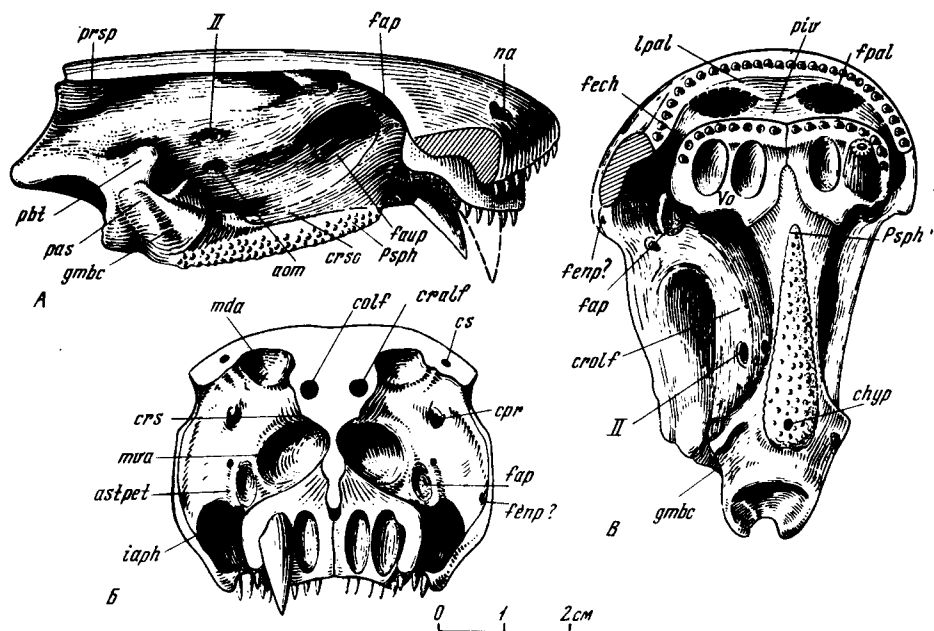


Рис. 35. *Megistolepis klementzi* Obruchev; ПИН № 789/1, этмосфеноид:

А — сбоку, Б — сзади, В — вентрально ($\times 2,5$); Тува, пос. Таловка; верхний девон, джаргинская свита

сировавшим, по-видимому, положение апикального отростка palato-quadratum. Желобок латеральнее выступа, вмещал, вероятно, постэтмоидный анастомоз (ast pet). Внутреннему задненосовому отверстию мог соответствовать узкий канал в вентро-латеральном крае стенки (femp?).

Ольфакторный выступ (crof) начинается над сочленовной площадкой для palato-quadratum, по нижнему краю его слабо развит подвесной гребень (crs). Аутопалатинная яма (fap) впереди вдаётся глубоким карманом между подглазничным выступом (crso) и этмоидом, выполаживаясь к базиптеригоидному отростку (pbt). Этот карман мог соответствовать переднему миодому для вентральной косой мышцы глаза (ср. Nielsen, 1942, фиг. 17, my. ant. a.) (рис. 35, А).

Межглазничная перегородка Y-образная в сечении (рис. 35, Б). Верхняя ее часть, заключающая ольфакторные каналы (colf), составляет более половины высоты. Отверстие для n. opticus (II) крупное, расположено на уровне вершины базиптеригоидного отростка. Вентральнее него, в аутопалатинной яме, имеется меньшее по диаметру отверстие, возможно, пропускавшее a. ophthalmica magna (aom, рис. 35, А).

Базиптеригоидный отросток (pbt) массивный, с глубокой седловидной суставной выемкой в переднем крае. Сочленение с базальным отростком скорее всего по типу шарнирного сустава. Супраптеригоидный отросток (prsp) также массивный, занимает верхний задний угол этмосфеноида. Вершина отростка направлена антеро-латерально, по-видимому, лишена периостальной выстилки, указывая на возможность синхондрозной связи.

Связующий выступ этмосфеноида разделен на дорсальный и вентральный, сильно выдаваясь назад; следы налегания otico-occipitale на его латеральной поверхности отсутствуют. Сочленовная поверхность выступа обращена назад и представлена двумя продольными валиками, сливающимися дорсально. Межкраниальная щель, по-видимому, отсутствовала. Линия контакта блоков наклонена вперед под углом 45° . Хордальная ямка занимает около $1/2$ высоты этмосфеноида.

Передние зубы на praemaxillaria немного крупнее боковых. Основания зубов округлые либо вытянуты поперек челюсти (табл. VII, фиг. 4). На некоторых клыках в верхней части намечаются боковые канты. Складки крупные, выпуклые, борозды резко выражены, вершины гладкие. При диаметре оснований малых челюст-

ных зубов 4–6,5 мм отчетливо выделяются первичные и вторичные складки. Число первых по окружности основания зуба 14–16. В большинстве своем складки вторично расщеплены по периферии до 1/3 длины. Боковые ответвления первого порядка в числе трех-пяти с каждой стороны. Костные пластинки доходят до конца складок и их ответвлений, интенсивно ветвятся, могут составлять по ширине до 1/2 толщины складок, чаще одинарные (Воробьева, 1976).

Чешуи (табл. VII, фиг. 5) до 3 см диаметром, высота их равна или превышает длину в 1,5 раза. Передняя перекрываемая площадка обычно узкая. Сочленовный отросток короткий. Борозда, отделяющая свободную поверхность от перекрываемой, во многих случаях широкая и мелкая. Иногда по внутреннему краю ее различимы мелкие бугорки, образующие костный орнамент под космином. Срединное ребрышко: на внутренней поверхности чаще длинное и узкое. Среди крупных чешуй преобладают прямоугольные по форме. Медио-дорсальные чешуи округлые, короткие и широкие (ширина более чем вдвое превышает длину), с выемкой на переднем крае.

Размеры. Экз. № 789/1: длина атмосфероида — 75 мм.

Распространение. Верхний девон, фаменский ярус, тубинская и джаргинская свиты; Красноярский край и Тувинская автономная обл.

Материал. Кроме неотипа и голотипа изолированные чешуи из местонахождений тубинской свиты Минусинских котловин (см. Обручев, 1941). Многочисленные чешуи и изолированные зубы из местонахождений джаргинской свиты Тувы: обрыв на лев. берегу р. Таловки в 5,5 км выше пос. Таловка; лев. берег р. Ус, выше устья р. Тихой; с. Элегест, пр. берег р. Элегест; Туран, урочище Сандыкбар, пр. борт лога в 2,6 км от устья р. Песчаная, колл. ПИН № 781. Чешуи, operculum и suboperculum из урочища Кызыл-Гира у подножия хр. Хербес на правобережье р. Енисей, колл. ПИН № 789.

Megistolepis doroshkoi Vorobyeva, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 6–9

Название в честь геолога С.М.Дорошко, которому принадлежит находка голотипа.

Megalichthys? sp., pars: Обручев, 1941, с. 41, табл. 3, фиг. 7, рис. 8.

Megistolepis klementzi, pars: Обручев, 1955, с. 41; Сергиенко, 1961, с. 566, табл. Д–91, фиг. 1; Воробьева и Обручев, 1964, с. 293.

Голотип — ПИН № 783/10; передняя половина нижней челюсти; Северная Минуса, Назаровская впадина, р. Берешь; верхний девон, франский ярус, кохайская свита; табл. VII, фиг. 6.

Диагноз. Нижняя челюсть со сравнительно широким передним инфрадентальным флангом и короткой и широкой площадкой для симфизных костей. Меккелева кость широко выходит на поверхность. Передние зубы на dentale ненамного крупнее задних. Адсимфизная пластинка широкая, треугольная, покрыта шагренью зубов. Чешуи иногда со слегка закругленными краями и обычно с отчетливо наклонным передним краем. Складки в малых челюстных зубах без боковых ответвлений, в кlyках слабо ветвистые. Поры сенсорных каналов мелкие, однородные.

Описание. Швы на наружной поверхности челюсти неразличимы. Передний край челюсти скошен назад, образует с нижним тупой угол. Верхний край dentale слегка выпуклый. С. mandibularis проходит вдоль вентрального края челюсти. Передний конец dentale слегка расширен. Адсимфизная косточка (Ads, табл. VII, фиг. 6) покрыта редкими и тупыми зубками, которые на одном участке перекрываются паркетом космина. Узкий задний конец косточки контактирует с прекорональным отростком, латерально она слегка перекрывает dentale. Корonoиды с невысокими вертикальными пластинами, латерально отделены от dentale узким глубоким желобком, слегка расширенным впереди. На дне его прослеживаются отверстия для зубных сосудов и нервов. Передний прекорональный отросток короткий и, в отличие от заднего прекоронального и переднего интеркоронального, лишен зу-

бов. Прекоронаидная яма вдвое меньше интеркоронаидной и расположена ниже и немного впереди основания клыков. Дно обеих ям выстлано меккелевой костью, образующей также большую часть симфиза и широко выходящую между *praearticulare* и инфрадентальными костями. *Praearticulare* образует высокую медиальную стенку интеркоронаидной ямы и резко понижается на уровне прекоронаидов. Его шагреньевая пластинка достигает уровня прекоронаидных клыков.

Зубы (табл. VII, фиг. 8, 9) с вытянутыми поперек длины челюсти основаниями, с большой пульпарной полостью и высоким цементным цоколем, иногда со слабыми кантами. Складчатость резко выражена в нижней половине клыков, в верхней сменяется медиально гребенчатым рельефом; вершины прямые, округлые в сечении. Микростроение малых челюстных зубов и клыков во многом сходное. В зубах диаметром основания 4 мм полость пульпы составляет до 1/3 диаметра. Стенки несут простые глубокие, лишь в 50% случаев вторично подразделенные по периферии складки, между которыми заходят тонкие костные перекладки (по окружности до 17–18 складок). В клыках диаметром 7–8 мм полость пульпы может составлять до 1/2 диаметра основания, однако отходящие от нее периферические каналы сравнительно узкие и складки имеют значительную толщину. Преобладают складки, вторично подразделенные по периферии (числом до 20–25), боковых ответвлений на них нет либо они неглубокие, до двух-трех у 20–25% складок.

Чешуи до 2 см в диаметре. Высота их (табл. VII, фиг. 7) равна либо до 1,5 раз превосходит длину. Сочленовная каемка узкая, величина сочленовного отростка варьирует. Борозда, разделяющая свободную и перекрываемую поверхности, выражена более или менее резко.

Размеры голотипа: длина фрагмента нижней челюсти, включая интеркоронаидную яму, — 115 мм; высота у переднего края — 43 мм.

Сравнение. Отличается от *Megistolepis plementzi* менее сложной складчатостью зубов, менее развитым передним инфрадентальным флангом, более узкой и длинной симфизной серией костей, а также более косым расположением чешуй и, возможно, меньшей их величиной.

Распространение. Верхний девон, франкий ярус, кахайская свита; Красноярский край.

Материал. Кроме голотипа до десяти чешуй из типового местонахождения, сборы С.М.Дорошко; чешуи и изолированные клыки с лев. берега р. Кинжарт, Красноярское море, сборы Геологоразведочной экспедиции; чешуи из Минусинской впадины, пр. берег р. Капчала, ст. Капчала, сборы Е.А. Ивановой; колл. ПИН № 789, 1490.

ПОДСЕМЕЙСТВО THYSANOLEPIDINAE VOROBYEVA, SUBFAM. NOV.

Диагноз. Передний край рыла образован непарной косточкой (*rostro-praeamaxillare*) с мелкими зубами, пересекаемой этмоидной комиссурой. Нижние челюсти горизонтально-овальные в поперечном сечении, на переднем конце несут серию крупных зубов. *Praearticulare* не достигает симфиза, прекоронаидная яма слабо развита, коронаидная серия полная. Симфизные кости отсутствуют. Зубы высокие, тонкие, крупноскладчатые в основании, с широкой полостью пульпы, стенки несут лингвально гребешки. Микростроение зубов полиплокодонтного типа: складки дентина простые, между ними заходит кость. *Cleithrum* с развитым отростком на переднем крае, перекрываемом *clavicula* и входящем в выемку на внутренней поверхности заднего края этой кости. Восходящий отросток *clavicula*, по-видимому, не развит. Скалуло-коракоид не окостеневал. Вертикальная ветвь *cleithrum* прямая, отросток на переднем крае отсутствует. Чешуя ромбическая с длинным срединным гребнем на внутренней поверхности. Кости и чешуя покрыты толстым паркетом космина, под которым отсутствуют зубы предшествующих генераций. Губчатый слой вдвое толще базального. Сенсорные каналы интенсивно ветвятся, проходят в трабекулярном слое.

Сравнение. Отличается от других остеолепидид присутствием непарной росто-премаксиллярной косточки (сближаясь в этом отношении с мегалихтиинами), наличием серии хватательных зубов на переднем конце нижней челюсти и осо-

бенностями его строения, формой и микростроением зубов, характером перекрытия костей плечевого пояса.

Состав. Один род — *Thysanolepis* Vorobyeva, gen. nov.

Распространение. Верхний девон — нижний карбон Якутии.

Род *Thysanolepis* Vorobyeva, gen. nov.

Родовое наименование от *thysanos* (греч.) — бахрома и *lepis* (греч.) — чешуя.

Типовой вид — *Thysanolepis micans* Vorobyeva, sp. nov.; верхний девон — ?нижний карбон; Вилючанская — верхняя часть эмяксинской свит; Якутия, р. Вилюй, Ыгытанская котловина.

Диагноз. Ширина крыши у спиракулярной выемки примерно равна длине заднего щита. *Maxillare* высокие сзади. *Jugale* в 1,5 раза длиннее *lacrimalis*, не участвует в образовании орбиты. *Operculum* удлиненное. Боковые *gularia* узкие. Корonoиды низкие. *Articulare* латерально почти не выдается из-под *supraangulare*, его суставная площадка вытянута в длину. *Angulare* и *supraangulare* образуют задний инфраденальный фланг. Адсимфизная косточка покрыта шагренью зубов. Мандибулярный сенсорный канал проходит вдоль вентрального края челюсти. Передняя ямочная линия на уровне прекорonoида. Роcтро-премаксиллярные зубы мелкие, игольчатые. Передние пять-шесть крупных нижнечелюстных зубов расположены вдоль выпуклости переднего конца челюсти в общем зубном ряду, крупноскладчатые у основания, тонкобороздчатые лингвально и гладкие лабиально. Дуродентин несет тонкие гребешки. Свободная поверхность чешуи отделена от перекрываемой глубокой бороздой, края перекрываемых площадок нередко изрезаны (бахромчатые). Вдоль переднего и верхнего краев чешуи встречаются дентиновые бугорки. Сенсорные поры крупные, нередко многорядные.

Thysanolepis micans Vorobyeva, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1–11; рис. 20 A, 36

micans (греч.) — блестящий, сияющий.

Голотип — ПИН № 2805/110, передняя половина нижней челюсти; Якутия, Ыгытанская котловина, лев. берег р. Вилюй, Эмяксин-Хаята; ?нижний карбон, эмяксинская свита; табл. IX, фиг. 9.

Описание¹. *Rostro-praemaxillare* (Rp, рис. 36, 7; табл. IX, фиг. 11) выпуклое, с округлым верхним и озубленным нижним краями. Многочисленные сенсорные поры указывают на прохождение этmoidной комиссуры. *Maxillare* выпуклое по верхнему краю, круто обрывается сзади; высота в 4,3 раза меньше длины. *Jugale* (экз. 2805/90) низкое, длина его в 2,5 раза больше высоты.

Отико-окципитальный отдел (экз. 2805/5), по-видимому, широкий. Срединный шов его сильно извилистый в задней части (табл. IX, фиг. 2). *Extrascapulare mediale* (табл. IX, фиг. 3) трапецевидное, с выемкой по заднему краю и узкими площадками для *extrascapularia lateralia*.

Длина *operculum* в 1,25 раза превосходит высоту. Длина боковых *gularia* не менее чем втрое превосходит ширину.

Нижняя челюсть (табл. IX, фиг. 1, 9) впереди в 1,3–1,4 раза выше средней части. Передний край образует с нижним тупой угол. Массивная адсимфизная косточка налегает на меккелеву кость и, по-видимому, на *dentale*, смыкаясь с прекорonoидом. В нижней части шва между ними имеется отверстие канала в мелкую прекорonoидную яму. Корonoиды не выдаются и далеко отстоят от *dentale*, борозда между ними неглубокая и широкая. Меккелева кость образует внутреннюю стенку и дно прекорonoидной ямы, медиальную часть симфиза и совместно со *spleniale* адсимфизную ямку. Между прекорonoидом и *spleniale* она выходит узкой полоской, в области корonoида скрыта под дермальными костями. Прегленоидный, постгленоидный и ретроартикулярный отростки на *articulare* не развиты.

¹ Диагноз совпадает с родовым.

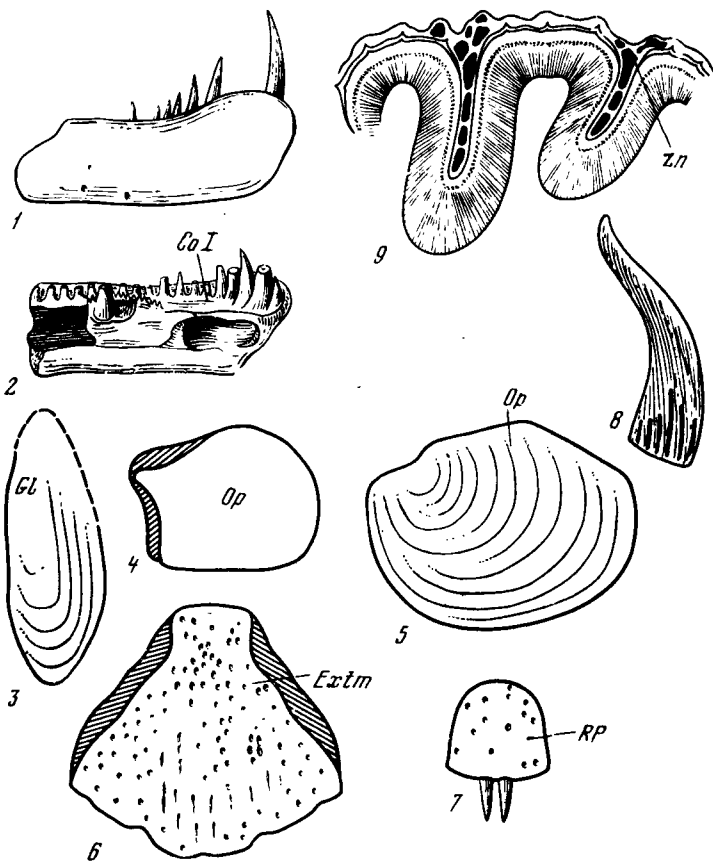


Рис. 36. *Thysanolepis micans* gen. nov., sp. nov.

1 — голотип, нижняя челюсть латерально ($\times 1$); 2 — нижняя челюсть медиально (экз. ПИН № 2805/110, $\times 1$); 3 — gulare laterale; 4—5 — operculum; 6 — extrascapulare mediale; 7 — rostro-praemaxillare (3—7 — 4/3); 8 — клык ($\times 1$); 9 — микроструктура основания клыка; колл. ПИН № 2805; р. Онкучах, Якутия, р. Вилюй; нижний карбоц, змяксинская свита

Высота dentale составляет 0,7 высоты переднего конца челюсти. Spleniale короткое, шов с postspleniale проходит на уровне переднего края прекоронаидного клыка. Angularae и supraangularae имеют сильно выступающий прямой нижний край, по которому проходит мандибулярный канал, а медиально тянется широкий вентральный желоб, ограниченный сверху praearticulare. Передний конец шагреневой площадки praearticulare, по-видимому, расположен на уровне короноида.

Передние нижнечелюстные зубы по крайней мере вдвое превосходят по размерам задние. Высота второго и третьего (самых крупных) в 4—5 раз больше диаметра их основания и достигает $3/4$ высоты челюсти у ее переднего края. Зубной ряд dentale кончается на уровне переднего края аддукторной ямы. Шагреневые зубки на короноидах расположены в несколько рядов; боковые отростки последних могут быть гладкими (прекоронаидный отросток). Короноидные клыки высокие, стройные, со слабо вытянутыми поперек челюсти основаниями. Прикрепление акроплевродонтное, свободная часть составляет $1/2$ — $2/3$ высоты зуба. Вершины острые, чаще слабо загнутые внутрь, иногда кривковидноизогнутые (рис. 36,8). Поперечные сечения верхней части округлые, стенки сравнительно тонкие. Нижняя половина или только основание несут до 12 крупных складок по периметру. Ширина складок и борозд между ними, так же как и их протяженность, варьируют. Поверхность зубов обычно с тонкой косою или продольной бороздчатостью, не выраженной у вершины и на узком участке лингвально (табл. IX, фиг. 7, 8). Мелкие челюстные зубы с почти округлыми сечениями оснований, тонкие, выпуклые лабильно,

со слабо загнутыми внутрь вершинами. Складчатость их оснований снаружи не видна, бороздчатость отсутствует.

Микростроение зубов: складки без боковых ответвлений, иногда вторично подразделенные; между ними до конца заходят одинарные костные перемычки. Слой дуродентина на каждой складке несет снаружи по 2–3 гребешка с заостренной вершиной (рис. 36,9).

Плечевой пояс. Вдоль переднего края *cleithrum* снаружи тянется нескульптурированная пониженная площадка, перекрываемая в нижней части *clavicula*. На внутренней стороне заднего края *clavicula* имеется широкая сочленовная поверхность, ограниченная впереди высоким гребнем, формирующим желобок, который, вмещал передний край *cleithrum*. Гребень постепенно выхолаживается к нижнему краю *clavicula* переходя в площадку налегания на *cleithrum*. В пользу недоразвития восходящего отростка *clavicula* свидетельствует отсутствие площадки для его налегания на внутренней поверхности переднего края *cleithrum*, а также наличие нескульптурированной площадки вдоль переднего края *clavicula*. Таким образом, сочленение заднего края *clavicula* с *cleithrum* было переходным между поролепиформным и остеолепиформным типами (Jarvik, 1944), представляя модификацию последнего.

Чешуи (табл. IX, фиг. 4–6) утолщенные, соотношение высоты и длины варьирует. Гребень на внутренней стороне невысокий и обычно широкий, сдвинут, как правило, к переднему краю. Верхняя перекрываемая площадка обычно треугольная, с закругленной либо заостренной вершиной.

Лепидотрихии (экз. 2805/67) состоят из простых либо сложных члеников. В простом членике различаются массивное основание и косминовая коронка, связанные невысокой шейкой. Основание высокое, со слабо вогнутыми боковыми стенками, целиком перекрывается коронкой. Проксимальный и дистальный концы его сочленяются по принципу выступа и ямки. По своей конфигурации основание членика напоминает сильно разросшийся срединный гребень на внутренней поверхности чешуи. Смежные членики сочленяются только основаниями. Коронки у простых члеников непрочно контактируют друг с другом и легко распадаются при препаровке. Вдоль переднего и заднего концов наружной поверхности коронки обычно имеются тонкие короткие гребешки космина, подобные гребешкам чешуй (табл. IX, фиг. 10). Шейка образована губчатой тканью и, возможно, частично базальным слоем чешуи. В сложных члениках происходит слияние контактирующих боковых краев коронок. Когда проксимальный и дистальный концы коронок не совпадают, комплексная коронка приобретает ступенчатую форму.

Косминовый паркет составляет до 1/4 общей толщины кости (чешуи). На поперечных шлифах дентинные каналцы в виде ветвящихся кустиков отходят от основного пульпарного ствола. Губчатый слой по мощности вдвое уступает базальному. Наиболее крупные васкулярные полости приурочены к границе с базальным слоем, в котором насчитывается до 11–13 пластинок. Паркет чаще гладкий, по верхнему и переднему краям чешуи иногда заметны тонкие слабо изогнутые гребешки разной длины, ориентированные под острым углом к сочленовной борозде (табл. IX, фиг. 4–6). Подобные гребешки могут покрывать и всю поверхность чешуи (кости) тонкой сетью, в ячейх которой открываются поры. На чешуях встречены пузыри нового косминового слоя (блистеры). На покровных костях эти напластования могут иметь вид "нашлепок" с неровными краями, которые выделяются благодаря иной ориентировке тонких гребешков. На костях, где космин утрачен, тонкая костная скульптура образована мелкими бугорками (табл. X, фиг. 5) и извитыми низкими гребешками. На периферии таких костей орнамент обычно более мелкий либо отсутствует. Встречаются кости, где космин сохраняется только на вершинах одного или нескольких бугорков.

Размеры. Голотип: длина челюсти до вертикальной ямочной линии 20 мм. Чешуя высотой 4–16 мм.

Распространение. Верхний девон – ? нижний карбон, вилючанская и змяксинская свиты; Якутия, р. Вилюй, Ыгытанская впадина.

Материал. Дермальные кости черепа, плечевого пояса, чешуя, зубы, лепидотрихии, колл. ПИН № 2805, 2847.

ПОДСЕМЕЙСТВО VILUICHTHYINAE VOROBYEVA, SUBFAM. NOV.

Диагноз. Передний край рыла образован парными *nasorostrorpraemaxillaria*. Постростральная серия неполная. Пинеальное отверстие, вероятно, отсутствует. *Postorbitale* не достигает спиракулярной выемки. Есть *extratemporale*. *Gulare mediale* имеется. Нижняя челюсть горизонтально-овальная в поперечном сечении. *Praearticulare* немного не достигает симфиза. Корonoидная серия неполная. Прекорonoидная яма не развита. Ветви челюсти связаны крупными симфизными костями. Премаксиллярные зубы небольшие, передние нижнечелюстные клыкоподобные. Зубы конусовидные, с двойной крупной складчатостью в основании, с гладкими стенками и заполненной пульпарной полостью. Микростроение зуспендонтного типа. *Clavicula* с восходящим отростком, входит в выемку между передним краем *cleithrum* и его развитым вентральным гребнем. Вертикальная ветвь *cleithrum* прямая, отросток на переднем крае не развит. Скапуло-короноид не окостеневал, с тройным прикреплением к *cleithrum*. Чешуя овальная, с удлиненным срединным выступом на внутренней стороне, покрыта тонким паркетом космина. Зубы предшествующих генераций под паркетом отсутствуют. Губчатый и базальный слои умеренно развиты, вдвое толще трабекулярного. Сенсорные каналы проходят на границе базального и губчатого слоев.

Сравнение. Выделяются характером перекрывания *cleithrum* и *clavicula* (переходным к поролепиформному). Возможно, близки мегалихтиинам, от которых отличаются парными премаксиллярными элементами, особенностями строения нижней челюсти, в частности, наличием больших симфизных костей, строением чешуй, дермального покрова.

Состав. Один род: *Viluichthys Vorobyeva*, gen. nov.

Распространение. Нижний карбон (?), верхи эмяксинской свиты Якутия.

Род *Viluichthys Vorobyeva*, gen. nov.

Название по местонахождению на р. Вилюй.

Типовой вид — *Viluichthys fradkini* Vorobyeva, sp. nov.; нижний карбон (?), верхи эмяксинской свиты; Якутия, Ыгыатанская впадина.

Диагноз. *Postrostralia media* отсутствуют. Задний постростральный элемент представлен большой непарной костью. Носовая серия короткая. Атмосфеноидный щит ненамного длиннее отико-окципитального. Крыша широкая у посторбитальной и спиракулярной выемок: $f/a = 0,7$; $g/a = 0,8$. Наибольшая высота *maxillare* в средней части в 6 раз уступает длине, *lacrimale* в 1,5 раза длиннее *jugale*, которое, видимо, не участвует в образовании орбиты. Обе ветви нижней челюсти связаны крупными симфизными костями. Корonoидная серия, вероятно, из двух костей. Нижняя челюсть почти втрое длиннее отико-окципитального щита. Зубы умеренно сложноскладчатые, кость заходит до конца складок. Передние премаксиллярные зубы игольчатые; клыкоподобные-передние нижнечелюстные зубы расположены в общем зубном ряду. Боковые *gularia* длинные и узкие. Имеется срединное *gulare*. Бранхиостегальная серия впереди достигает либо почти достигает симфиза. *Clavicula* перекрывается внутренним вентральным гребнем *cleithrum*. Чешуя с бугорчатой скульптурой под тонким слоем космина. Сенсорные каналы интенсивно ветвятся.

Состав. Один вид.

Viluichthys fradkini Vorobyeva, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1–3; рис. 37, 38

Название в честь геолога Г.С.Фрадкина, нашедшего типовой экземпляр.

Голотип — экз. ПИН № 2847/1; разрозненные кости черепа и плечевого пояса; Якутия, Ыгыатанская котловина, лев. берег р. Вилюй, в 100 м ниже устья р. Онкучах; нижний карбон (?), верхняя часть эмяксинской свиты; табл. VIII, фиг. 1; рис. 37, 38.

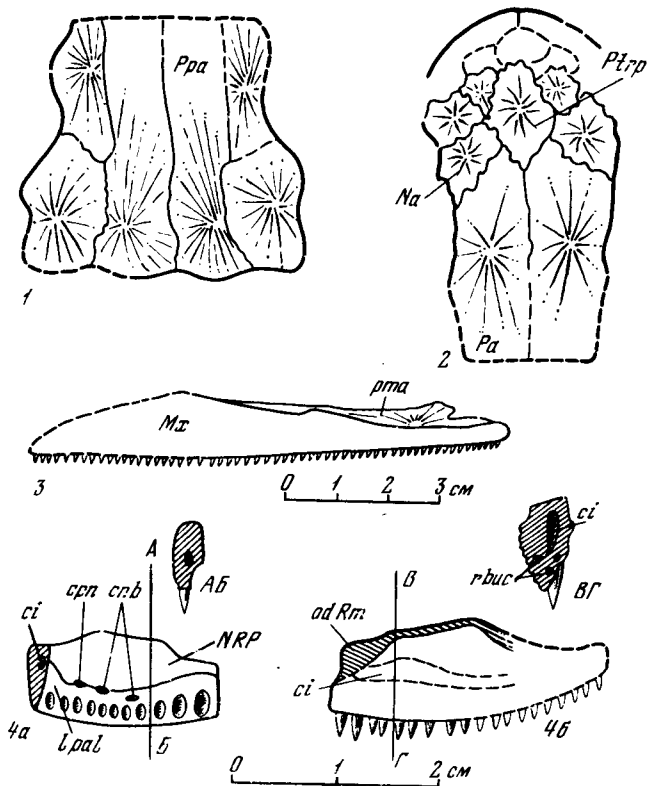


Рис. 37. *Vilulchthys fradkni* gen. nov., sp. nov.: голотип, ПИН № 2847/1:

1 — отико-окципитальный щит; 2 — атмосфероидный щит, 3 — maxillare; 4 — nasoroostropraemaxillare (а — изнутри, б — снаружи, АБ, ВГ — поперечные сечения кости); устье р. Онкуцах, Ыгытанская впадина, Якутия; нижний карбон, эмьксинская свита

Описание. Череп сравнительно узкий: длина его в 1,5–1,7 раза превышает ширину в области operculum. Атмосфероидный отдел длиннее отико-окципитального по крайней мере в 1,2 раза. Орбиты примерно на уровне передних концов parietalia. Ширина крыши в орбитальной области не более 0,6 длины атмосфероидного щита. Передние концы nasoroostropraemaxillaria несут медио-дорсально широкую гребенчатую площадку для postrostrale anterior, которое глубоко вклинивалось между ними. Непосредственно позади postrostrale anterior и переднего nasale расположена крупная кость — непарное postrostrale posterior (табл. IX, фиг. 6 а), занимающее область средних и задних постростральных элементов. Назальная серия достигает примерно уровня середины орбит.

Нёбная пластина praemaxillare (lpal, рис. 37, 4а) узкая, слабо расширяющаяся по середине, со слабо развитыми боковыми отростками. Срединный отросток не развит. В латеральной трети nasoroostropraemaxillare пронизана двумя каналами для концевых ветвей носового нерва (V_1). Из них медиальный открывается наружу двумя-тремя маленькими, а латеральный — единственным крупным (snb) отверстием (табл. VIII, фиг. 1 г). У внутреннего края нёбной пластины имеется пара отверстий, сравнимых с отверстиями для зубных ветвей п. palato-nasalis (spr), однако их каналы ведут под инфраорбитальный сенсорный канал и в них могли проходить также ветви п. buccalis lateralis. Непрерывного премаксиллярного канала нет. На изломе через середину кости прослеживаются два коротких канала, один из которых связан с сенсорным (ci). Эти каналы, вероятно, проводили веточки п. buccalis VII (сопровождающие сосуды) к инфраорбитальному каналу (rbus—4).

Maxillare (рис. 37, 3) достигает максимальной высоты на границе squamosum и jugale. Передний дорсальный угол (на границе jugale и lacrimale) выражен отчетливо. Передний отросток по верхнему краю (pma) хорошо развит. Lacrimale примерно

в 1,5 раза длиннее jugale. Длина postorbitale в 1,5 раза превышает наибольшую высоту кости и вдвое уступает длине отико-окципитального щита. Нижний передний угол postorbitale сильно выдается, вероятно отделяя jugale от орбиты. Operculum составляет, по-видимому, около 1/3 длины черепа и достигает не менее 4/5 длины отико-окципитального щита; длина и высота его примерно равны. Squamosum, вероятно, короткое (рис. 38, 5).

Кости отико-окципитального щита (табл. VIII, фиг. 1а; рис. 37, 1) сильно вытянуты в длину. Длина postparietale почти вчетверо превосходит ширину, длина supratemporale примерно втрое больше его ширины и составляет около половины длины щита. Tabulare ненамного короче supratemporale, боковой край этой кости отвесный, свидетельствующий о присутствии extratemporale, которое, как и postorbitale, не достигало спиракулярной вырезки. Спиракулярная вырезка глубокая и длинная.

Нижняя челюсть (табл. VIII, фиг. 1а) относительно высокая, длина в 5–6 раз превосходит высоту. Передний конец челюсти низкий, с отчетливой выемкой для симфизных костей, полностью образован dentale. Передний медиально слегка расширенный конец dentale несет уступ, возможно, для адсимфизной пластинки, составляет половину симфиза и налегает на неокостеневающий меккелев хрящ. Пара передних клыкоподобных зубов dentale по размерам соответствует короноидным. Швы между инфрадентальными костями не прослеживаются.

Praearticulare впереди налегает на меккелеву кость. Вентрально граничат с инфрадентальными костями. Шагреновая площадка praearticulare достигает уровня интеркороноидной ямы. Короноиды выдаются над dentale, вплотную примыкая к нему. Их верхний край несет один-два ряда зубов, отсутствующих на боковых отростках. Основания короноидных клыков сдвинуты латерально. Короноидные ямы вытянуты вдоль челюсти, очень глубокие. Дно их образовано меккелевой костью и частично короноидами.

Длина боковых gularia (табл. VIII, фиг. 1д) более чем втрое превосходит ширину и, по-видимому, немного уступает длине нижней челюсти. Площадка налегания бранхиостегальных лучей широкая. Медиальная площадка для срединного gulare очень короткая и узкая. Бранхиостегальная серия, по-видимому, длинная, сохранившиеся лучи вытянуты в длину.

Большая часть наружной поверхности клыков (табл. VIII, фиг. 2) несет широкие, слабо выпуклые двойные в основании складки. Вершина может быть с боковыми кантами. Стенки зубов тонкие, основания слабо вытянуты вдоль челюсти. Высота первого короноидного клыка вдвое превосходит диаметр его основания. Малые челюстные зубы (табл. VIII, фиг. 3) очень мелкие (при длине maxillare 85 мм высота их 2 мм, диаметр основания 1 мм). При диаметре зуба 5 мм на первичных складках имеются 2–4 неглубоких боковых ответвления первого порядка, некоторые из них вторично расщеплены по периферии до половины их длины. Костные пластины между складками широкие, одинарные либо двойные. Пульпарная полость составляет в основании до половины диаметра. Внутри полости прослеживаются островки остеодентина.

Сенсорные каналы широкие, выводные поры их мелкие, по-видимому, многорядные.

Плечевой пояс представлен posttemporale, anocleithrum, cleithrum и interclavicula (отпечаток внутренней поверхности). Anocleithrum длинное и узкое, достигает 1/2 длины cleithrum, массивное в средней части. Cleithrum (Clm, рис. 38, 2; табл. VIII, фиг. 1е) с высокой вертикальной ветвью, которая вдвое выше горизонтальной. Задний край с отчетливой вырезкой на границе ветвей, передний с выемкой в нижней трети для clavicula. Отростку на переднем крае соответствует небольшая выпуклость, на внутренней стороне отчетливо выражена площадка налегания восходящего отростка clavicula. Позади этой площадки находится отпечаток прикрепления скапуло-коракоида; второй отпечаток расположен вблизи заднего края кости и третий у вентрального гребня. Последний образует с передним краем кости короткий желобок – выемку для clavicula и выдается над краем cleithrum.

Clavicula (Cl, рис. 38, 2) налегала, очевидно, на вентральный гребень cleithrum (crclv). Она входила частично задним краем в выемку между передним краем cleithrum и его вентральным гребнем. Участок наружной поверхности clavicula, входивший в выемку, является продолжением нескульптированного восходящего от-

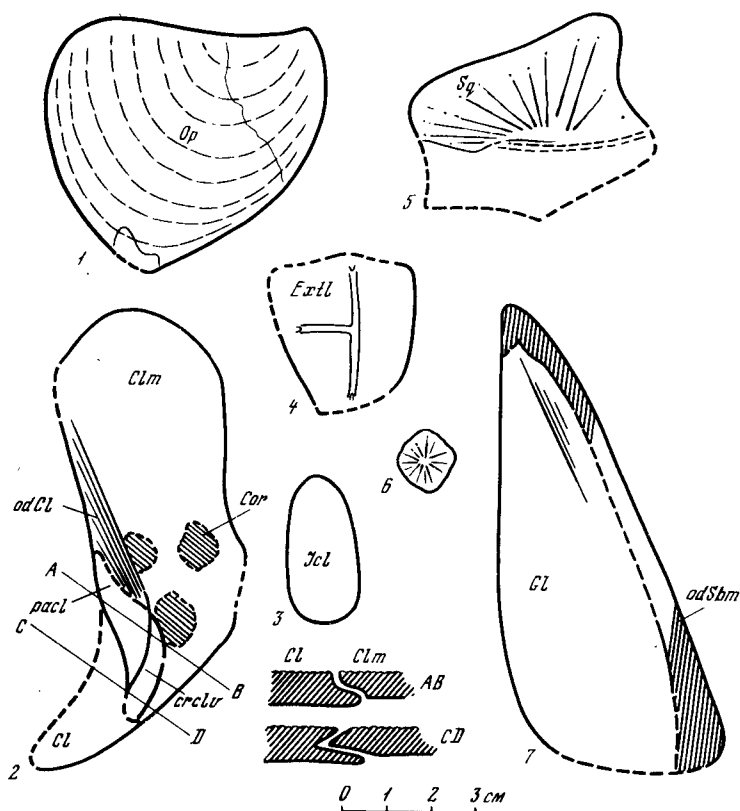


Рис. 38. *Viluichthys fradkini* gen. nov., sp. nov.; голотип, ПИН № 2847/1 ($\times 1$)

1 – operculum, 2 – cleithrum и clavícula (AB, CD – поперечные сечения через площадку перекрывания); 3 – interclavícula; 4 – extrascapulare laterale; 5 – неполное squamosum; 6 – срединное гуларе; 7 – боковое гуларе; устье р. Онкучах; Ыгыттанская впадина, Якутия ?нижний карбон, верхи эмьяксинской свиты

ростка этой кости (pacCl), что придает ключице известное сходство с поролепиформной (рис. 38, AB, CD). Interclavícula, судя по отпечатку, овальной формы (рис. 38, 3).

Чешуи (табл. VIII, фиг. 4) овальные, иногда почти прямоугольные, длиной 7–14 мм. Длинный срединный выступ немного не достигает нижнего края чешуи; иногда смещен ближе к переднему краю. Линии нарастания тонкие, частые, обычно заметные на внутренней поверхности. Наружные площадки налегания широкие (составляют $1/3$ – $1/2$ длины чешуи), борозда между свободной и перекрываемой поверхностями отсутствует. Свободная поверхность скульптурирована костными бугорками с округлыми вершинами. Два-четыре бугорка могут соединяться основаниями, изредка вершинами. На отдельных чешуях сохранились остатки тонкого косминового паркета.

Скульптура покровных костей образована костными бугорками (табл. VIII, фиг. 1a), густота и размеры которых варьируют. На крыше черепа бугорки мелкие и частые, на челюстях редкие и более крупные. Верхний край dentale впереди лишен скульптуры и, возможно, был покрыт космином. На cleithrum бугорчатый орнамент сохраняется вдоль наружного края, большая часть скульптуры ячеистого рисунка. На поперечных шлифах отчетливо различаются три костных слоя. В поверхностном насчитывается до 10 пластинок, и он составляет до $1/2$ общей высоты. Скульптура – небольшие костные бугорки, сливающиеся изредка по два-три у основания. Губчатый слой, как и базальный, составляет до $1/4$ толщины кости. Васкулярные полости на поперечных сечениях неправильно округлые, разного диаметра и густо расположенные. В базальном слое насчитывается не более 8–9 пластинок.

Размеры голотипа: длина черепа около 150 мм; длина нижней челюсти около 140 мм; длина maxillare — 85 мм.

Распространение. Нижний карбон (?), верхи эмяксинской свиты Якутии.

Материал. Кроме голотипа фрагменты костей, чешуи и зубы из местонахождения Онкучах, колл. ПИН № 2847, 2805.

СЕМЕЙСТВО LAMPROTOLEPIDIDAE VOROBYEVA, FAM. NOV.

Диагноз. Передний край рыла образован парным naso-rostro-praemaxillare. Extratemporale имеется. Небная пластинка без боковых отростков. Вертикальные пластины сошников, по-видимому, смыкаются между собой. Gulare mediale, по-видимому, нет. Нижние челюсти вертикально-овальные в поперечном сечении. Prae-articulare далеко не достигает симфиза. В короноидной серии имеется дополнительный короноид. Прекороноидная яма не развита. Симфизных костей нет. Передние премаксиллярные и нижнечелюстные зубы клыкоподобные. Зубы конусовидные, складчатые в нижней половине, тонкобороздчатые в верхней, с широкой полостью пульпы. Складки простые, кость между ними не заходит. Чешуя ромбическая, с длинным срединным гребнем на внутренней поверхности. Дермальные кости и чешуя скульптурированы дентиновыми бугорками и валиками, под которыми имеются замурованные в кость кожные зубы предшествующих генераций.

Губчатый слой костей хорошо развит, базальный относительно тонкий. Clavicula с восходящим отростком, перекрывается cleithrum. Interclavicula, видимо, отсутствует. Вертикальная ветвь cleithrum изогнута дорсально, отросток на переднем крае кости имеется. Скапуло-короноид окостеневаает, имеет единое прикрепление к cleithrum. Позвонки кольцевидные, с признаками пересегментации. Сенсорные каналы проходят в трабекулярном слое, локально открытые.

Сравнение. Отличается от других остеолепиформов формой и своеобразными особенностями строения нижней челюсти, присутствием замурованных в кость генераций кожных зубов, характером перекрывания cleithrum и clavicula.

Состав. Один род.

Распространение. Нижний карбон (?), эмяксинская свита Якутии.

Род *Lamprotolepis* Vorobyeva, gen. nov.

Родовое название от lamprotos (греч.) — блестящий, lepis — чешуя.

Типовой вид — *Lamprotolepis verrucosa* Vorobyeva, sp. nov.; эмяксинская свита Якутии.

Диагноз. Череп широкий, короткий и уплощенный, рыло низкое. Naso-rostro-praemaxillaria короткие, с развитым срединным небным отростком. Субнариальные углы выдаются назад, слезно-челюстные выемки глубокие, карманообразные. Преорбитальный отдел короче посторбитального. Орбиты, вероятно, небольшие, широко расставленные и низко расположенные. Maxillare низкое. Lacrimale одинаковой длины с jugale, достигает наибольшей высоты у заднего края орбитальной вырезки. Oreculum короткое. Praearticulare пластинчатое впереди, далеко не достигает симфиза. Имеются четыре высоких короноида. Прекороноидной яме соответствует небольшая выемка впереди прекороноида. Интеркороноидная и короноидная ямы мелкие, высланы дермальными костями, адсимфизная косточка покрыта шагренью. Передний инфрадентальный фланг короткий и широкий впереди, задний не развит. Имеется ретроартикулярный отросток. Пара передних хватательных нижнечелюстных зубов расположена вне зубного ряда. Срединный отросток небной пластины массивный, подразделяет переднюю небную яму, несет пару клыкообразных зубов. Зубы тонкостенные, с крупноскладчатыми основаниями и тонкобороздчатые в верхней части. Боковые gularia короткие. Бранхиостегальные пластинки в числе 3—4, неглубоко заходят между gularia и челюстью. Длина quadrato-jugale почти в 1,6 раза превосходит высоту; ямочная линия проходит в передней половине кости. Clavicula широкая вентрально, узкая латерально. Cleithrum, по-видимому, с отростком на переднем крае. Скульптура покровных костей и чешуи в виде кожных зубов и

гребней. Чешуя крупная, с широкой перекрываемой поверхностью, отделенной от свободной поверхности бороздой. Сенсорные каналы интенсивно ветвятся, с многорядными выводными порами.

Состав. Один вид.

Lamprotolepis verrucosa Vorobyeva, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 12; табл. X, фиг. 1–14; рис. 15, Г; 20, Б, Г; 39

Видовое название *verrucosa* (греч.) – бахромчатый.

Голотип – ПИН № 2345/2; передняя часть этмоида и нижние челюсти с отпечатком поверхности черепа между ними; Якутия, лев. берег р. Вилюй, местонахождение Эмяксин-Хаята (Бабушкина гора), в 18 км выше пос. Вилючан; нижний карбон (?), верхняя часть эмяксинской свиты; табл. X, фиг. 1.

Описание. Ширина головы на уровне задних концов нижних челюстей в 1,4–1,6 больше ее длины до этого уровня (рис. 39, А). Реконструированная длина черепа равна или немного уступает его ширине на уровне *operculum*. При широком рыле и латерально расположенных орбитах межглазничная область должна быть широкой.

Naso-rostro-praemaxillaria (табл. X, фиг. 8) внешне похожи на *praemaxillaria Struiniiformes* (Jessen, 1966a, фиг. 11, F, G), отличаясь присутствием этмоидной сенсорной комиссуры. Задняя их половина низкая, с выпуклым оральным краем. Передняя – высокая, со слабо вогнутым нижним краем, круто изогнута назад, свидетельствуя о низком рыле. Вдоль верхнего края проходят широкие площадки налегания для *postrostrale anterior*, *tectale anterior* и *rostrale laterale*. Задний конец кости перекрылся *maxillare*.

Боковые отростки на небной пластинке отсутствуют. Срединный отросток ее массивный, с большой симфизной площадкой на внутренней стороне. По форме и положению он напоминает небный отросток предчелюстных костей лабиринтодонтов, типа *Benthosuchus* (Быстров и Ефремов, 1940; фиг. 1, pt. a), у которых тот частично подразделяет небное окно. Основание отростка формирует внутренний край крупной альвеолы, указывающей на присутствие пары хватательных зубов. Внутренняя поверхность кости позади отростка прободена мелкими отверстиями для веточек медиального носового и палато-назального нервов.

Длина *maxillare* примерно в 7 раз превосходит высоту, задний край умеренно крутой. Длина *lacrimalis* втрое превосходит наибольшую высоту его у заднего конца орбитальной вырезки. Конфигурация последней свидетельствует о небольших размерах орбит.

Сошники явно сближены (табл. X, фиг. 1; рис. 39, Б), расстояние между основаниями внутренних клыков не превышает 1/10 ширины черепа на этом уровне. Вдоль переднего и бокового краев имеются вертикальные, озубленные пластины. Длина небной ямы в 3,0–3,5 раза меньше ширины. Яма полностью закрывалась снизу антеро-медиальным расширением нижней челюсти, клыкоподобные зубы которой помещались по обеим сторонам срединного небного отростка. Вершины хватательных зубов *praemaxillaria* входили, вероятно, в выемку впереди первого нижнечелюстного клыка. Судя по положению эктоптеригоида, хоанные вырезки небольшие.

Отико-окципитальный щит (табл. X, фиг. 6), по-видимому, примерно равной длины с этмосфеноидным (рис. 39, А). Ширина его у переднего края в 1,2, в области спиракулярной выемки – в 1,3–1,4 и у заднего края – вдвое превосходит длину. *Inter-temporale* и *supratemporale* примерно равной длины. На латеральном крае *tabulare* снаружи имеется узкая площадка налегания *extratemporale*, почти достигающая глубокой и длинной спиракулярной выемки.

Extrascapulare mediale узкое впереди, резко расширяется сзади, ширина его здесь в 1,3 раза превосходит длину. Вдоль переднего края тянется узкая и короткая площадка для отико-окципитального щита. Боковые наружные площадки для *extrascapularia medialis* широкие.

Из костей задней части щеки известно только *quadrato-jugale* (табл. X, фиг. 5), высота которого в 1,57 раза меньше длины. Судя по форме площадок налегания, нижний край *squamosum* был отчетливо выпуклым, а задний край *maxillare* отделен от *squamosum* сильно выгнутым передним верхним углом *quadrato-jugale*. Послед-

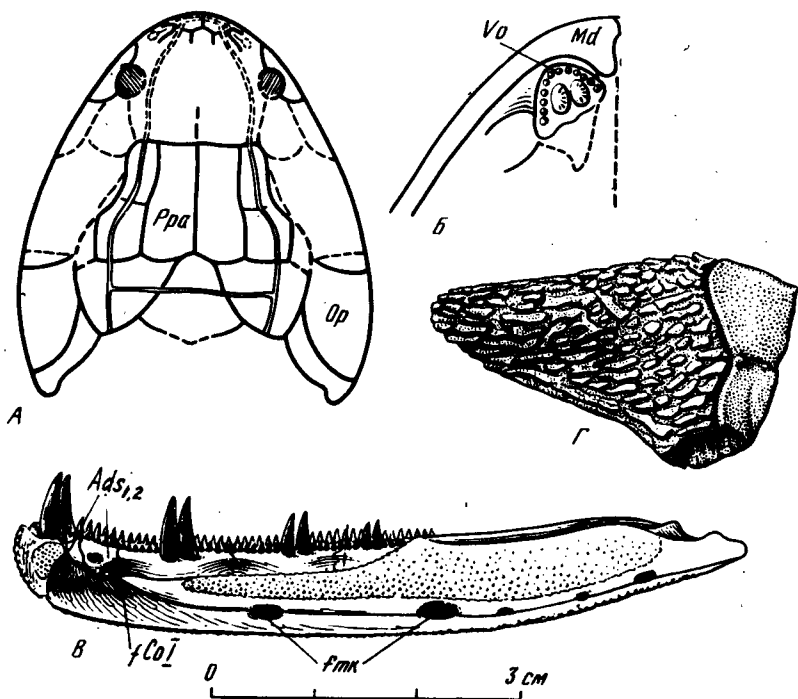


Рис. 39. *Lamprotolepis verrucosa* gen: nov., sp. nov., реконструкция:

А — крыши черепа; Б — неба в области сошников; В — нижней челюсти медиально; Г — базальная плавниковая чешуя; на основе фрагментарных материалов из Ыгыатанской впадины Якутии; ?нижний карбон, эмяксинская свита

нее, вероятно, не контактировало с *rgaeoregulum* и сильно перекрывало нижнюю челюсть.

Жаберная крышка составляет, видимо, менее 1/3 длины черепа, высота ее уступает длине. Длина *suboregulum* в 1,5 раза больше высоты. Боковые *gularia* вдвое короче нижней челюсти, длина их почти вдвое превосходит ширину.

Нижняя челюсть (табл. IX, фиг. 12; табл. X, фиг. 2–3; рис. 15, Г, 39, В), длина ее в 6,5–7 раз превосходит высоту, очень узкая, представляет в поперечных сечениях вытянутые в высоту овалы. Передний высокий конец выпуклый по верхнему краю соответственно вогнутости орального края *rgaeomaxillaria*. Симфизная площадка большая, треугольная, высота примерно равна длине. Дорсо-латеральная часть симфиза образована *dentale*, медиальная — меккелевой костью. Медиальное расширение переднего конца челюсти выдается внутрь острым углом. Наружная часть его занята парой клыков, внутренняя — углублением, продолжающимся в широкую наружную корonoидную борозду (табл. X, фиг. 26). Выступающая антеро-медиально вершина — узкой и короткой адсимфизной косточкой, покрытой тремя-четырьмя рядами шагреневых зубов (табл. IX, фиг. 12). Задний конец косточки отделен косым швом от высокой и тонкой пластинки дополнительного прекорonoида, верхний край которого озублен. Последний смыкается зубчатым швом с передним отростком собственно прекорonoида, образуя наружную стенку прекорonoидной выемки.

Меккелева кость тянется узкой полоской вдоль верхнего края *rgaearticulare* перед аддукторной ямой. Примордиальный канал узкий на уровне прекорonoида, резко расширяется впереди ямы. *Articulare* образует дорсальный участок заднего конца челюсти и несет хорошо развитый ретроартикулярный отросток. Суставная поверхность почковидная, подразделена глубоким пережимом, вытянута поперек челюсти. Передний и задний края ее высокие и образуют подобие предсуставного и постсуставного отростков. В верхней части задней стенки аддукторной ямы кость шероховатая, будучи связана здесь, по-видимому, с меккелевым хрящом.

Praearticulare образует большую часть медиальной поверхности челюсти, его передний конец тонкий и пластинчатый, налегает сверху на меккелеву кость и выклинивается на уровне переднего конца прекоронаида. Шагреневая площадка начинается на уровне прекоронаидных клыков.

Вертикальные пластины короноидов выдаются над оральным краем dentale и далеко отстоят от него. Их свободный край, как и боковые отростки, несет два-три ряда зубов: наружные шагреневые, внутренние вдвое более крупные. Короноидные клыки входят в состав внутреннего зубного ряда. Вторая и третья короноидные ямы представлены мелкими продольными углублениями наружная стенка и дно которых образованы смыкающимися боковыми отростками короноидов.

Dentale образует большую часть наружной поверхности челюсти; высота кости у переднего конца составляет около $\frac{3}{4}$ ее высоты. Верхний край в области аддукторной ямы лишен скульптуры и образует переднюю часть площадки налегания для quadrato-jugale. Зубной ряд чуть заходит за уровень переднего края ямы.

Границы между supraangulare, angulare и postspleniale не прослеживаются. Шов между spleniale и postspleniale едва заметен на уровне прекоронаида. Нижние края сплениальных костей слабо изогнуты медиально и несут узкую нескульптированную площадку для gularia lateralia. Впереди spleniale формирует глубокую пролингвальную нишу. Нижние края angulare и supraangulare загнуты медиально, смыкаясь с praearticulare. Площадка налегания для quadrato-jugale длинная и широкая.

Длина аддукторной ямы составляет около $\frac{1}{4}$ длины челюсти; в передней части ее дна развит небольшой выступ для прикрепления мышц.

Мандибулярный сенсорный канал проходит по вентральной поверхности supraangulare и angulare и вдоль нижнего края латеральной поверхности сплениальных костей. Поры канала крупные, многорядные. Канал занимает верхнюю часть трабекулярного слоя и местами открывается глубокими гладкостенными бороздами, на дне которых имеются мелкие отверстия.

Заднее меккелево отверстие крупнее переднего; позади его имеется маленькое дополнительное. Артикулярное отверстие расположено на вертикали суставной площадки, почти на одном горизонтальном уровне с впереди лежащим преартикулярным. Отверстия у медиального края наружной короноидной борозды прободают вертикальные пластины на уровне интеркороноидных и короноидных клыков. Сериально с ними сопоставим широкий вертикальный канал, открывающийся под основанием дополнительного прекоронаида.

Зубы (табл. X, фиг. 4) с острыми вершинами, слабо загнутыми внутрь и назад; малые челюстные высокие и тонкие, свободная часть составляет до $\frac{3}{4}$ их высоты. Высота передних хватательных зубов почти равна высоте самой челюсти. Высота клыков в 2,5–3,0 раза превосходит диаметр их почти округлых оснований. Стенки клыков крупноскладчатые в нижней половине, на малых челюстных складчатость снаружи не видна. Тонкая бороздчатость стенок верхней половины зубов может отсутствовать на лабильной поверхности клыков и слабо заметна на малых челюстных зубах. Боковые канты отсутствуют. Малые челюстные зубы диаметром 1–1,5 мм не имеют складок. Простые складки появляются в зубах диаметром 2 мм, кость между ними не заходит.

Clavicula (табл. X, фиг. 7) с нескульптированным отростком, восходящим постеродорсально от верхнего заднего угла и перекрываемого cleithrum, иногда срастая с ним.

Cleithrum (табл. X, фиг. 9, 10) по размерам ненамного превышает clavicula, дугообразно изогнуто. Средняя часть его нижней ветви расположена в вертикальной плоскости; передний край имел в верхней части более или менее развитый отросток, ниже которого кость изгибается, медиально смыкаясь с задним краем clavicula. Вертикальная ветвь имеет треугольную форму и изогнута дорсо-медиально под углом 120–130°, налегая на anocleithrum и supracleithrum. Площадка для anocleithrum ограничена сзади гребнем.

Скапуло-корокоид с отчетливой единственной площадкой прикрепления грудного плавника (табл. X, фиг. 10; Cor). Anocleithrum (= postcleithrum) треугольно вытянутое (табл. X, фиг. 11), вдоль переднего и нижнего краев имеются широкие нескульптированные площадки. Нижняя из них входила в углубление на внутренней поверхности клеитрума, упиравшись передним краем в отмеченный выше гребень. Передняя

площадка образует в нижней части отросток, перекрываемый *supracleithrum*. *Interclavicula*, вероятно, отсутствовала: площадка для нее на внутренней поверхности *clavicula* не выражена.

Чешуи (табл. X, фиг. 12–14; рис. 20, Б, 39, Г). Срединный гребень обычно проходит ближе к переднему краю чешуи, толщина и высота его варьируют. Ширина передней наружной площадки составляет не менее $1/4 - 1/2$ длины чешуи. Края чешуи могут быть зубчатыми. Сочленовный отросток на верхнем крае длинный либо отсутствует. Срединные спинные чешуи округлые (табл. X, фиг. 13), сплющены по продольной оси. Передний край их с небольшой срединной выемкой, подразделяющей переднюю площадку перекрывания, более высокую, чем боковые. На внутренней поверхности обычно хорошо заметен срединный шов.

По обе стороны от шва вытянуты поперек чешуи треугольно возвышенные площадки. Базальные плавниковые чешуи удлинённые и угловатые, состоят из двух плоскостей, из которых одна втрое шире другой (рис. 39, Г).

Скульптура. Для дермальных костей обычно мелкие дентиновые бугорки округлой или удлинённой формы с закругленной, иногда заостренной вершиной, направленной вверх либо назад (табл. X, фиг. 6, 7). На нижнечелюстных костях преобладают бугорки неправильной формы с уплощенными вершинами. На *cleithrum* и *clavicula* бугорки сравнительно редкие. У нижнего края этих костей они крупные и высокие, в верхней части мелкие, соединяющиеся в короткие гребешки (табл. X, фиг. 7 а).

Орнамент чешуй более разнообразен (табл. X, фиг. 12–14; рис. 20, Б; 39, Г). Основным компонентом его являются бугорки с загнутой назад вершиной. Крайними вариантами – немногочисленные (не более 15), крупные, сильно уплощенные бугорки неправильной формы с изрезанными краями либо расположенные рядами валки. На базальных плавниковых чешуях преобладают уплощенные удлинённые бугорки. На боковых чешуях развит росто-каудальный киль, образованный высокими удлинёнными бугорками с загнутыми назад вершинами. Орнамент костной скульптуры соответствует космоновой, но с менее четким рисунком.

Микростроение костей. Базальный слой составляет $1/4 - 1/3$ общей толщины кости, губчатый – до $1/2$. Высота дентиновых бугорков нередко превышает толщину кости в выемках между ними, где хорошо прослеживается граница между поверхностным и губчатым слоями. В поверхностном слое насчитывается до четырех-пяти пластинок. Каналы гаверсовых систем наиболее обильны в средней части губчатого слоя и в верхней части костных бугорков. Концентрические пластинки, окружающие эти каналы, хорошо различимы. Сосудистые каналы развиты по всему губчатому слою. Обычны крупные лакуны, связанные, по-видимому, с сосудистой системой. Форма и размеры поверхностных кожных зубов, а также подстилающих их костных бугорков переменны. Эти бугорки могут отсутствовать либо, напротив, хорошо развиты и вершины их едва прикрыты дентиновыми колпачками. Стенки дентиновых бугорков толстые, и в них обычно хорошо заметны линии нарастания. Различается наружный тонкий слой дуродентин. Пульпарная полость представлена небольшим расширением в основании бугорков, от которого вверх идет узкий осевой канал (обычно неразвитый) в низких бугорках и гребешках. Дентинные каналы тонкие, многочисленные (рис. 20, Г). Их ветвление перистое либо они отходят одним, реже несколькими пучками от базального сосудистого сплетения (соответствующего пульпарной полости). По-видимому, только часть дентиновых бугорков образована монодесмическим сращением двух-трех лепидоморов: пульпарное расширение в них связано с соответствующим числом базальных вильямсоновых каналов. Иногда пульпарное расширение разделено на две части, соединенные аркообразным анастомозом. В отдельных случаях пульпарная полость связана с единственным каналом и такие бугорки, возможно, образованы единственным лепидомором. Вильямсоновы каналы нередко пронизывают базальный слой чешуи.

Размеры голотипа: длина головы около 90 мм. Диаметр разрозненных чешуй в коллекции 20–50 мм.

Распространение. Нижний карбон (?), верхняя часть эмяксинской свиты, р. Виллюй, Ыгытанская впадина.

Материал. Кости черепа, плечевого пояса, чешуя, зубы; сборы А.И. Аверченко, Т.И. Кириной, Г.С. Фрадкина, автора и др.; колл. ПИН № 2844, 2845, 2805.

СЕМЕЙСТВО EUSTHENOPTERIDAE BERG, 1955

Диагноз. Носовые капсулы расположены у боковой стенки этмоида, размеры и степень окостенения их стенок варьируют, дно слабо окостеневаает. Преназальный отдел короткий. Одна пара наружных ноздрей. Этмоид составляет около 1/3 длины этмосфеноида. Передний край рыла образован парными *nasorostrorpremaxillaria*. Задний элемент постростральной серии большой, непарный. *Rostrale laterale* обособлено от *praemaxillare*. Положение *postorbitale* относительно спиракулярной вырезки варьирует. *Rostrale laterale* самостоятельное. Кости щеки обычно срастаются в пластину. *Extratemporale* отсутствует, имеется постспиракулярная пластинка. Небная пластинка с боковыми отростками. Сошники с задними отростками и высокими, смыкающимися вертикальными пластинами, между которыми имеется непарный межсошниковый канал. Связи *palato-quadratum* с черепом большей частью синхондрозные. Имеется латеральная этмоидная связь. *Hyomandibulare* с замкнутым каналом. Нижняя челюсть горизонтально-овальная в поперечном сечении. *Praearticulare* достигает симфиза. Коронаидная серия полная. Прекоронаидная яма хорошо выражена. Имеются небольшие симфизные кости. Передние премаксиллярные зубы небольшие, передние нижнечелюстные мелкие либо имеется пара клыков. Зубы конусовидные, гладкостенные, с крупной двойной и сложной складчатостью в нижней половине. Между складками заходит кость. Полость пульпы свободная либо заполнена остеодентином (микростроение полиплокодонтного либо зуспендонтного типов). Чешуя округлая с коротким ребрышком либо ромбическая с длинным гребнем на внутренней стороне. Кости и чешуя скульптурированы костными гребешками и бугорками. *Clavicula* с развитым восходящим отростком, перекрывает *cleithrum*. *Cleithrum* с прямой вертикальной ветвью и развитым отростком на переднем крае. Скапуло-коракоид не окостеневаает, с тройным прикреплением к *cleithrum*. Имеется *interclavicula*. Позвонки образованы парным крупным гипоцентром и маленькими плевроцентрами. Сенсорные каналы проходят глубоко в кости, сильно ветвятся, с многочисленными выводными порами.

Сравнение. Связано корнями, по-видимому, с остеолепидами, от которых отличается прежде всего наличием ряда прогрессивных особенностей строения, в том числе полной элиминацией космина в покровах, строением чешуи, малочисленностью, составом и особенностями строения дермальных костей черепа и чешуи, преобладанием синхондрозных связей *palato-quadratum* и т.д. По ряду этих признаков, а также особенностями строения плечевого пояса отличается и от других семейств отряда.

Состав: Два подсемейства: *Eusthenopterinae* Berg, 1955 и *Platycephalichthyinae* Vorobyeva, subfam. nov.

Распространение. Средний и верхний девон; Европа и Северная Америка.

ПОДСЕМЕЙСТВО EUSTHENOPTERINAE BERG, 1955

nom. transl. hic. Vorobyeva, ex *Eusthenopteridae* Berg, 1955

Диагноз. По-видимому, придонно-пелагические рыбы средних и крупных размеров с удлинёнными лопастями грудных плавников и дифецеркным, трехлопастным хвостовым. Форма черепа, положение пинеального отверстия и длина отилокципитального отдела варьируют. Назальная серия из многих элементов. Щечная пластина высокая. Носовые капсулы крупные, более или менее сближенные, сравнительно хорошо окостеневающие. Дерминтермедиальный отросток с развитой восходящей пластиной, не достигает медиальной стенки капсулы. Внутреннее задне-носое отверстие обособлено от эндохоаны. Хоанная вырезка большая. Ольфакторные каналы длинные. Сошники с длинными задними отростками. Чешуя тонкая, округлая, со срединным выступом на внутренней поверхности.

Состав. Четыре рода: *Tristichopterus* Egerton, 1861; *Eusthenopteron* Whiteaves, 1881; *Eusthenodon* Jarvik, 1952; *Jarvikina* Vorobyeva, gen. nov.

Распространение. Средний – верхний девон; Канада, Шотландия, Гренландия и Северо-Запад СССР.

Синонимия: см. Jarvik, 1937; Воробьева, 1962

Диагноз. Рыбы длиной от 30 см до 1 м, с сравнительно узким черепом. Передний край рыла относительно длинный. Ноздри высоко по бокам рыла, обычно видны сверху. Отико-окципитальный отдел в типичных случаях длинный. Орбиты расположены по бокам черепа, вырезки могут достигать до 1/4 длины этмосфеноидного щита. Носовые капсулы крупные, сближены. Дерминтермедиальный отросток хорошо развит. Пинеальное отверстие обычно вблизи центра окостенения parietale. Парасфеноид впереди достигает вертикальной сошниковой пластины. Supraorbitale posterior не контактирует с intertemporale. Jugale, postorbitale участвуют в образовании орбиты. Щечная пластина умеренно длинная. Lacrimale высокое впереди. Maxillare вытянуто в длину, кзади отчетливо повышается. Нижние челюсти сравнительно короткие и низкие, величина передних зубов варьирует. Боковые gularia узкие. Подвесной гребень умеренно, а супраптеригонидный отросток хорошо развиты. Квадратная ветвь palato-quadratum длинная¹. Плицидентин с немногими боковыми ответвлениями, полость пульпы свободная. В скульптуре дермальных костей черепа преобладают бугорки. Чешуи с большой свободной поверхностью, орнаментированы бугорками и гребешками.

Состав. Пять видов: *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, 1888; *E. saevesoederghi* Jarvik, 1937; *E. obruchevi* Vorobyeva, sp. nov.; *E. traquairi* Westoll, 1940; ? *E. dalgleisiensis* (Anderson, 1859).

Распространение. Верхний девон Восточной Канады, Шотландии и Северо-Запада СССР.

Eusthenopteron saevesoederberghi Jarvik, 1937

Табл. XI, фиг. 1

Eusthenopteron foordi: Gross, 1936b, с. 69.

Eusthenopteron saevesoederberghi: Jarvik, 1937, с. 70; Воробьева, 1962, с. 62.

Голотип — Колл. Палеонтологического института в Упсале (№ не указан), неполный передний конец черепа; Латвия, р. Даугава, Кокнесе; нижнефранский подъярус, снетогорские слои; Jarvik, 1937; фиг. 4 А, В.

Диагноз. Длина рыб, видимо, менее 1 м. Предносовой отдел сравнительно узкий и длинный, составляет до 0,2 длины этмосфеноида. Передняя небная яма умеренно глубокая, длина вдвое уступает ширине; небная вырезка большая. Назальная серия длинная, достигает уровня середины орбит, граничит коротким швом с supraorbitale posterior. Пинеальное отверстие расположено на уровне центра окостенения parietale, пинеальные пластинки крупные, передние разделены медианным швом. Сошники с развитым срединным передним отростком, не контактируют позади межсошникового канала. Парасфеноид достигает впереди вертикальной сошниковой пластины. Lamina supraorbitalis с двумя длинными, в равной мере развитыми отростками. Передние нижнечелюстные зубы значительно крупнее задних. Передний инфрадентальный фланг развит умеренно, задний отсутствует. Третий короноид несет две пары клыков. Скульптура дермальных костей и чешуй в виде мелких тесно сидящих бугорков.

Чешуя тонкая, мелкая (диаметром 0,5 — 0,6 см), орнаментирована тонкими извилинами, обычно не переплетающимися гребешками. Срединное ребрышко на внутренней поверхности может быть длинным.

Размеры. Экз. 54/111: длина нижней челюсти — 127 мм.

Сравнение. От типового вида *E. foordi* отличается длинными преназальным отделом, небной ямой и назальной серией, отсутствием срединного сошникового

¹ Особенности строения небо-квадратного комплекса и его связей даются на основе *Eusthenopteron foordi* (Jarvik, 1954).

отростка, развитием супраорбитальных отростков, расположением и крупными размерами пинеальных пластинок, крупными передними нижнечелюстными зубами, двумя парами клыков на третьем короноиде, орнаментом скульптуры. От ? *Eusthenopteron dalgleisiensis* и *E. traquairi* — более широким этмоидом и передним положением пинеального отверстия.

Распространение. Верхний девон, франский ярус, чудовские слои Ленинградской обл. (р. Кереть) и снеготорские слои Латвии (Кокнесе и Кандава).

Материал. Целая нижняя челюсть с р. Кереть, сборы Р.Ф.Геккера, колл. ПИН № 54/111; фрагменты нижней челюстей, зубы и чешуи из Латвии, местонахождение Кандава, колл. Музея Природы в Риге.

Eusthenopteron obruchevi Vorobyeva, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 2–5; рис. 40–41

Вид назван в честь Д.В.Обручева, которому принадлежит находка голотипа.

Eusthenopteron saevesoederberghi (pars): Воробьева, 1962, с. 62, табл. 1, фиг. 2, 3, рис. 19.

Eusthenopteron saevesoederberghi: Воробьева, Лярская, 1968, с. 76, табл. XI, фиг. 3.

Голотип — ПИН № 1737/42; передняя часть этмофеноида с дермальным щитом; Ленинградская обл., р. Оредеж, Ям-Тесово; нижний фран, аматские слои; табл. XI, фиг. 2; рис. 40, 41.

Диагноз. Длина рыб, вероятно, до 1 м. Этмоид низкий и сравнительно широкий. Предносовой отдел короткий (до 0,1 длины этмофеноида). Крыша впереди и в области слезно-челюстной выемки полого изогнута вниз. Ноздри сравнительно крупные, треугольные, расположены в основании субнариальных углов, частично видны сверху. Передняя небная яма короткая (длина втрое уступает ширине), неглубокая; небная вырезка маленькая. Назальная серия длинная, достигает уровня середины орбит, не контактирует с supraorbitale posterior. Rostrale laterale образует передний и частично верхний края ноздри, отделяя короткое tectale anterior от naso-rostro-praemaxillare. Дерминтермедиальный отросток с высокой восходящей пластиной. Пинеальное отверстие позади центра радиации parietale. Латеральная часть постназальной стенки этмоида не окостеневает. Носовая капсула окостеневает слабо. Внутреннее заднее отверстие сообщается с хоаной. Lamina supraorbitalis с двумя отростками, из которых медиальный короткий и массивный. Сошники смыкаются позади межсошникового канала, их передние срединные отростки не развиты. Парасфеноид начинается далеко позади вертикальной сошниковой пластины. Задний инфрадентальный фланг хорошо развит, передний умеренно. Передние нижнечелюстные зубы крупные. В орнаменте крыши преобладают короткие бугорчатые гребешки.

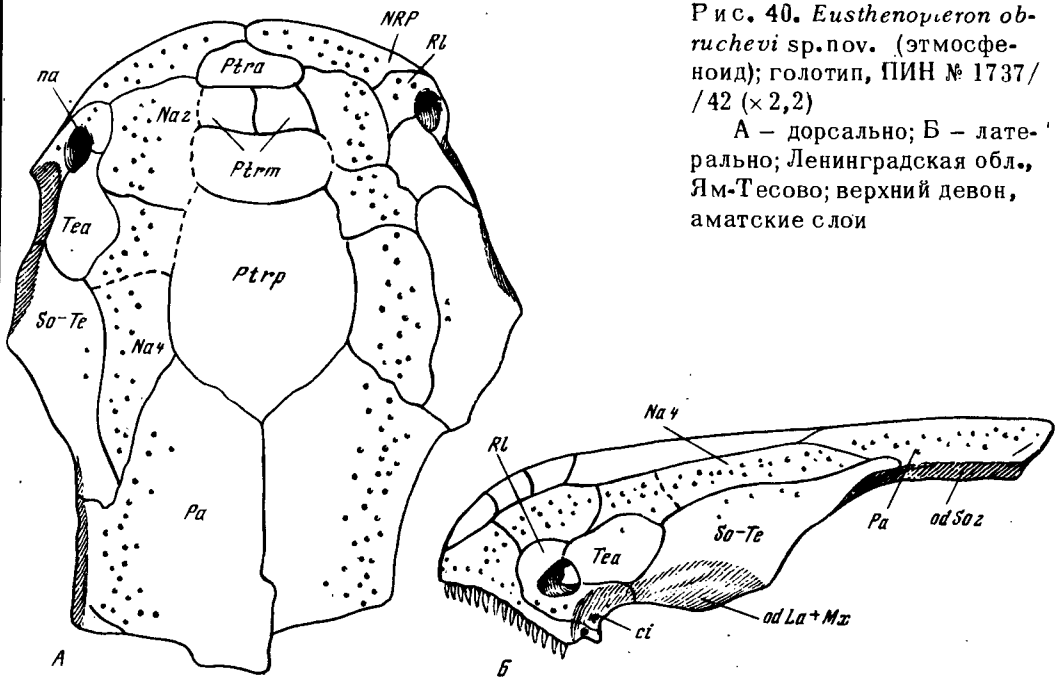
Описание. Этмоид достигает наибольшей ширины на уровне задненосовой стенки (рис. 40, А; 41, В). Отношение ширины его к длине и высоте примерно 2,5 : 2,0 : 1,0. Крыша в средней части этмоида куполообразная. Край рыла между ноздями слегка вогнутый. Длина ноздрей составляет около 1/12 длины щита. Слезно-челюстные выемки мелкие, длина их более чем втрое превышает глубину. Субнариальный угол острый, преорбитальный прямой. Орбиты, судя по орбитальной вырезке supraorbito-tectale, крупные, сдвинуты назад и немного дорсально.

Передняя постростральная кость глубоко вклинивается между naso-rostro-praemaxillare, срединный шов между которыми короткий. Praemaxillare широко перекрывается rostrale laterale, выступая снаружи узкой полосой. Rostrale laterale (табл. XI, фиг. 3) по верхнему краю широко налегает на tectale anterior, передняя граница с которым представлена коротким швом над верхним краем ноздри. Дерминтермедиальный отросток узкий в основании, образует широкую, восходящую почти вертикально пластину, выступающую поперек капсулы (рѳм, рис. 41, Б, В).

Tectale anterior (Tea) не достигает половины длины supraorbito-tectale, образует большую часть верхнего края ноздри и несет короткий тектальный отросток.

Рис. 40. *Eusthenopteron ob-
rucheви* sp. nov. (этмосфе-
ноид); голотип, ПИН № 1737/
/42 (× 2,2)

А — дорсально; Б — лате-
рально; Ленинградская обл.,
Ям-Тесово; верхний девон,
аматские слои



Supraorbito-tectale (So-Te) соединяется длинным швом с tectale-anterior, образует переднюю часть орбиты и несет сзади короткую площадку для supraorbitale posterior, переходящую на parietale. Шов с parietale короткий, верхний край кости почти на всем протяжении граничит с nasalia, отделяя их от supraorbitale posterior (рис. 40, А, Б).

В назальной серии насчитывается до трех самостоятельных элементов.

Постростральная серия кроме postrostrale anterior (Ptra) включает срединные и большой непарный задний элементы (Ptrm, Ptrp), достигая уровня орбит. Границы между срединными postrostralia отчетливо не выражены. Передние концы parietalia расположены позади преорбитальных углов, центр радиации находится позади орбит.

Lacrimale, судя по слезно-челюстной выемке (odLa+Mx), занимала дорсо-латеральное положение и имела выпуклый верхний край, плавно переходящий в передний. Инфраорбитальный сенсорный канал открывается на этмоиде у переднего края площадки налегания lacrimale. На уровне ноздри этот канал проходит, видимо, между praemaxillare и rostrale laterale и отдает короткую дорсальную ветвь, открывающуюся крупной порой на наружной поверхности последней кости. Антеро-вентральнее инфраорбитального, на границе praemaxillare и rostrale laterale, у голотипа расположено в ямке крупное отверстие премаксиллярного канала, который впереди прослеживается на коротком протяжении. На уровне ноздри этот канал сближается с инфраорбитальным и, по-видимому, подразделяется на ветви.

Небная пластина (Ipal) табл. XI, фиг. 2а; рис. 41, А) образует почти отвесную переднюю стенку небной ямы и латеральный край глубокой экзооанной вырезки, впереди которой она соединяется длинным швом с сошником. У срединного шва имеется непарная "предэтмоидная" ямка. От переднего края экзооанной почти по всей поверхности пластины тянется слегка ветвящаяся борозда (grp). Вентральнее нее, у основания зубов открываются многочисленные отверстия, возможно, для зубных веточек палато-назального нерва, проходившего в этой борозде (срп, рис. 41, А).

Сошники с умеренно длинными задними и широкими переднебоковыми отростками (табл. XI, фиг. 2а; рис. 41, А), которые широко соединяются с небной пластиной. Отростки, как и основание вертикальной сошниковой пластины, пронизаны многочисленными каналцами, что свидетельствует о значительном развитии терминальных разветвлений небного нерва. Среди них выделяется латеральная и медиальная группа отверстий: для латеральной и антеро-латеральной ветвей небного нерва и для медиальной веточки этого же нерва к преназальному анастомозу.

Вертикальная пластина сошника сильно повышается к краю экзохоаны. В основании ее расположено крупное отверстие непарного межсошникового канала (civ); маленькое заднее отверстие канала открывается в щели между обеими вертикальными пластинами. Задние сошниковые отростки позади канала соединяются на значительном протяжении, каудально охватывая парасфеноид. Непосредственно впереди сочленовой площадки для palato-quadratum (far) по дорсальной поверхности сошника проходит поперечный желобок, теряющийся у входа в экзохоану. Спереди он ограничен дорсальным отростком вертикальной пластины, расположенным антеро-медиально к экзохоане (pr. parachoanalis medialis, pmch, рис. 41, Б). У внутреннего конца желобка имеется несколько отверстий, видимо, для веточек нервов к клыкам от постхоанального анастомоза (ср. Jarvik, 1942, фиг. 61, r. vot.), проходившего через выемку в задней стенке поперечного желобка (iarph). Узкий желобок для анастомоза прослеживается каудально — вдоль границы сошника и этмоида.

Небная яма целиком расположена в преназальном отделе. Небная вырезка достигает до 1/3 длины ямы. Преназальные ямки мелкие, антеро-медиальная часть их занята углублением, в котором имеется не менее трех маленьких отверстий — для концевых ветвей назо-базального нерва (snb, рис. 41, А). Одно из них переходит в поперечный канал в толще этмоида, открывающийся, по-видимому, в срединную предэтмоидную ямку (snb?). Палато-назальное отверстие (срп) очень маленькое. На правой стороне голотипа оно расположено постеро-латеральнее назо-базального, а на левой сливается с последним.

Lamina supraorbitalis несет два отростка по обе стороны от валика надглазничного канала, из которых латеральный длиннее и тоньше медиального (psl, psm). Постназальная стенка ограничивает носовую полость дорсо-медиально и медиально. Наружная часть стенки занята широким окном, соединяющим носовую полость с глазницей и сливающимся с хоаной (рис. 41, Б, В). Вдоль внутреннего края этого окна расположена вертикально-овальная сочленовная площадка palato-quadratum, лишенная периостальной выстилки (far). У вентрально-латерального угла площадки имеется маленькая ямка с гладкой поверхностью для поперечной порции m. levator bulbi oculi (fmlo). Позади площадки, у перехода постназальной стенки в межглазничную, развита понижающаяся назад и внутрь треугольная ямка, по-видимому, для прикрепления косых мышц глаза (fmoо, рис. 41, Б).

Межносовая область сравнительно широкая: ее ширина на уровне средней части носовой капсулы примерно в 1,5 раза уступает ширине последней. Межглазничная перегородка очень тонкая в верхней части.

Носовые капсулы слабо вытянуты антеро-медиально вдоль боковых краев этмоида, ширина каждой составляет около 1/3 ширины planum antorbitale. Боковая стенка развита лишь в медиальной, а дно капсулы только в передне-медиальной ее части, эндохоанное окно соответственно большое. Ноздри открываются в передней части боковой стенки, вблизи дна, lamina nariochoanalis соответственно очень узкая. Дерминтермедиальный отросток круто поднимается вдоль переднего края ноздри, ограниченная антеро-дорсально маленький, глубокий средний рецесс (rem, рис. 41, В). Носовая полость подразделяется этим отростком на отделы примерно так же, как у *Eusthenopteron foordi*, и имеющие отличия обусловлены главным образом вентральным положением ноздри и несколько иной конфигурацией отростка. В связи с небольшой шириной задней горизонтальной пластины отростка главный отдел носовой полости высокий медиально, круто понижается латерально и сужается кпереди. В области ноздри высота полости незначительна и потому ее верхний и особенно нижний (rei) рецессы малы. Под средней частью ноздри дерминтермедиальный отросток соприкасается с небольшим уступом дна носовой полости, соответствующим окостеневающей части интермедиального отростка. Уступ отделяет нижний рецесс от бокового (rel). В области вентро-медиального рецесса носовая полость глубоко вдается в медиальную стенку. Crista intermedia (сrim, рис. 41, В) представлена слабо выраженным горизонтальным выступом над входным отверстием назо-базального канала. Латеральный горизонтальный гребень отсутствует, и отвесная передняя часть дерминтермедиального отростка вплотную прилежит к краю ноздри.

В переднем верхнем крае ноздри имеется углубление для m. lateralis narium (mln), ограниченное вентро-медиально дерминтермедиальным, а постеро-медиально —

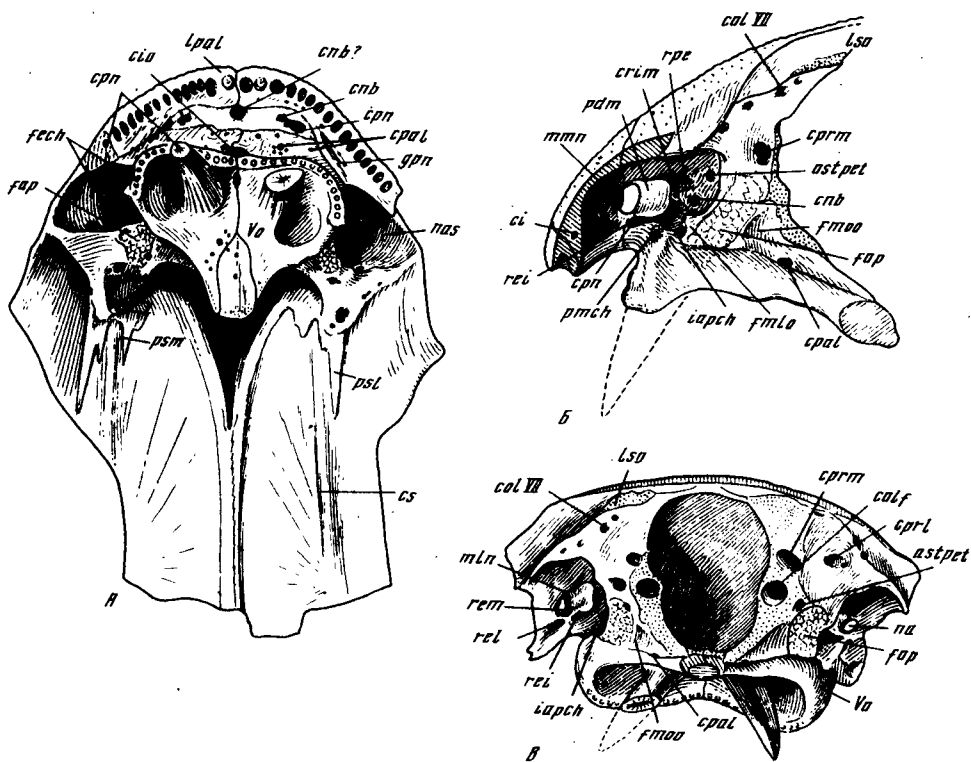


Рис. 41. *Eusthenopteron obruchevi* sp. nov., голотип, ПИН № 1737/42 (этмоид)

А — небная поверхность (× 2,2); Б — вид на носовую полость постеро-латерально (× 2,7); В — постназальная стенка (× 2); Ленинградская обл., Ям-Тесово; верхний девон, аматские слои

тектальным отростками. Рецесс для *m. medialis narium* (*mmn*) представлен округлой ямкой между тектальным и задним концом дерминтермедиального отростков. Кроме того, на дорсальной поверхности последнего, антеро-латеральнее рецесса для *m. medialis narium* имеется ямка для латеральной носовой железы (*gl. nasalis lateralis*).

Широкое отверстие ольфакторного канала (*colf*, рис. 41, В) расположено вблизи заднего края медиальной стенки. Отверстия каналов на постназальной стенке асимметричны. Выделяется дорсальная группа, расположенная у верхнего края *laminae supraorbitalis* и вентральная. В первой слева у голотипа насчитывается четыре отверстия, из которых наиболее крупное под валиком надглазничного канала пропускало, видимо, основной ствол *n. ophthalmicus lateralis* (VII1). Латеральнее него находится два, а медиальнее — одно отверстие. Топографически медиальное сопоставимо с каналом для *g. frontalis perforans V₁*, а одно из латеральных с каналом для *g. frontalis anterior V₁* (ср. Jarvik, 1942, фиг. 50). Однако отсутствие отверстий на наружной поверхности дермальной крыши в этой области скорее согласуется с прохождением здесь ветвей *n. ophthalmicus lateralis* к супраорбитальному сенсорному каналу или, возможно, анастомоза между *n. ophthalmicus lateralis* и *n. profundus*. На правой стороне у голотипа лишь три отверстия, расположенных вблизи крыши.

Медиальное отверстие вентральной группы находится у перехода постназальной стенки в интробитальную, вентро-медиальнее предполагаемого отверстия для *n. ophthalmicus lateralis*. Оно ведет в два канала, разделяющихся в толще постназальной стенки на антеро-дорсальный, выходное отверстие которого обнаружить не удалось, и латеральный, открывающийся в носовую полость позади и выше ольфакторного. Через это отверстие мог проходить либо основной ствол либо медиальная ветвь *n. profundus* (*српм*).

Латеральное отверстие вентральной группы расположено резко асимметрично, открываясь на вертикали латерального отростка надглазничной пластины либо вен-

трально к краю сочленовной площадки для palato-quadratum. Оно может сопровождаться дополнительным маленьким отверстием. Канал открывается в носовую полость соответственно антеро-вентральнее или дорсо-латеральнее медиального. По-видимому, через него проходила латеральная ветвь n. profundus. Маленькое отверстие у верхнего края сочленовной площадки ведет в дорсальный канал, открывающийся в капсуле впереди отверстия для медиальной ветви n. profundus и проводивший, вероятно, особый постэптомидный анастомоз между n. palatinus и n. profundus (ast pet).

Входное отверстие назо-базального канала (снб, рис. 41, Б) находится в дне носовой капсулы под crista intermedia. Отверстие медиальнее либо дорсо-медиальнее него также, по-видимому, ведет в небную яму. По дну капсулы вдоль ее медиальной стенки к области назо-базальных каналов проходит желобок. Параллельно ему от края хоаны тянется желобок к "палато-назальному" отверстию (срп), расположенному под основанием интермедиального отростка. Передний желобок ограничен медиально гребешком (рпч), который может слегка вдаваться в хоану, имитируя сейделев отросток (ср. Jarvik, 1942, рг. Sl).

На передней стенке носовой капсулы, над crista intermedia, имеются два сравнительно крупных отверстия, соответствующих, по-видимому, отверстию для n. extemus naigum V₁ (гре) (заднее) и одному из нервно-сосудистых отверстий у *Eusthenopteron foordi* (ср. Jarvik, 1942).

Нижняя челюсть (табл. XI, фиг. 4, 5) с глубоким и широким вентральным желобом на заднем конце. Меккелева кость образует тонкую выстилку прекоронаидной ямы и, по-видимому, выходит на поверхность между praearticulare и spleniale. Симфизная площадка mentomandibulare округлая, большая. Articulare несет высокий вентральный гребень, каудальный угол которого снаружи занят мелкой ямкой, возможно, для прикрепления связки, соединяющей stylohyale с челюстью. Снаружи articulare выступает узкой каемкой над supraangulare. Задняя стенка аддукторной ямы пологая, морщинисто-ругозная вблизи дна. Суставная поверхность для palato-quadratum глубокая. Praearticulare впереди невысокое, смыкается с dentale, широко подстилая адсимфизную косточку и образуя верхний край симфиза.

Прекоронаид с выступающей над dentale вертикальной пластиной и длинным передним отростком. Прекоронаидная яма неглубокая и широкая (табл. XI, фиг. 4). Наружная коронаидная борозда на уровне этой ямы короткая и мелкая, позади ямы глубокая и узкая. Адсимфизная косточка (Ads) с шагреневым выступом впереди и пластинчатым задним отростком сзади, выстилающим наружный угол прекоронаидной ямы. Она контактирует длинным косым швом с коронаидным отростком и налегает на praearticulare.

Dentale впереди составляет снаружи более половины высоты челюсти и несет широкую площадку налегания для симфизных костей, образует более трети симфиза. Антеро-медиальное расширение слабо выражено. Все зубы расположены в один ряд, размеры их уменьшаются каудально, но третий и пятый у голотипа вдвое крупнее передних. Задний конец кости далеко не достигает суставной площадки articulare.

Spleniale образует узкий передний фланг (fida), поверхность которого изнутри несет ветвящиеся бороздки. Supraangulare образует задний фланг (fidp), прикрывающий снаружи вентральный гребень articulare (табл. XI, фиг. 5). Постеро-дорсальный край кости широко перекрывается quadrato-jugale.

В скульптуре нижней половины dentale и на supraangulare преобладают изолированные высокие бугорки. На spleniale бугорки нередко слиты по два-четыре в короткие гребешки с более или менее изолированными вершинами.

Переднее отверстие мандибулярного сенсорного канала расположено значительно вентральнее симфиза. Канал имеет узкий просвет и проходит посередине spleniale. Вверх и вперед от самой задней части канала тянется ряд из шести-семи крупных пор, от которых прослеживаются тонкие каналы в толще supraangulare, направленные к sulcus supraangularis.

В крыше вентрального желоба помимо артикулярного прослеживаются отверстия еще трех каналов, проходивших в самой крыше и связанных с сенсорным мандибулярным, к которому они проводили, очевидно, ветви n. mandibularis lateralis VII.

Стенки вентрального желоба изборождены тонкими ветвящимися бороздками сосудов. Вдоль вентро-медиального края прослеживается широкая извитая борозда,

прерывающаяся отверстиями разного диаметра, ведущими в толщу articulare. Канал для задней ветви n. mandibularis V начинается в верхнем латеральном углу аддукторной ямы и уходит в толщу articulare в области сустава. Канал отделяет дорсо-латеральную ветвь, выходящую наружу через пару маленьких отверстий между articulare и supraangulare у переднебокового угла суставной площадки. Тонкий канал, открывающийся в переднем крае площадки налегания dentale, берет начало на внутренней поверхности supraangulare непосредственно позади устья артикулярного канала. Устье соединено с отверстием для задней ветви n. mandibularis V широким желобком, проходившим вдоль верхнего края аддукторной ямы и предназначенным, по-видимому, для главной передней ветви n. mandibularis V и сопровождающих сосудов. Примерно посередине от этого желоба отделяется антеро-вентральная ветвь на переднюю поверхность articulare, вероятно, для г. internus n. mandibularis V и сосудов.

В основании прекоронаида открывается широкий канал, связующий меккелеву полость с наружной коронаидной бороздой. Ему соответствует узкое отверстие в дне этой борозды. На этом уровне меккелева полость представлена вентрально расположенным нешироким каналом, ограниченным сверху и снизу меккелевой костью, а снаружи spleniale. Вертикальный канал впереди адсимфизной косточки, соединяющийся с глубоким карманом в передней стенке прекоронаидной ямы, соответствует развитому у других рипидистий широкому проходу, соединявшему прекоронаидную яму с передним концом sulcus coronoides externus.

Размеры голотипа: длина этмоида — 25 мм.

Сравнение. Вид отличается от геологически более молодого *Eusthenopteron saevesoederberghi* коротким и широким преназальным отделом; отсутствием срединных сошниковых отростков; задним соединением сошников; отсутствием контакта nasalia с supraorbitale posterior; каудальным положением пинеального отверстия; деталями строения нижней челюсти. От *E. foordi* его отличает сравнительно слабое окостенение носовой области черепа; форма и вентральное положение ноздрей; длинная носовая серия; короткое tectale anterior; заднее положение пинеального отверстия; конфигурация дерминтермедиального отростка; более развитый медиальный отросток laminae supraorbitalis и наличие инфрадентальных флангов. Положение пинеального отверстия позади центра радиации parietale сближает вид с *E. traquairi* и ? *E. dalgleisiensis*, однако от обоих видов он отличается широким этмосфеноидом.

Распространение. Верхний девон, аматские слои Ленинградской и Псковской областей и Латвии.

Материал. Помимо голотипа зубы, чешуи и фрагменты нижней челюсти и черепа из того же местонахождения; фрагментарные остатки из Писковичей на р. Велюй, Псковской обл.; сборы Д.В. Обручева, колл. ПИН № 1737; отико-окципитальный щит из Кокнесе (Паста-Муйжа) на р. Даугаве в Латвии; сборы автора, колл. ПИН № 2846).

Род *Jarvikina* Vorobyeva, gen. nov.

Cricodus, pars: Rohon, 1889 b, p. 49.

Eusthenopteron, pars: Jarvik, 1937, p. 90.

Eusthenodon, pars: Воробьева, 1962, с. 66.

Типовой вид — *Cricodus wenjukowi* Rohon, 1889; порховские — ильменские слои франского яруса; Ленинградская обл., р. Сясь.

Диагноз. Рыбы длиной более 1 м, с относительно широким черепом. Передний край рыла короткий, ноздри сравнительно высоко, по бокам рыла, видны сверху. Этмосфеноидный отдел вдвое длиннее отико-окципитального. Орбиты расположены по бокам черепа, длина вырезок составляет около 1/5 длины этмосфеноидного щита. Пинеальное отверстие большое, расположено далеко позади центра окостенения parietalia. Supraorbitale posterior соединяется коротким швом с intertemporale и не контактирует с jugale. Postorbitale и jugale участвуют в образовании орбиты. Щечная пластина длинная и невысокая. Высота lacrimale примерно одинаковая у перед-

него и заднего краев орбитальной вырезки. Maxillare длинное, высота его ненамного возрастает кзади. Нижние челюсти примерно вчетверо длиннее отико-окципитального щита, передние зубы небольшие. Подвесной гребень хорошо развит. Супраптеригоидный отросток небольшой. Небно-квадратный комплекс с короткой квадратной ветвью. Микроструктура зубов зустанодонтного типа: плицидентин сложноскладчатый, пульпарная полость заполнена остеоодентином. В скульптуре дермальных костей преобладают короткие гребешки с бугорчатыми вершинами. Чешуя сильно перекрывающаяся, с сетчатым орнаментом.

Сравнение. Отличается от рода *Eusthenodon* более крупными орбитами, участием в их ограничении postorbitale и jugale, наличием контакта между supraorbitale posterior и intertemporale, крупными размерами пинеальной вырезки, отсутствием передних нижнечелюстных клыков, наличием бугорков в орнаменте покровных костей.

По многим из перечисленных признаков *Jarvikina* сближается с *Eusthenopteron*, от которого ее отличает, однако, наличие контакта между supraorbitale posterior и intertemporale, заднее положение пинеального отверстия, относительно короткий отико-окципитальный щит и более длинная щечная пластина, длинные челюсти, конфигурация maxillare и lacrimale; большая степень перекрывания чешуи и орнамент их скульптуры, особенности строения небно-квадратного комплекса и сложное микростроение зубов. От рода *Tristichopterus* отличается коротким отико-окципитальным отделом.

Состав. Один вид¹.

Замечания. По ряду признаков *Jarvikina* занимает промежуточное положение между *Eusthenopteron* и *Eusthenodon*, что привело к разногласиям в определении ее систематического положения: Ярвик (Jarvik, 1937) отнес эту форму ("*Cricodus*" *wenjukowi*) к роду *Eusthenopteron*, тогда как автор (Воробьева, 1960a) включала ее в род *Eusthenodon*.

Теоретически допустимо отнесение "*Cricodus*" *wenjukowi* к любому из двух сравниваемых родов. Однако это сделало бы условной самостоятельность другого рода и в конечном счете привело бы к неоправданному расширению объема рода до подсемейственного. Поэтому выделение нового рода — *Jarvikina* — в данный момент представляется наиболее целесообразным.

Jarvikina wenjukowi (Rohon, 1889)

Табл. XI, фиг. 6–7; табл. XII, фиг. 1–6; рис. 9, А, Б; 12, В; 14, Г; 15, Б; 17, Г; 42; 43

Cricodus (Polyplacodus) wenjukowi; Rohon, 1889 b, p. 49.

Dendrodus biporcatus: Rohon, 1889 b, p. 49.

Eusthenopteron wenjukowi: Jarvik, 1937, p. 90; Bystrow, 1939, fig. 18–25.

Eusthenodon wenjukowi: Воробьева, 1960 б, с. 121; Воробьева, 1962, с. 66.

Лектотип — Геологический музей ЛГУ, колл. И.В. Рогова № 76; этмофеноид; Ленинградская обл., р. Сясь, дер. Юхора; верхний девон, франкий ярус, порховские слои; выделен Ярвиком (Jarvik, 1937, фиг. 10, 11).

Диагноз². Этмоид низкий и широкий, крыша круто изогнута вниз впереди и по бокам рыла. Небная яма сравнительно длинная и неглубокая. Ноздри маленькие, овально-вытянутые параллельно оральному краю над вершиной слезно-челюстной выемки (рис. 42 А, Б). Назальная серия длинная, содержит до семи элементов. Преорбитальный отдел достигает 0,85 длины орбитального и посторбитального вместе, посторбитальный около 0,4 длины щита. Орбиты на уровне передних концов parie-

¹ Возможно, к этому роду принадлежит также ? *Eusthenopteron dalglesiensis* из фауны Шотландии (Jarvik, 1950 b), сближающийся с типовым видом *Jarvikina* пропорциями щитов и положением пинеального отверстия.

² Дополнен по сравнению с имевшимся ранее (Воробьева, 1962).

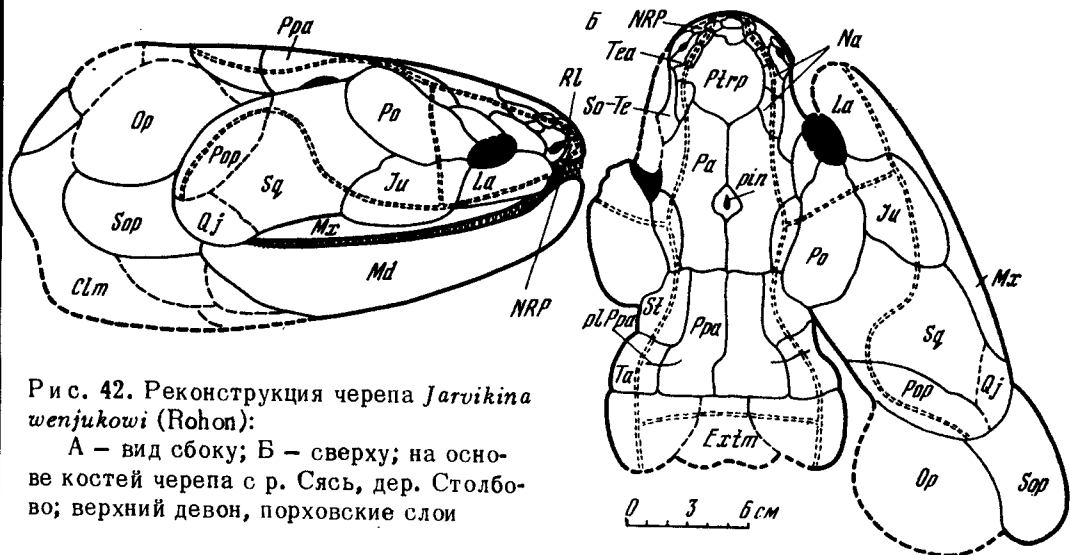


Рис. 42. Реконструкция черепа *Jarvikina wenzukowi* (Rohon):

А — вид сбоку; Б — сверху; на основе костей черепа с р. Сясь, дер. Столбово; верхний девон, порховские слои

talía. Ширина крыши у преорбитальных углов около 0,5, у орбитальных вырезок — 0,5–0,6, у посторбитальной выемки 0,4–0,5 длины этмосфеноидного щита, у спиркулярной выемки — 1,5–1,6 длины отико-окципитального щита. Пинеальное отверстие расположено посередине либо в задней половине посторбитального отдела, окружено пинеальными пластинками, $c/b = 0,25$. Сошники контактируют коротким швом позади медианной межсошниковой щели, задние их отростки длинные, стенки носовых капсул хорошо окостеневшие. Intertemporale длинное. Длина щечной пластины почти втрое превосходит ее высоту и более чем втрое длину отико-окципитального щита. Наибольшая высота squamosum у переднего края в 1,5–1,8 раза уступает длине. Высота lacrimale и jugale вдвое, уступают их длине. Длина maxillare примерно в 10 раз превосходит высоту.

Описание¹. Этмоид составляет от 0,3 (у молодых) до 0,4 (у крупных особей) длины этмосфеноида. Предносовой отдел составляет около 1/10 длины этмосфеноидного щита. Субнариальный угол острый, оттянут назад и вниз. Слезно-челюстные выемки мелкие. Преорбитальный угол близок к прямому. Орбитальная вырезка образована преимущественно lacrimale, postorbitale и supraorbitale posterior (рис. 42). Naso-rostro-praemaxillaria (NRP, рис. 42, А) высокие в средней части (высота достигает 1/2 длины); вдоль орального края прослеживается этмоидная комиссура.

Rostrale laterale (Rl рис. 42, А) образует нижний край ноздри и переднюю треть площадки налегания lacrimale, отделяя последнее от tectale anterior. Дерминтермедиальный отросток (pdm, рис. 43, В) налегает сверху на интермедиальный. Отверстие инфраорбитального канала (ci) расположено на границе с praemaxillare, которое образует дно канала.

Tectale anterior (Tea, рис. 42, Б) по верхнему краю граничит с тремя-четырьмя nasalia, сзади с supraorbito-tectale, впереди — с naso-rostro-praemaxillare и по нижнему краю — с rostrale laterale, образуя верхний край ноздри. Тектальный отросток хорошо развит.

Supraorbito-tectale (So-Te) узкое, образует большую часть слезно-челюстной вырезки и небольшую орбитальной. Впереди оно соединяется с rostrale laterale, по верхнему краю помимо tectale anterior с двумя nasalia и на небольшом протяжении с parietale; постеро-вентрально перекрывается supraorbitale posterior. Последнее, судя по площадкам налегания, имело удлиненно-треугольную форму, соединялось с intertemporale² коротким швом и широко перекрывало postorbitale, образуя большую часть верхнего края орбиты.

¹ Приводятся только дополнения и уточнения к описаниям, данным в работах Jarvik, 1937; Воробьева, 1960б, 1962.

² Ранее (Воробьева, 1962, с. 68) предполагалось, что supraorbitale posterior не контактировало с intertemporale, а jugale не участвовало в образовании орбиты.

Postrostralia представлены одним передним, одним—двумя средними и непарным задним элементами. Задний конец серии лежит обычно на уровне орбит, глубоко вклиниваясь между parietalia. У молодых особей серия заходит в заднюю половину щита, лишь немного не достигая уровня центра окостенения parietale.

Самый крупный задний (седьмой) элемент nasalia может граничить с двумя впереди лежащими, достигая уровня задних краев postrostrale posterior и supraorbitotectale.

Parietalia впереди достигают уровня преорбитальных углов, длина их примерно в 2,5 раза превышает ширину средней части. У молодых особей они составляют около 1/2 длины щита, у взрослых — 0,6—0,7. Центр окостенения находится в передней половине, позади орбит; у молодых особей может смещаться в переднюю треть кости. Пинеальная вырезка составляет 0,2—0,3 длины шва между parietalia. Размеры отверстия, число и величина пинеальных пластинок варьируют. Intertemporale вдвое короче parietale.

Щечная пластина (рис. 42) представлена комплексом squamosum, праеорперкулум и quadrato-jugale, самостоятельным postorbitale и сливающимся maxillare и lacrimale, к которым может присоединяться jugale. Длина пластины в 2,6—2,7 раза превышает высоту на уровне переднего края squamosum и в 3,3 раза длину отико-окципитального щита. Squamosum — с сильно выступающим передним нижним и почти прямым верхним углами. Центр окостенения посередине в нижней половине кости; ямочная линия незаметна; характерен крутой изгиб восходящей ветви югально-сенсорного канала. Праеорперкулум длинное и узкое; ямочная линия и центр окостенения смещены к переднему краю. Quadrato-jugale впереди широко соединяется с maxillare, относительно высокое (длина примерно вдвое превосходит высоту).

Postorbitale образует задний край орбиты; достигает почти 1/2 длины щечной пластины и превосходит по длине отико-окципитальный щит. Длина кости в 1,6—1,7 раза больше высоты. На внутренней поверхности имеются широкие площадки налегания: по верхнему краю на intertemporale и supratemporale, по заднему на squamosum и по нижнему — на jugale. Сзади postorbitale почти достигало спиракулярной вырезки.

Lacrimale примерно равной длины с jugale, шов между ними почти отвесный; обе кости широко перекрывают maxillare. Jugale ограничивает небольшой участок орбиты. Орбитальная вырезка мелкая, занимает около 1/2 длины lacrimale. Углы по верхнему краю maxillare (на границах squamosum-jugale и jugale-lacrimale) хорошо выражены, высота кости обычно немного больше у переднего угла.

Небная пластина этмоида хорошо развита и образует небольшой срединный отросток, подразделяющий небную вырезку. Сошники с дифференцированными отростками, выстилающими большую часть небной ямы (табл. XI, фиг. 6, 7). Вертикальные пластины высокие, в верхней части срединного шва между ними прослеживается маленькое отверстие межсошникового канала. Парасфеноид глубоко вклинивается между отростками сошников, достигая впереди медианную сошниковую щель. Шагреневая пластинка его заходит в межносовую область, задний конец ее пронизан гипофизарным каналом.

Носовые капсулы (рис. 43, А, Б, В) вытянуты вдоль средней части боковой стенки этмоида. Ширина межносовой области почти вдвое превышает ширину каждой из них.

Боковые стенки капсул и их крыша окостеневают полностью, дно (sn, рис. 43, А) представлено узкой каемкой вдоль антеро-медиального края носовой полости. Ноздри открываются посередине переднего края боковой стенки. Lamina nariochoanalis составляет около 1/2 высоты этой стенки. Степень развития crista intermedia (crim, рис. 43, В) передненосовой стенки варьирует.

Носовая полость образует пять основных рецессов: верхний, средний, нижний, латеральный и слабо развитый вентро-медиальный. Конфигурация верхнего из них варьирует. Медиальная его часть при слабом развитии crista intermedia не выражена. Латеральная четко подразделена на два отдела: передний, расположенный над lamina superior, и задний, над главной частью дерминтермедиального (pdm) и над тектальными отростками. Передний отдел низкий, но может быть очень широким; задний—высокий, резко сужающийся каудально. Впереди и дорсо-латеральнее нозд-

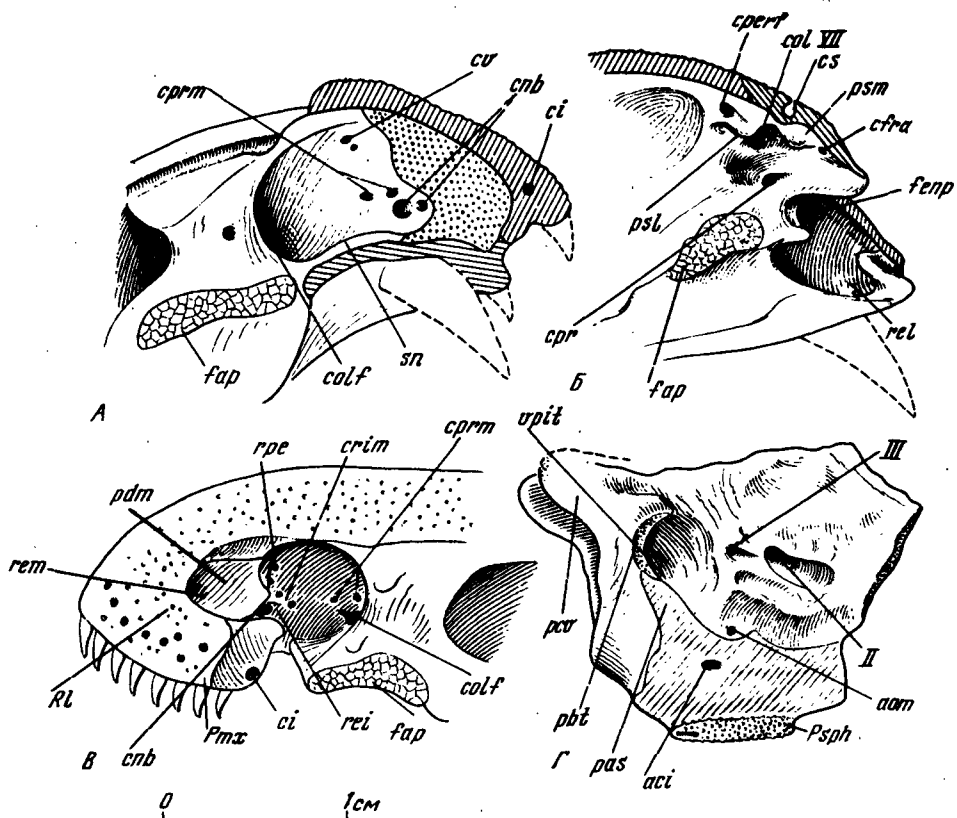


Рис. 43. *Jarvikina wenjukowi* (Rohon):

А — вид на медиальную стенку носовой капсулы ($\times 1,2$); ПИН № 54/114; Б — вид на задненосовую стенку ($\times 2,6$); ПИН № 54/121; В — этмоид сбоку ($\times 2/3$); ПИН № 2986/1; Г — задняя часть этмофоноида латерально ($\times 3/4$); ПИН № 54/152; Ленинградская обл., дер. Столбово; верхний девон, порховские слои

ри этот отдел, по-видимому, сообщался с перепончатым наружным носовым проходом: на поверхности дерминтермедиального отростка здесь намечается поперечный желобок. Дорсальнее, у верхнего края ноздри, на *tectale anterior*, имеется отчетливое углубление для *m. lateralis narium*. Маленький рецесс для *m. medialis narium* расположен у заднего края ноздри. Средний рецесс (*rem*, рис. 43 В) расположен у переднего края ноздри, будучи ограничен спереди и сверху — изогнутым участком горизонтального отдела дерминтермедиального отростка. Этот рецесс слабо ограничен от верхнего и постеро-латерально сообщается с областью наружного носового прохода. Нижний рецесс небольшой, повышается медиально, ограничен сверху главной частью интермедиального отростка и *crista intermedia*. Задняя часть его ограничена медиально гребнеобразным отростком сошника, образующим внутренний край экзохоаны (*pr. parachoanalis medialis*). Вентро-медиальному рецессу может соответствовать мелкое углубление вдоль передней части медиальной стенки, не выраженное у ряда форм. Латеральный рецесс продолжает вентро-каудально нижний и представляет небольшую впадину в наружной носовой стенке у переднего края экзохоаны (*rel*, рис. 43, Б).

Постназальная стенка по высоте почти вдвое уступает ширине этмоида в этой области и хорошо окостеневает. Эндохоана отделена костной перемычкой от крупного задненосового отверстия (*fenp*). Медиальная сочленовная площадка *palato-quadratum* (*fap*) лишена периостальной выстилки. Латеральное сочленение для *palato-quadratum* отсутствует. Вместилщу для поперечной порции *m. levator bulbi oculi* (Jarvik, 1942) соответствует понижение у наружного края медиальной площадки. *Lamina supraorbitalis* имеет длинный латеральный (*psl*) и короткий медиальный (*psm*, рис. 43 В) отростки. Дорсальная часть постназальной стенки занята орбито-

назальной ямой, первоначально ошибочно описанной в качестве места прикрепления косых мышц глаза (Jarvik, 1937)¹. Яма переходит на утоньшенную дорсальную часть межглазничной перегородки.

Медиальнее сочленовой площадки для palato-quadratum имеется неровное углубление, ограниченное снизу подглазничным выступом эндокrania (Воробьева, 1962). Нижняя его часть могла быть занята вентро-медиальным гребнем palato-quadratum, а верхняя, в виде желобка, косо нижней мышцей глаза. Ямка, ограниченная сзади массивным подвесным гребнем, вмещает, очевидно, дорсо-медиальный отросток palato-quadratum.

Ольфакторный гребень тянется от сочленовой площадки palato-quadratum до отверстия для n. opticus (II, рис. 43, Г). Бази-(pbt) и супраптеригоидный отростки расположены почти на одной вертикали. Их сочленовные поверхности лишены периостальной выстилки. Непосредственно впереди супраптеригоидного отростка на боковой стенке этмофеноида имеется широкое косо восходящее понижение, служившее, очевидно, местом прикрепления передних пучков m. levator arcu palatinum.

Каналы для нервов и кровеносных сосудов на постназальной стенке развиты в большем числе, чем у *Eusthenopteron foordi* (ср. Jarvik, 1942). Отверстие для n. ophthalmicus lateralis (col VII, рис. 43, Б) расположено между отростками laminae supraorbitalis, чуть медиальнее или непосредственно под надглазничным сенсорным каналом (cs). Нерв, по-видимому, следует медиальнее канала, не проникая в носовую полость. Короткий канал, пронизывающий крышу снаружи от отверстия n. ophthalmicus lateralis и открывающийся в сенсорный канал, пропускал, вероятно, боковую веточку этого нерва. Отверстие для n. profundus (cpr) расположено в центре либо у наружного края орбито-назальной ямы. У некоторых экземпляров снаружки от него имеется дополнительное маленькое отверстие.

Дорсо-латеральнее n. profundus проходил короткий канал для r. frontalis anterior n. profundus (cfra), а медиальнее него для r. frontalis perforans n. profundus (cperf). Маленькое отверстие для передней мозговой вены открывается в передней части межглазничной перегородки, выше ольфакторного выступа.

Ольфакторный канал открывается в постеро-медиальном углу вблизи дна капсулы (colf, рис. 43, А, В). По обеим сторонам от него имеются два некрупных отверстия, связанных с короткими желобками мелкими отверстиями, которые иногда концентрируются вдоль основания медиальной стенки капсулы, по направлению к устью назо-базального канала. Одно из таких мелких отверстий, расположенное посередине высоты медиальной стенки, соединено отчетливой вертикальной бороздой с отверстием в ее основании и сопоставимо с отверстием и бороздой для r. externus parium медиального ствола n. profundus (Jarvik, 1942, фиг. 52). Можно полагать, что вблизи ольфакторного отверстия пропускали соответственно латеральный и медиальный (cprtm) стволы n. profundus, а системы связанных с ними желобков и отверстий — периферические разветвления этих стволов.

Дорсальнее назо-базального канала на передней стенке и прилежащих к ней участках имеется несколько отверстий (gre), варьирующих по числу, положению и размерам, которые пропускали, по-видимому, нервы и кровеносные сосуды к передней части рыла.

На крыше носовой капсулы, вблизи ее заднего края, открывается крупное отверстие, сравнимое с каналом для кожного сосуда (Jarvik, 1942). Широкий назо-базальный канал имеет иногда двойное устье. По дну капсулы к нему прослеживается продольная борозда, подразделенная низким росто-каудальным гребнем на медиальную и латеральную части. У переднего конца последней имеются два небольших отверстия. Дорсальное из них прободает основание латерального горизонтального гребня laminae superior, уходя в толщу этмоида. Вентральное ведет в узкий "палато-назальный" канал, прободаящий дно небной ямы в постеро-латеральном углу. Выходное отверстие назо-базального канала парное. Заднее расположено медиальнее "палато-назального" и связано коротким каналом с передним, открывающимся в глубокой ямке. Эта ямка расширяется кверху и на ее передней и медиальной стенке имеются три отверстия; из них антеро-дорсальное ведет в ростральный канал,

¹ Эту ошибку Ярвик исправил позднее (Jarvik, 1942).

возможно связанный с прослеживаемым иногда отверстием у медианного шва между *praemaxillaria* (предэтмоидной ямкой).

N. palatinus (VII pal) проходит вдоль внутреннего края эндохоаны, отдавая боковую ветвь в поперечный желобок на дорсальной поверхности сошника (на уровне его клыков), которая образует постхоанный анастомоз с *n. maxillaris* (рис. 18, В). Желобок покрыт нависающим дорсально выступом сошника. У основания выступа сзади в носовую полость, по-видимому, входила веточка постхоанного анастомоза. Близ края экзохоаны сошник прободен каналом, пропускавшим, вероятно, другую веточку к сошниковым клыкам. Желобок заканчивается вблизи внутреннего задне-носового прохода и, возможно, анастомоз соединялся с максиллярным нервом еще до разделения его на инфраорбитальную и палато-назальную ветви. В небную яму *n. palatinus* выходил, пронизывая антеро-латеральную часть сошника и образуя преназальный анастомоз с назо-базальной ветвью *n. profundus* и прехоанный — с палато-назальной ветвью *n. maxillaris*. В наиболее полном наборе латеральной веточки соответствует отверстие в основании вертикальной сошниковой пластины и в заднебоковом углу небной ямы; антеро-латеральной — пара сближенных и медиальной ветви — группа мелких отверстий на дне ямки позади и на вертикали переднего назобазального отверстия.

Борозда преназального анастомоза очень короткая, соединяет переднее назо-базальное отверстие с выходом медиальной ветви *n. palatinus*. Главной ветви палато-назального нерва соответствует ветвящаяся бороздка вдоль небной пластины, соединяющаяся у края экзохоаны с прехоанальной бороздой. Объединенный "палато-назально-прехоанальный" желобок огибает передний край экзохоаны и переходит на дно нижнего рецесса носовой полости, где открывается крупным отверстием, ведущим под небную пластину этмоида. Значение преназальной части желобка неясно. Возможно, здесь проходил инфраорбитальный нерв. В таком случае *n. maxillaris* разделялся на палато-назальный и инфраорбитальный непосредственно у переднего края экзохоаны и последний проникал в носовую полость не через задне-носовое отверстие, а через хоану.

Отико-окципитальный щит (табл. XII, фиг. 4–6; рис. 9, А, Б) известен у разновозрастных особей. Отношение ширины его длины у переднего края: 0,7–0,8 (молодые), 0,9 (взрослые); в области спиракулярных вырезов: 0,93–1,17 (молодые), 1,5–1,6 (взрослые); у заднего края: 1,5 (молодые), 1,6–2,0 (взрослые). *Postparietalia* составляют до 1/2 ширины переднего края щита, расширяясь сзади в 1,5–2 (молодые) раза либо до 2,5 (взрослые) раз. Длина их не менее чем втрое превышает ширину переднего края. *Supratemporale* и *tabulare* примерно равной длины и ширины. с возрастом относительно расширяются: у молодых ширина костей вдвое, а у взрослых — менее чем в 1,5 раза уступает длине. Спиракулярная вырезка неглубокая. У молодых экземпляров *supratemporale* фактически не участвует в ее образовании, у взрослых составляет около 1/3 ее длины. Латеральный край *tabulare* в области вырезки образует низкую медиальную стенку дорсального дивертикула спиракулярной полости.

Площадка налегания *postorbitale* на щите широкая, резко укорачивается с возрастом. У наиболее молодого экземпляра *postorbitale* достигает переднего края спиракулярной вырезки, у остальных не участвует в ее образовании. Нескульптурированная площадка вдоль переднего края щита с более или менее ровным задним краем, варьирует по ширине. Неясно, перекрывалась ли она специальными связующими костями либо задним краем этмосфеноидного щита.

Орнамент скульптуры отико-окципитального щита меняется с возрастом. На маленьких щитах он более однороден и представлен извитыми, анастомозирующими гребешками (табл. XII, фиг. 5), перемежающимися с бугорками. У самого маленького экземпляра бугорки сосредоточены в основном по краям щита. На крупных щитах, напротив, преобладает бугорчатый орнамент: местами бугорки соединяются в извитые цепочки и редкие, короткие гребешки состоят из 2–3 более или менее слившихся бугорков. Компоненты скульптуры на *supratemporale* и *tabulare* примерно вдвое мельче и расположены чаще, чем на *postparietale*, на границах костей орнамент наиболее мелкий. Отмечается расположение бугорков рядами вдоль переднего и заднего краев *postparietale*, которое, по-видимому, отражает зоны нарастания костей. Вдоль самих границ костей орнамент местами отсутствует.

Отпечатки *otico-occipitale* на внутренней поверхности щита (табл. XII, фиг. 6) позволяют установить некоторые особенности их соотношений. Возрастное расширение щита сопровождается разрастанием *tectum synoticum*, свидетельствующим о расширении черепной полости в области заднего мозга. Положение передней стенки ушной капсулы, височной мускульной ямы, спиракулярного канала и гиомандибулярных фасеток относительно костей дермального щита остается постоянным.

Помимо отпечатков отико-окципитальный отдел нейрокrania представлен единственным экземпляром (табл. XII, фиг. 4; рис. 9, А, В), судя по размерам, молодой особи. Затылочный отдел на этой стадии сохранял, по-видимому, известную самостоятельность и причленялся к двум симметричным площадкам (*fos*), расположенным над *foramen magnum* между *fossae Bridgei* (*fbr*) и *cavum supraoticum* (*csot*), у вентрального края последнего. Обе эти площадки лишены перистальной выстилки, но разделены отчетливым срединным выступом, соответствующим верхней части срединного затылочного гребня на *tectum synoticum*. У вентрального края площадок имеется маленькая вырезка для *n. lateralis posterior X*. Таким образом, еще сохранялась эмбриональная *fissura metotica*, отделяющая ушные капсулы от затылочной дуги и используемая для прохождения X нерва. *Tectum synoticum* составляла здесь около 1/3 ширины заднего края щита (у взрослых расширялась по крайней мере в 1,5 раза), вентральная часть ушных капсул оставалась, по-видимому, хрящевой. Дно черепной полости окостенело лишь в самой передней части отдела: базикраниальная вырезка (*feb*) была очень большой и не обособлена от базикапсулярной фонтанели (*febс*). Последняя простирается от уровня спиракулярного кармана до основания заушного отростка (*pro*) и отделена от яремной борозды (*grju*) лишь узкой перемычкой.

Ушные капсулы отчетливо выступают наружу и широко расставлены, длина их достигает половины длины отико-окципитального щита, задние края их совпадают, а передний расположен на вертикали заднего канала для *g. oticus VII*. Височная стенка короткая (менее 1/3 длины щита). Ее передний край несет вверх глубокую вырезку, указывая на присутствие межкраниальной щели. Ушные выступы (*crot*) равной длины с ушными капсулами. Дорсальная поверхность их сильно наклонена наружу, в связи с чем яремная борозда четко выражена лишь в передней части. Здесь, у основания височной стенки, имеется крупное отверстие для *v. cerebialis media*, канал которой круто поднимается дорсально в толще стенки. Боковая поверхность ушного выступа низкая, без заметных выемок по верхнему краю, не образует комиссур с височной стенкой. На переднем конце этой поверхности различима маленькая площадка с шероховатой поверхностью, возможно, для ушного отростка *palato-quadratum*. Позади нее тянется бороздка для *a. carotis interna*, в средней части различимо маленькое отверстие для *g. palatinus VII* (*VII pal*, рис. 9, А).

Дорсо-каудальное отверстие для *v. cerebialis media* в нижней части височной стенки имеется вырезка, вероятно, для *n. ophthalmicus lateralis VII*. У переднего края стенки намечается вырезка, соответствующая по положению *n. trigeminus V* (ср. Jarvik, 1954, фиг. 1). Впереди ушной капсулы имеется глубокий карман, вмещавший, вероятно, передневерхний дивертикул спиракулярной полости и, возможно, также спиракулярный сенсорный орган. Позади него на уровне переднего края спиракулярной вырезки имеется маленькое отверстие, связанное с бриджевой ямой длинным каналом и соответствующее заднему каналу для *g. oticus VII* (*rot VII*) (ср. Jarvik, 1954, фиг. 1 a, b, c). Непосредственно впереди кармана верхняя часть височной стенки занята понижением, соответствующим области прикрепления *m. levator arcus palatini*. Снизу оно ограничено неглубокой бороздой с мелкими отверстиями в дне, где могла проходить *g. oticus VII*. Над передней частью бороздки *supratrochale* несет продольный гребень, по сторонам которого открывается пара отверстий для ветвей *g. oticus* к инфраорбитальному сенсорному каналу. Вентральнее, на границе височной стенки и дермальной крыши, открывается отверстие, связанное с системой желобков для затылочной артерии (или вены) на эндокраниальной крыше. *N. hyomandibularis VII*, возможно, проникал в яремную борозду из спиракулярного кармана, так как под латеральной комиссурой отверстий для него нет. На изломе височной стенки позади канала для *v. cerebialis media* прослеживается канал, по-видимому, для лицевого нерва.

Позади спиракулярного кармана яремная борозда широко выходит на наружную поверхность ушной капсулы. Углубляясь, она идет в коротком канале под латеральной комиссурой, заканчиваясь широким овальным отверстием, через которое мог проходить основной ствол боковой вены головы вместе с IX нервом (IX + vcl). Задней части яремной борозды других рипидистий соответствует узкая бороздка к основанию заушного отростка, вмещающая либо коллатеральный ствол боковой вены головы, либо переднюю ветвь п. *vagus* X, анастомозирующую с п. *glossopharyngeus* IX и п. *hyomandibularis* VII (рис. 9, А, Б). N. *vagus* X выходил, вероятно, через небольшое отверстие медиальнее основания заушного отростка (рис. 9, Б). Отверстие, у которого кончается "венозная" часть яремной борозды, ведет в широкую полость, соответствующую саккулярному отделу внутреннего уха. Из-за неполного окостенения внутренней стенки ушной капсулы эта полость сообщается с *fossae* Bridgei и с вентральным каналом, предназначенным, вероятно, для п. *acusticus* VIII (ср. *Megalichthys* – Romer, 1937). Задний конец v. *capitis lateralis* шел, по-видимому, по внутренней стенке капсулы и выходил через *fissura metotica* либо через *foramen magnum*.

Латеральная комиссура очень узкая, продолжается вертикальным гребнем по передненаружному углу ушной капсулы, который смыкается с передним концом *cristae parotica* и резко обособлен от позади лежащей боковой стенки капсулы. Сочленовные фасетки для гиомандибулы расположены вдоль заднего края комиссуры. Дорсальная фасетка (*hyd*) находится на уровне центра радиации *tabulare*, имеет форму вытянутого вертикально-овального углубления и обращена в основном назад. Вентральная (*hyv*) несколько шире дорсальной и расположена намного впереди неё, у перехода латеральной комиссуры в ушной выступ.

Паротикальный гребень (*crista parotica*, ср, рис. 9, Б) нависает впереди над дорсальной гиомандибулярной фасеткой. Наиболее развитая задняя часть его образует заднебоковой угол *fossae bridgei*. В средней части вентральной поверхности гребня имеется отверстие, ведущее, по-видимому, в эту яму. Возможно, оно пропускало дорсальную веточку п. *glossopharyngeus* IX к заднему участку инфраорбитального сенсорного канала. Задний край гребня совпадает с краем дермального щита и перекрывается *tabulare*.

Переднебоковая поверхность капсулы между спиракулярным карманом и дорсальной гиомандибулярной фасеткой шероховатая, что указывает на связь ее со спиракулярными зубными пластинками.

Заушной отросток (*pr. postoticus*, *pro*) представляет небольшой выступ у нижнего внутреннего угла *fossae* Bridgei, вентральная поверхность которого непосредственно переходит в гребень, ограничивающий сверху яремную борозду. Шероховатость этой поверхности говорит о возможном прикреплении к ней *suprapharyngeale* I (*Sb* I). С внутренней стороны основания отростка различимо отверстие для X нерва. Медиально отросток примыкает к площадке для прикрепления затылочного отдела черепа, между ними имеется вырезка для п. *lateralis posterior* X.

Основание черепа представлено практически вентральной поверхностью ушных выступов, занятой площадкой для *m. subcranialis*. У медиального края площадки расположены два отверстия, из которых более крупное пропускало, видимо, задний корешок п. *abducens* VI. Задний конец ушного выступа шероховатый, что связано, возможно, с прикреплением здесь заднего края паротической зубной пластинки. Базикраниальная вырезка на уровне передних концов ушных выступов достигает $2/5$ ширины *otico-occipitale*. Дно черепной полости развито вдоль передней трети выступов.

Небно-квадратный комплекс (табл. XII, фиг. 3; рис. 12, В) достигает наибольшей высоты в задней трети, на уровне восходящего отростка (*pac*). Горизонтальная пластина узкая, составляет менее половины длины комплекса и образована в основном энтоптеригиоидом. Передняя часть энтоптеригиоида (*Enpt*) формирует основание восходящей пластины, которая наклонена медиально под углом $120-130^\circ$ на уровне *pr. ascendens* и не образует латерального изгиба. Свод неба довольно высокий. Аддукторная камера расширяется кверху. *Palato-quadratum*, по-видимому, неподделенное. Восходящий отросток с длинным и высоким основанием, расположен в задней трети дорсального края комплекса; базальный – не сохранился. Ушной отросток (*pot*) высокий, пластинчатый, отделен от восходящего вырезкой и

глубокой бороздой (iV). Основание его выстлано дорсальным выступом энтоптеригоида. Ушная связь располагалась, вероятно, под боковой веной головы. Спиракуло-гиомандибулярный желоб развит вдоль всего постеро-дорсального края palato-quadratum. Дистально он резко расширяется и обращен слегка медиально, будучи занят гиоидной дугой. Эктоптеригоид короткий, почти не участвует в формировании горизонтальной пластины. Наружная птеригоидная ветвь не выражена. От основания ушного отростка к переднему краю аддукторной вырезки тянется косой гребень. Необычная топография заглазничных связей с заметным смещением назад супраптеригоидной, сближающейся с ушной, связана, по-видимому, с удлинённостью этмосфеноида при коротком отико-окципитальном отделе черепа. С последним связана также укороченность и поперечная ориентация квадратной ветви.

Гиомандибула (hyomandibulare рис. 14, Г) промаксимально сильно уплощена и вершины головок вытянуты поперек ее продольной оси. Головки небольшие, вентральная сильнее выдается вперед. Гиомандибулярный проход начинается на медиальной поверхности широким понижением между ними, затем переходит в длинный продольный желоб и в нижней трети в короткий канал, выходящий на латеральную поверхность и продолжающийся дистально желобком. Бороздка гиоидного нерва (gth) (г. hyoideus VII) отделяется от гиомандибулярного желобка у основания дорсальной головки, идет косо к заднему краю кости, прослеживаясь на ее латеральной поверхности вплоть до дистального конца. Ближе к заднему краю по латеральной поверхности тянется бороздка, возможно, для г. opercularis гиоидного нерва или же наружной ветви г. praeretramaticus IX. Изнутри гиомандибулярный желоб был, по-видимому, перекрыт соединительнотканой мембраной, крепившейся к его краям, о чем свидетельствует шероховатость последних. Вдоль переднего края желоба проходит дистально слабо повышающийся аддукторный гребень. Однако основная часть m. adductor hyomandibulae занимала скорее всего гладкостенное углубление у переднего края кости. Место прикрепления m. protractor hyomandibulae представлено широким понижением проксимальнее отверстия гиомандибулярного канала на латеральной поверхности кости (fmpH, рис. 14, Г). Оперкулярный отросток на сохранившемся фрагменте отсутствует.

Нижняя челюсть (табл. XII, фиг. 1; рис. 15, Б) горизонтально-овальная в поперечном сечении, кзади сужается. Инфрадентальные фланги умеренно развиты, задний короткий, образован supraangulare. Вентральный желоб наиболее отчетливо выражен в области заднего фланга. Меккелева кость участвует в образовании дна короноидных ям и дна вентрального желоба между praearticulare и infradentalia. Articulare снаружи может незначительно выступать над supraangulare по краю суставной площадки. В задней части вентрального желоба развита впадина с шероховатой поверхностью, которая, возможно, вмещала связку, соединяющую нижнюю челюсть со stylohyale. Передняя поверхность articulare ругозная антеро-латерально формирует до пяти поперечных гребней, связанных, видимо, с сухожилиями челюстных аддукторов. Вблизи устья артикулярного канала иногда наблюдается обособленный выступ, сопоставимый с аддукторным отростком у лабиринтодонт (ср. Шишкин, 1973). Суставная площадка palato-quadratum наклонена назад под углом около 60°. Глубоким срединным пережимом она подразделяется на две впадины, из которых антеро-медиальная сильно вытянута в длину и более круто обращена назад. Постгленоидный отросток занимает срединное положение, прегленоидный ограничен передним краем постеро-латеральной впадины.

Praearticulare впереди узкое и высокое, контактирует с dentale и прекороноидом. Верхний край шагреневого площадки образует с короноидами глубокую и расширяющуюся кзади sulcus coronoideus internus; сзади несет сравнительно крупные зубы. Симфизная площадка (sy) у молодых особей образована преимущественно mentomandibulare; у взрослых — последняя составляет половину ее поверхности. Адсимфизная косточка короткая, впереди образует дорсальный выступ, покрытый шагренью; в равной мере налегает на mentomandibulare и dentale. Задний из трех короноидов несет одну пару клыков, позади которых тянется ряд зубов, почти не уступающих им по размерам. Короноиды широкие и сравнительно низкие. Верхний край вертикальных пластин не выдается над dentale. Боковые отростки, исключая задний третьего короноида, не несут зубов. Желобок между короноидами и dentale (sulcus

coronoideus externus) узкий и мелкий, прерывающийся на уровне сравнительно глубоких короноидным ям.

Dentale составляет около 1/2 высоты переднего края челюсти и сзади не достигает челюстного сустава. Передний конец кости сильно расширен и образует у взрослых особей не менее половины симфиза. Наружная площадка для симфизных костей у молодых особей не прослеживается. Передние три-четыре зуба несколько увеличены, зубной ряд едва заходит за уровень переднего края аддукторной ямы.

Spleniale нередко также несет широкую площадку для симфизных костей. Позади прекороноидной ямы кость выступает из-под praearticulare, образуя инфраден- тальный фланг, который у молодых особей развит сильнее и более отвесный. На уровне прекороноидной ямы медиальная поверхность фланга несет мелкое углубле- ние, переходящее на praearticulare. Площадка налегания субмандибулярных пласти- нок не прослеживается, что свидетельствует о короткой протяженности этой серии. Postspleniale несколько длиннее и примерно в 1,5 раза выше spleniale, почти не участвует в формировании фланга.

Supraangulare по высоте вдвое превышает spleniale и равно angulare, почти пол- ностью закрывая снаружи articulare. Задний инфраден- тальный фланг относительно короткий, имеет примерно одинаковую высоту с передним флангом и ограничивает очень глубокую часть вентрального желоба.

Переднее отверстие мандибулярного сенсорного канала у молодого экземпляра открывается в верхней части переднего края spleniale, у взрослых смещается в его нижнюю часть. Просвет канала узкий, его наружные ответвления тонкие, уме- ренно ветвящиеся. Поры расположены обычно в один ряд. Sulcus supraangularis тонкая, нередко ограничена нижним краем челюсти. Горизонтальная ямочная ли- ния проходит вдоль нижнего края dentale. Постсплениальная вертикальная ямочная линия находится относительно далеко впереди.

Отверстие для задних ветвей n. mandibularis V (nmdV) расположено непосредст- венно выше устья артикулярного канала, может подразделяться на заднюю и ниж- нюю ветви (рис. 17, Г). Наружные (кожные) ответвления открывались двумя малень- кими отверстиями. Заднее из них расположено в шве между articulare и supraangu- lare; переднее в дорсо-латеральном углу аддукторной ямы. Первое может сообщать- ся с продольным каналом, проходившим по наружной поверхности articulare вперед и вниз, к входу задней ветви n. mandibularis V.

Вход артикулярного канала расположен вплотную к вентральному гребню на уровне середины аддукторной ямы. Устье канала, почти вдвое более широкое, чем вход, находится на дне ямы, почти на одной вертикали с последним и может быть связано желобком с отверстием для задней ветви n. mandibularis V. Задние ветви латерального нерва входили через отверстия, расположенные в числе трех-четырех в крыше вентрального желоба. Намечается связь их с мандибулярным каналом. Преартикулярный канал начинается выше и чуть позади артикулярного и тянется вперед и чуть вверх между медиальной поверхностью articulare и praearticulare, отверстие его в аддукторной яме обнаружить не удалось.

На поверхности короноидов, в крыше меккелева канала, тянется мелкая продоль- ная бороздка с ответвлениями к медиальному краю. Отверстия в дне ее связаны с продольным каналом, заключенным в короноид и проводившим, по-видимому, от- ветвления n. mandibularis V (и, возможно, a. mandibularis). Поверхность короноидов, граничащая с dentale, покрыта бороздами, анастомозирующими между собой. Кни- зу они собираются в крупные желобки, открывающиеся в меккелев канал. На сво- бодной наружной поверхности короноидов эта система продолжается немногочислен- ными тонкими разветвлениями с отверстиями вглубь кости. По всей вероятности, эта система связана с венами, выносящими кровь из короноидов и вливающих в v. mandibularis superior (см. рис. 16).

Обе короноидные борозды открываются в аддукторную яму. Представляется ве- роятным, что в них проходили не непрерывные артериальные стволы, а многочис- ленные короткие веточки. Задние из них входили из аддукторной ямы, передние через отверстия в дне короноидных борозд. Меккелевы отверстия представлены двумя крупными передними и одним (либо двумя) небольшим задним — "постсплени- альным", которые расположены на уровне прекороноида, интеркороноидной ямы и задней части третьего короноида соответственно. На уровне интеркороноида вен-

тральный мандибулярный желоб отчетливо подразделяется продольным гребнем меккелевой кости на наружный — "субмандибулярный" и внутренний — "нервно-сосудистый". Наружная его часть почти лишена отверстий и имеет ругозистую поверхность. Нервно-сосудистая несет два продольных ряда очень мелких отверстий. Меккелевы и артикулярные отверстия топографически тяготеют к внутреннему ряду.

Зубы имеют акро-плеуродонтное прикрепление, выступая над краем *dentale* примерно на 2/3 своей длины. Основания их слегка вытянуты овально поперек челюсти, вершины загнуты внутрь. Кнаружи от зубного ряда могут располагаться более мелкие зубы, переходящие латерально в шагрень.

Размеры голотипа: длина этмосфеноидного щита около 135 мм.

Распространение. Верхний девон, фран, порховские — ильменские слои Ленинградской и Вологодской областей.

Материал. Свыше 100 черепных остатков, в том числе почти полный череп, происходят из различных местонахождений на р. Сясь (дер. Столбово, Мелексы, Юхора, Гверстовка), р. Свирь (дер. Ровское и Долгая Гора) и Онежском озере (Ан-домская гора); сборы Д.В.Обручева и Э.И.Воробьевой, колл. ПИН № 54; 2986; 2917.

ПОДСЕМЕЙСТВО *PLATYCEPHALICHTHYINAE* VOROBYEVA, SUBFAM. NOV.

Диагноз. Крупные, по-видимому, придонные рыбы с коротким, широким и низким рылом и укороченным отико-окципитальным отделом черепа. Пинеальное отверстие, вероятно, отсутствует. Назальная серия из немногих элементов. Щечная пластина низкая. Носовые капсулы небольшие, слабо окостеневающие. Межносовая область широкая. Дерминтермедиальный отросток без развитой восходящей пластины, смыкается с медиальной стенкой капсулы. Ольфакторные каналы короткие. Внутреннее задненосовое отверстие сообщается с эндоханой. Чешуя ромбическая, тонкая, с длинным срединным гребнем внутри.

Сравнение. Отличаются от эустеноптерин особенностями строения этмоидной части черепа и формой чешуи.

Состав. Один род: *Platycephalichthys* Vorobyeva, 1959.

Распространение. Верхний девон; Ленинградская и Новгородская области, Латвия.

Род *Platycephalichthys* Vorobyeva, 1959

Platycephalichthys: Воробьева, 1959. с. 96; Воробьева, 1962, с. 72, табл. 9, фиг. 1-3; табл. 10, фиг. 1, 2; табл. 11-16, рис. 22-25; Воробьева и Обручев, 1964, с. 295, табл. 2, фиг. 2-4, табл. 3, фиг. 1.

Типовой вид — *Platycephalichthys bischoffi* Vorobyeva, 1959; снежские и надснежские слои франского яруса; Новгородская обл., р. Ловать.

Диагноз. Рыбы, достигавшие, вероятно, свыше двух метров в длину, с относительно низким и широким черепом. Крыша уплощенная, край рыла между ноздями прямой и короткий. Ноздри расположены низко, у переднего края рыла. Орбитальные вырезки маленькие (составляют менее 1/5 длины этмосфеноидного щита), расположены впереди (длина посторбитального отдела более 1/2 длины щита). *Supraorbitale posterior*, по-видимому, контактировало с *intertemporale* и *lacrimale*, отделяя *postorbitale* и *jugale* от орбиты. Длина щечной пластины более чем в 2,5 превосходит высоту. *Maxillare* на всем протяжении низкое, высота более чем в 10 раз уступает длине. Отико-окципитальный щит более чем вдвое короче этмосфеноидного и не менее чем в пять раз короче нижней челюсти. Передние нижнечелюстные зубы крупные. Небная яма короткая и глубокая. Квадратная ветвь *palatoquadratum* длинная. Плицидентин в зубах сложноскладчатый, полость пульпы в малых челюстных зубах заполнена остеодентином (эустенодонтная микроструктура зубов). Скульптура дермальных костей и чешуи образована бугорками и гребнями с гладкими или бугорчатыми вершинами.

Состав. Три вида: *Platycephalichthys bischoffi* Vorobyeva, 1959, надснежные и снежные слои; *P. rohani* Vorobyeva, 1962, псковские слои; *P. skuenicus* Vorobyeva, 1962, светеские слои верхнего девона Северо-Запада СССР.

Распространение. Верхний девон, франский и фаменский ярусы Новгородской, Ленинградской областей и Прибалтики.

Platycephalichthys bischoffi Vorobyeva, 1959

Табл. XIII, фиг. 4–6; табл. XIV, фиг. 1; рис. 7, Г, 15, В, 44

Platycephalichthys bischoffi Воробьева, 1959, с. 96; Воробьева, 1962, с. 73, табл. 9, 10 (фиг. 1, 2), 11, 16, 17 (фиг. 1), 26 (фиг. 2), рис. 22–24.

Гологип — ПИН № 54/155, передний отдел черепа; Новгородская обл., пр. берег р. Ловать в 1,5 км выше дер. Лука; верхний девон, франский ярус, надснежные слои; Воробьева, 1962, табл. XII, фиг. 1.

Диагноз. Передний край рыла почти отвесный. Ноздри треугольные, расположены у вершины слезно-челюстной выемки, не видны сверху; открывается в нижней части переднебоковой стенки капсул. Слезно-челюстные выемки глубокие. Субнариальный угол острый, посторбитальный прямой. Ямки в ростральной части крыши отсутствуют. Преорбитальный отдел составляет около 0,6 длины преорбитального и орбитального вместе. Ширина крыши у преорбитальных углов около 0,7, у орбитальных вырезов около 0,6 длины этмосфеноидного щита; у посторбитальной выемки более 0,6, в области спиракулярных вырезов равна и у заднего края составляет 1,3–1,4 длины отико-окципитального щита. Postparietale сравнительно узкие сзади. Supratemporale короткое. Fossae Bridgei относительно широкие. Postorbitale достигает спиракулярной вырезки. Спиракулярная вырезка глубокая и короткая. Наибольшая высота squamosum в задней части в 1,7 раза меньше длины. Lacrimale высокое сзади, длина в 1,2–1,4 раза превосходит высоту. Длина maxillare в 12–15 раз больше высоты. Задний инфрадентальный фланг умеренно длинный, образован angulare, передний — сравнительно узкий, образован большей частью spleniale. Адсимфизная косточка с парой крупных зубов. Передний конец челюсти несет пару небольших клыкоподобных зубов. Субмандибулярная серия, возможно, достигала симфиза. Прекорonoидная яма большая. Корonoиды относительно низкие, с тремя парами клыков. Краевые зубы корonoидов сравнительно мелкие. Клыки высокие, массивные, со сложно-гроздевидной складчатостью. Полость пульпы во всех зубах заполнена костно-дентинными перекладинами (полиплокодонтная микроструктура). В скульптуре преобладают сливающиеся основаниями бугорки, реже орнамент ячеистый.

Описание. Носовые капсулы (nas, рис. 44, В) вытянуты вдоль бокового края этмоида (рис. 39, В) и впереди обычно достигают уровня вертикальной сошниковой пластины. Стенки капсул тонкие, постназальная окостеневает только в верхней и медиальной части, передняя и задняя часть латеральной стенок могут недоокостеневать.

Задне-латеральная часть дна капсулы занята крупной эндоханной вырезкой, которая сливается с внутренним задненосовым проходом (fenr, рис. 7) с образованием большого вентро-латерального окна.

Нижний медиальный угол постназальной стенки занят глубокой сочленовой ямкой для апикального отростка palato-quadratum. Верхний угол пересечен широким желобом, соединяющим медиальный край задненосовой вырезки с глазницей. Ниже стенка пронизана двумя каналами, верхний из них пропускал, возможно, волокна постэтмоидного анастомоза между n. palatinus и n. profundus и открывался на медиальной стенке капсулы дорсо-латеральнее ольфакторного. Нижний канал открывался впереди и ниже ольфакторного. Он продолжается каудально желобком к сошниковому краю сочленовой ямки и, возможно, проводил артерию, сопровождающую постэтмоидный анастомоз.

Явственно эндокраниальная выстилка различима лишь в медиальной части крыши носовой полости. Крыша пронизана тремя-четырьмя отверстиями, открывающимися в надглазничный канал и пропускавшими, видимо, сосуды и веточки n. ophthalmicus lateralis VII (col VII, рис. 44, В). Вентральнее них расположено отверстие для

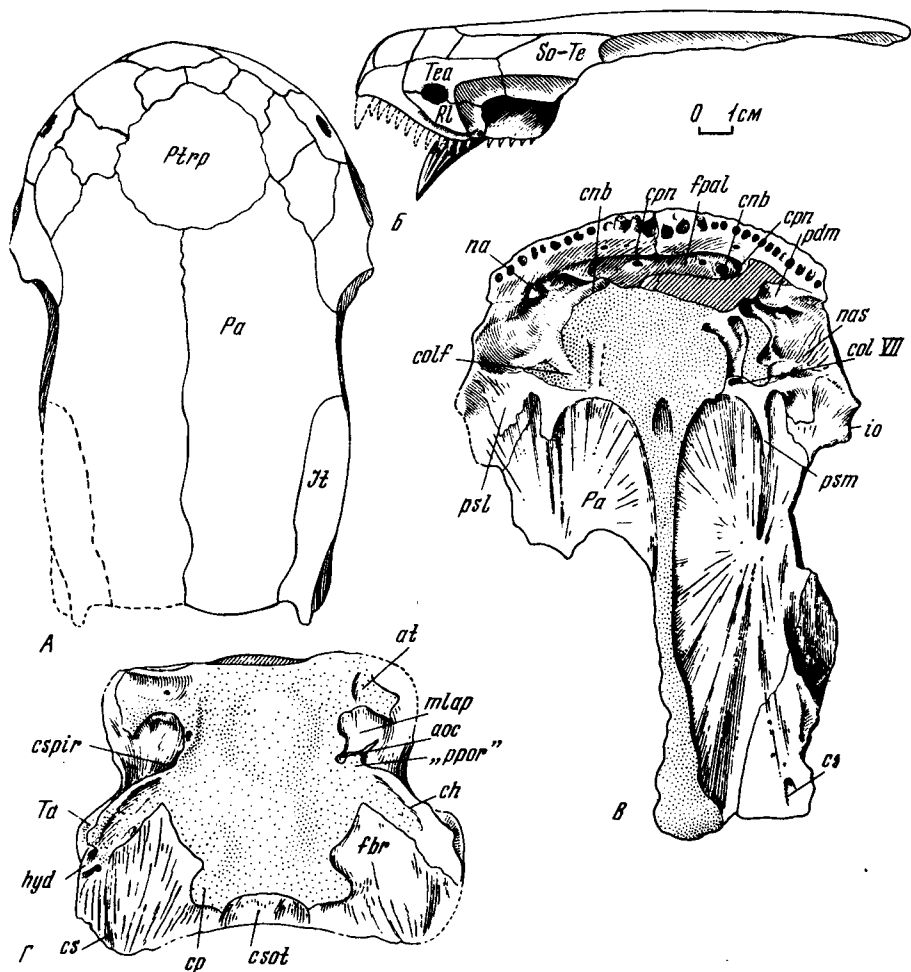


Рис. 44. *Platycephalichthys bischoffi* Vorobyeva:

А, Б — этмосфеноидный щит; экз. ПИН № 2917/7 (А — дорсально, Б — вид сбоку ($\times 2/5$); В — этмосфеноид вентрально, экз. ПИН № 54/160а ($\times 2/5$); Г — отико-окципитальный щит вентрально; экз. ПИН № 2917/4 ($\times 1,4$); Новгородская обл., р.Ловать, дер.Лука; верхний девон, снежские-надснежские слои

g. externus parium n. profundus. Над интермедиальным отростком (*pdm*) различимы два отверстия нервно-сосудистых каналов.

Носовая полость впереди понижается, передняя ее стенка пронизана одинарным либо двойным назо-базальным каналом (*cnb*). Входное отверстие "палато-назального" канала (*srn*) находится медиальнее и может быть сближено с назо-базальным. Назо-базальный канал открывается в верхнем латеральном углу небной ямы, "палато-назальный" — позади и вентральнее него, у края сошника. По дну полости прослеживаются три продольных желобка, из которых латеральный ведет к входному отверстию "палато-назального", а два медиальных — назо-базального каналов (рис. 44, В). Позади задненосовой вырезки "палато-назальный" желобок подразделяется на три. Два из них тянутся постеро-вентрально к сошнику и соответствуют, возможно, постхоанальному анастомозу (ср. Jarvik, 1966, фиг. 19 b, *ast.pch*). Третий поворачивает вверх по направлению к отверстию сосудистого канала.

Расчленение носовой полости на отделы соответствует остеолениформному типу (Jarvik, 1942), но выражено полнее. Нижний рецесс у некоторых экземпляров отделен от главной части почти на всем ее протяжении, так что вентро-медиальный и латеральный рецессы представляют слабо выраженные подразделения нижнего (рис. 7, Г). Передний конец ольфакторного гребня при этом продолжается внутрь капсулы, образуя на ее медиальной стенке ростро-каудальный гребень, сли-

вающийся иногда с интермедиальным отростком. Вентро-медиальный рецесс представлен небольшим углублением в медиальной части дна нижнего, антеро-вентрального ольфакторного отверстия. Латеральному рецессу соответствует небольшая выемка на внутренней поверхности *laminae nasiochoanalis*, дорсо-латеральнее задней части эндоханы. Впереди нижний рецесс переходит в назо-базальный канал. Ростро-каудальный гребень на внутренней стенке может отсутствовать. Интермедиальный отросток представлен *lamina superior* вдоль переднего края ноздри, с изгибом переходящей в горизонтальную *lamina inferior* по нижнему краю ноздри. *Crista intermedia* представлена косым гребешком на передней стенке, продолжающим *lamina inferior*. У заднего края ноздри внутрь вдается тектальный отросток *tectale*, образующий с интермедиальным отростком глубокий карман. Впадина между нижней и верхней ламинами соответствует среднему рецессу носовой полости, а вся ее выше лежащая часть — верхнему.

Отико-окципитальный щит (табл. XIII, фиг. 4; табл. XIV, фиг. 1, рис. 44, Г). *Postparietalia* (Ppa) составляют около половины ширины переднего края щита, кзади расширяются вдвое. *Supratemporale* (St) в 1,5 раза короче *tabulare* (Ta), длина которого вдвое превышает ширину. Латеральный край *tabulare* в области спиракулярной вырезки круто изогнут вниз, образуя высокий фланг и выстилающая верхнюю часть спиракулярного дивертикула, сзади несет выступ, прикрывающий область горизонтального полукружного канала. Ориентация латерального края *tabulare* свидетельствует о крутом медиальном изгибе переднебоковой стенки капсулы. На переднем крае щита снаружи развита нескульптированная полоса, местами резко расширяющаяся. Крыша *scavum supraoticum* (csot) занимает 1/4 ширины заднего края щита, представлена саженной назад и вверх гладкой площадкой.

На вентральной поверхности щита сохранились отпечатки и остатки эндокrania (табл. XIV, фиг. 1; рис. 44, Г), включая височную стенку, которая образует впереди широкие поперечные выступы (at), ограничивающие углубление для *mm. levatores arcu palatini* (mlap) и топографически соответствующие передней части височной дужки (ср. Jarvik, 1954, фиг. 1, b, al). Последняя, по-видимому, прерывалась посредине и с задней ее частью ("ppog") был связан тонкий гребешок на *supratemporale*. Позади этого гребешка на височной стенке различимо углубление спиракулярного канала. Наибольшая ширина эндокраниальной крыши впереди ненамного уступает длине отдела, кзади крыша резко сужается. Заднебоковой край ее здесь образует выступ, вмещающий вершину заднего полукружного канала (ch).

Fossa Bridgei занимает около 1/4 наибольшей ширины щита и медиально перекрывается *postparietale*. Антеро-латерально *fossa Bridgei* ограничена широким эндокраниальным желобком, вмещающим горизонтальный полукружный канал. Передний конец ямы лежит на уровне середины спиракулярной вырезки. Перемычка, отделяющая яму от спиракулярного канала, относительно узкая. Связь этого канала с *fossa Bridgei* выявить не удалось.

Щечная пластина подразделена на две комплексные части: переднюю, объединяющую *lacrimale* и *jugale*, и заднюю, объединяющую *squamosum*, *praeorperculum*, *quadrato-jugale*. *Postorbitale* и *maxillare* самостоятельные. Пластина относительно ниже, чем у типичных эустеноптерид. Соотношение длины и высоты ее задней части равно 2,6. *Squamosum* с центром окостенения в передней половине кости, близ ее вентрального края; восходящая ветвь югального канала круто поднимается к *praeorperculum*. Верхний передний угол *squamosum* близок к прямому, нижний далеко выступает вперед. *Praeorperculum* длинное и узкое. *Quadrato-jugale*, по-видимому, не соединялось с *maxillare*. *Postorbitale* высокое сзади, сильно понижающееся кпереди; отношение его длины к высоте примерно 1,8. *Postorbitale* впереди отделено от орбиты *supraorbitale posterior*. *Jugale* примерно одинаковой высоты у переднего и заднего краев; длина в 1,7 – 2 раза больше высоты, по нижнему краю кость в 1,5 раза длиннее *lacrimale*, шов с которым более или менее отвесный. Центр окостенения и нисходящая ветвь инфраорбитального канала в задней части *jugale*. *Lacrimale* с глубокой орбитальной вырезкой. Длина кости в 2,6 – 3,0 раза превышает высоту у переднего конца этой вырезки. *Maxillare* более высокое в задней части. Передний конец кости изогнут кверху и нижний край в области изгиба образует тупой угол, верхний край на границе *jugale* и *squamosum* плавно выпуклый.

Небно-квадратный комплекс удлиненный, ориентированный вертикально (Воробьева, 1962). Наибольшая его высота (на уровне восходящего отростка) не превышает 1/3 длины. Восходящая пластина на этом уровне шире горизонтальной и соединяется с нею почти под прямым углом. Свод неба умеренно высокий. Аддукторная камера относительно низкая, аддукторная вырезка составляет около 1/2 длины комплекса. Постеро-дорсальный край длинный и пологий, квадратная ветвь продольно вытянутая. Нижнечелюстной сустав отнесен назад и расположен на уровне затылка.

Аутопалатинная часть *palato-quadratum*, судя по форме и положению сочленовных площадок на черепе, имела обе этмоидные связи, медиальная из которых представлена малоподвижным соединением (сращением). Восходящий отросток с тонким основанием и массивной вершиной, выступающей вперед и вверх и сочленяющейся с супраптеригоидным отростком нейрокrania. Базальный отросток, судя по положению подстилающего его выступа энтоптеригоида, располагался медиальнее переднего края восходящего отростка и, вероятно, был слабо развит. Характер ушной связи не ясен. По топографии задней части комплекса и его ориентации можно предполагать, что ушной отросток соединялся с нейрокранием ниже квадратно-краниального прохода. Тригеминальная вырезка занимает обычное положение позади основания восходящего отростка.

Непосредственно позади основания апикального отростка дорсо-медиальный край *autopalatinum* имеет глубокую выемку, ограничивающую снаружи косые мышцы глаза, прикреплявшиеся к постназальной стенке этмоида. Сзади она ограничена отростком, фиксирующим положение *palato-quadratum*. Постеро-дорсальнее расположен широкий вентро-медиальный гребень, впереди которого имеется небольшое понижение, занятое, возможно, поперечной порцией *m. levator bulbi*.

По дорсальной поверхности комплекса, вдоль линии стыковки горизонтальной и вертикальной пластин проходит борозда постхоанального анастомоза, заканчивающаяся постеро-латерально коротким каналом. Входное отверстие его связано бороздой с почти отвесным каналом у верхнего края вертикальной пластины, через который могла проходить веточка нерва к дермопалатинным клыкам. Через выемку в переднем крае комплекса постхоанальный анастомоз сообщался с небным нервом, проходившим в борозде вдоль медиального края энтоптеригоида. Борозда палато-назального нерва прослеживается по латеральной поверхности вертикальной пластины *dermopalatinum*.

Entopterygoideum длинное и невысокое, образует на уровне восходящего отростка большую часть горизонтальной пластины. Закругленный задний край шагреневой площадки почти достигает нижнечелюстного сустава. *Dermopalatinum* вместе с *entopterygoideum* покрывают нижнюю поверхность *autopalatinum*, исключая переднюю ее часть и узкую каемку вдоль дорсо-медиального края. Передний конец кости несет вентрально широкое понижение, перекрываемое сошником.

Нижняя челюсть (рис. 15, В). Передние 2/3 неширокого инфраденального фланга (*fid*) образованы *spleniale*. Гладкая впереди поверхность фланга совместно с *praearticulare* формирует невысокую пролингвальную нишу (*plf*). *Angulare* в задней половине выпукло выдается по вентральному краю, формируя задний инфраденальный фланг (*fidp*). Высота последнего немного уступает переднему флангу.

В скульптуре челюсти наряду с бугорчатым встречается ячеистый орнамент (обычно у крупных экземпляров). Иногда выражена дифференцировка орнамента, более крупного по периферии и мелкого — в центре костей (табл. XIII, фиг. 4, 5).

Мандибулярный сенсорный канал тянется вдоль вентрального края *supraangulare*, над ангулярным флангом, посередине *postspleniale* и пересекает *spleniale* почти по диагонали. Просвет канала узкий, выводные поры мелкие, редкие, расположены в два-три ряда. *Sulcus dentalis* сравнительно короткая, проходит вдоль заднего края *supraangulare*. Маленькое отверстие на наружной поверхности челюсти между *articulare* и *supraangulare* ведет в антеро-вентральный канал, направленный к срединной части *sulcus supraangularis*. Возможно, здесь проходила ветвь латерального нерва и сопутствующая ей артериальная веточка.

Каналу для задних ветвей *n. mandibularis* и *a. mandibularis* соответствует крупное отверстие у наружного края аддукторной ямы. Узкое переднее ответвление этого канала открывается в устье артикулярного канала (рис. 17, В). Задняя кожная

ветвь *p. mandibularis* могла выходить через отверстие впереди сочленовной площадки. Артикулярное отверстие (*car*) расположено между задним концом *praearticulare* и меккелевой костью. Оно ведет в дорсо-латеральный канал, открывающийся в постеро-латеральном углу дна аддукторной ямы.

Преартикулярное отверстие находится на уровне задней стенки аддукторной ямы. Канал, возможно, открывался в задней части дна ямы, у её постеро-медиального угла.

Многочисленные мелкие отверстия в дне вентрального мандибулярного желоба образуют два отчетливых продольных ряда — латеральный и медиальный. Переднее меккелево отверстие расположено на уровне прекоронаидных клыков, заднее — на уровне третьего короноида. Крупная продольно-овальная ямка антеро-латеральнее заднего меккелева отверстия могла быть занята венозным синусом и ведет в два внутричелюстных канала — передний и задний.

Обе короноидные борозды сообщаются с аддукторной ямой, отверстия каналов в их дне хорошо заметные, многочисленные.

Чешуя. Имеются единичные сравнительно тонкие ромбические чешуи до 1 см в диаметре, с тонко-бугорчатым орнаментом скульптуры.

Размеры голотипа: длина этмосфеноидного щита — 20 см; экз. № 2917/3; длина челюсти — 37 см; экз. № 2917/4; длина отико-окципитального щита — 8,6 см.

Распространение. Верхний девон, франкий ярус, снежские — надснежские слои Новгородской, Ленинградской областей и Латвии.

Материал. Кости черепа, нижние челюсти, фрагменты плечевого пояса, зубы, чешуи (около 80 экземпляров хорошей сохранности) преимущественно с р. Ловать у дер. Лука; сборы В.С.Вишофа, Д.В.Обручева, Р.Ф.Геккера и автора, колл. ПИН № 54 и 2917.

? *Platicephalichthys rohani* Vorobyeva, 1962

Табл. XIII, фиг. 1—3

Cricodus (Polyplocodus) wenzukowi: Rohon, 1889b, с. 52, табл. 1, фиг. 6 (pars).

Platycephalichthys rohani: Воробьева, 1962, с. 80, рис. 26.

Голотип — № 76, колл. Рогона; Ленинградский государственный университет; передняя часть черепа; Ленинградская обл., р. Оять, Вачукинцы; верхний девон, франкий ярус, псковские слои; Rohon, 1889b, табл. 1, фиг. 6; Воробьева, 1962, рис. 26, табл. 18, фиг. 1.

Диагноз. Передний край рыла покатый. Ноздри треугольные, расположены впереди средней части слезно-челюстной выемки, видны сверху; открываются в нижней части передней носовой стенки. Слезно-челюстные выемки мелкие. Субнариальный угол близок к прямому. В ростральной части крыши имеются две ямки неясного назначения. Адсимфизная косточка покрыта шагренью зубов. Передний инфраденальный фланг широкий и длинный, образовывал в равной мере *spleniale* и *post-spleniale*. Короноиды высокие. Передние нижнечелюстные зубы ненамного крупнее задних. Прекоронаидная яма маленькая. Клыки сравнительно короткие. Микростроение зубов эустенодонтного типа; полость пульпы свободная, складчатость плицидентина умеренно сложная. В скульптуре преобладают изолированные, сравнительно крупные бугорки.

Описание¹. В нижней челюсти (табл. XIII, фиг. 1) меккелева кость выстилает дно прекоронаидной и интеркороноидной ям. *Mentomandibulare* образует заднюю половину симфиза.

Короноиды выдаются над *dentale*, озублены по верхнему краю двумя-тремя рядами зубов, исключая длинный передний прекоронаидный отросток. Адсимфизная косточка (*Ads*) треугольная и короткая, покрыта мелкой шагренью, образует частично верхний край симфизной площадки, граничит сзади длинным швом с *praearti-*

¹ Описание этмосфеноида и зубов см. Воробьева, 1962.

culare, а впереди и латерально — с dentale и с прекоронаидным отростком. Коронаидные ямы глубокие. Клыки с острыми вершинами, без боковых кантов (табл. XIII, фиг. 3).

Præarticulare занимает сравнительно вертикальное положение, формируя высокую медиальную стенку коронаидных ям и ограничивая симфизную площадку. Шагреневая пластинка отчетливо обособлена на изломе, верхний край ее несет крупные зубы.

Dentale занимает впереди до 3/4 высоты челюсти, слегка расширяется медиально и образует переднюю половину симфиза. Площадка для симфизных костей не выражена.

Передний инфрадентальный фланг (fida), образованный spleniale и postspleniale, значительно выступает из-под præarticulare и загнут медиально, образуя глубокую гладкостенную впадину.

Переднее отверстие мандибулярного сенсорного канала находится на границе dentale и spleniale. Канал проходит по середине инфрадентальных костей, открываясь на их поверхности многочисленными порами. Выше сенсорного на переднем конце челюсти различимо маленькое отверстие, возможно, для наружной ветви п. mandibularis (V_3). На инфрадентальном фланге открывается несколько мелких отверстий, переходящих в бороздки, ветвящиеся на конце.

Чешуя (табл. XIII, фиг. 2) сравнительно толстая (до 1 см в диаметре), с бугорчатой скульптурой.

Размеры голотипа: длина этмоида 40 мм.

Сравнение. Отличается от типового вида конфигурацией рыла и субнариального угла, более передним положением ноздрей, присутствием ямок в ростральной части крыши, более толстой чешуей и некоторыми деталями строения нижней челюсти, в частности отсутствием дифференциации ее передних зубов и менее сложной их микроструктурой.

Замечание. Возможно, представляет род, генетически исходный для *Platycephalichthys*.

Распространение. Верхний девон, нижний франкско-русские слои Ленинградской обл.

Материал. Помимо голотипа две неполные нижние челюсти, зубы и чешуя из типового местонахождения, сборы автора, колл. ПИН, № 2917.

Platycephalichthys skuenicus Vorobyeva, 1962

Табл. XIII, фиг. 7; табл. XIV, фиг. 2–3; рис. 45

Platycephalichthys skuenicus: Воробьева, 1962, с. 80.

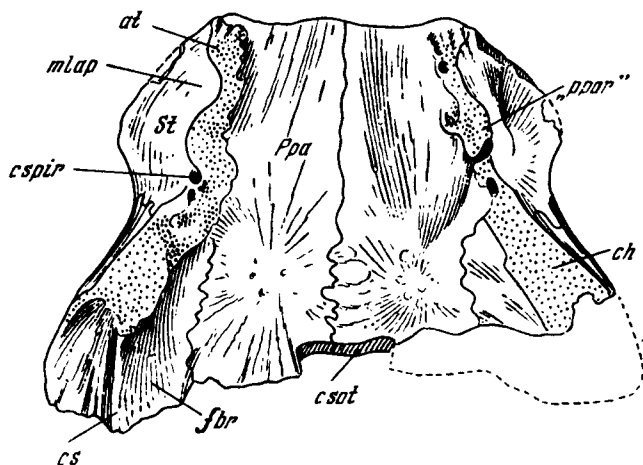
Голотип — ПИН № 54/175; лев. половина нижней челюсти; Латвия, Ауцкий район, бассейн р. Лиелупе (р. Скуене), окрестности совхоза Тервите; верхний девон, фаменский ярус, светеская свита; Воробьева, 1962, табл. XVII, фиг. 2а, б.

Диагноз. Ширина отико-окципитального щита в посторбитальной выемке составляет 0,8, в области спиракулярной выемки — 1,3 и у заднего края — 1,9 его длины. Postorbitale далеко не достигает спиракулярной вырезки. Спиракулярная вырезка длинная и мелкая. Postparietalia широкие сзади. Supratemporale длинное. Fossae Bridgei относительно узкие. Задний инфрадентальный фланг короткий, образован supraangulare, передний широкий, образован преимущественно spleniale. Коронаиды невысокие, краевые коронаидные зубы сравнительно крупные. Прекоронаидная яма глубокая и широкая. Четыре пары коронаидных клыков. Передняя треть адсимфизной косточки покрыта шагренью, остальная занята парой клыков. Передние клыкоподобные зубы на dentale крупные. Субмандибулярная серия, по-видимому, далеко не достигала симфиза. Клыки высокие, сравнительно тонкие. Складчатость плицидентина в малых челюстных зубах сложная, полость пульпы заполнена остеодентином (полиплокодонтная складчатость). В скульптуре преобладают очень мелкие бугорки.

Описание. Отико-окципитальный щит (табл. XIV, фиг. 2; рис. 45). Postparietalia составляют половину переднего края щита, кзади расширяются втрое. Supratempora-

le и tabulare примерно равной длины и ширины. Латеральный край tabulare в области спиракулярной вырезки образует невысокий латеральный фланг, ориентировка которого свидетельствует об умеренно крутом изгибе переднебоковой стенки капсулы. Сзади фланг достигает уровня гиомандибулярных фасеток, образуя над ними горизонтальный навес. Площадка налегания для postorbitale короткая; нескульптурированная площадка вдоль переднего края щита широкая с неровным задним краем.

Рис. 45. *Platycephalichthys scuenicus* Vorobyeva: отилокципитальный щит ($\times 2,3$); экз. ПИН № 1491/45; Латвия, Скуене; верхний девон, светская свита



От нейрокrania сохранились верхняя часть височной и переднеушной стенок (табл. XIV, фиг. 2; рис. 45). Передние поперечные выступы (at) слабее развиты, чем у *Platycephalichthys bischoffi*. Впадина для mm. levatores arcu palatini (mlap) здесь относительно короче, отчетливо обособлена сзади "посторбитальными" выступами ("ppar'") эндокраниальной крыши, у основания которых имеется отверстие для поперечной комиссуры затылочных артерий. Близ него открывается спиракулярный канал (cspir) и передний канал n. oticus VII. Отверстие заднего канала последнего расположено у медиального края переднебоковой стенки капсулы. Длина эндокраниальной крыши равна ее ширине у заднего края (в области вершин задних полукружных каналов). Fossa Bridgei (fbr) почти не заходит в область tabulare. Боковой выступ, вмещавший наружный полукружный канал (ch), сближен с крышей. Гиомандибулярные фасетки и латеральная комиссура расположены непосредственно позади спиракулярной вырезки.

Нижняя челюсть (табл. XIV, фиг. 3) имеет те же основные пропорции, что и у *P. bischoffi*. Инфрадентальные фланги здесь, однако, более широкие, особенно передний (fida), а задний ограничен супраангулярной областью. Вентральный желоб очень глубокий у заднего конца челюсти и отчетливо подразделяется в ее средней части продольным гребнем на внутреннюю и наружную (субмандибулярную) борозды. Сосудистые и нервные отверстия в дне этого желоба менее многочисленные, чем у *P. bischoffi*.

Наружная короноидная борозда четко выражена только на уровне вертикальных пластин короноидов, внутренняя вдоль заднего короноида и антеро-медиального края прекороноидной ямы. На уровне второй и четвертой пар короноидных клыков в дне этой борозды имеются овальные углубления, явно заполненные при жизни мягкими тканями.

Заднее отверстие мандибулярного сенсорного канала очень маленькое, расположено в постеро-вентральном углу supraangulare; канал проходит относительно высоко, выводные поры его мелкие и слабо заметные. Sulcus supraangularis тонкая и короткая, ответвляется от с. mandibularis в постеро-вентральном углу supraangulare. Ветвь латерального нерва, иннервировавшая нейромасты sulcus supraangularis, входила, по-видимому, через самостоятельное отверстие в постеро-дорсальном углу supraangulare.

Отверстия в дне вентрального желоба приурочены к внутренней (нервно-сосудистой) части; наиболее крупные из них на уровне angulare и spleniale. Заднее меккелево отверстие двойное, расположено на уровне границы postspleniale и angulare,

тогда как переднее на уровне передней части spleniale. Медиальное отчетливо выраженной площадки для симфизных костей имеется крупное постсимфизное отверстие, связанное с двумя внутренними каналами. Вдоль шва spleniale с praearticulare между постсимфизным и передним меккелевым отверстиями открываются еще три или четыре сравнительно крупных отверстия.

Отверстие для задней ветви n. mandibularis V расположено у наружного края задней стенки аддукторной ямы; в толще articulare канал подразделяется на антеро-вентральный и каудальный. От последнего ответвляется дорсо-латеральный канал для кожной ветви n. mandibularis V, который открывается в постеро-латеральном углу аддукторной ямы.

Корonoидные борозды входят в аддукторную яму. Наружная из них четко выражена на уровне вертикальных пластин корonoидов, внутренняя — лишь в задней части. Отверстия в дне этих борозд единичны, наиболее крупные в области внутреннего желобка у основания корonoидных клыков.

Входное отверстие преартикулярного канала расположено на уровне задней стенки аддукторной ямы. Канал, по-видимому, открывался в дне ямы вентро-медиальнее и позади артикулярного канала. Последний очень короткий и занимает почти горизонтальное положение, открываясь на внутренней поверхности supraangulare, у основания задней стенки аддукторной ямы. Устье его много шире входного отверстия.

Чешуя (табл. XIII, фиг. 7) варьирует по размерам (0,5—2,5 см в диаметре) и толщине. Крупная чешуя умеренно массивная с широким срединным гребнем на внутренней поверхности. Скульптура представлена бугорками, сливающимися в основании, либо гребнями, переплетающимися в сеть.

Размеры голотипа: длина нижней челюсти — 33 см; экз. № 1491/45: длина отио-окципитального щита — 7,2 см.

Сравнение. Отличается от типового вида более широким отио-окципитальным щитом, коротким postorbitale, небольшими fossae Bridgei, относительно короткой субмандибулярной серией, присутствием четырех пар корonoидных клыков, более выраженной дифференциацией зубов на нижней челюсти, вероятно, орнаментом скульптуры чешуи и костей. От *Platycephalichthys rohani* отличия, по-видимому, еще более глубокие и выражаются в относительно прогрессивном строении нижней челюсти, зубов, в том числе их микроструктуры, а также в скульптуре покровных костей черепа и чешуи.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Кроме голотипа нижние челюсти, отио-окципитальный щит, чешуи, зубы; сборы Д.В. Обручева и автора, колл. ПИН № 54.

СЕМЕЙСТВО PANDERICHTHYIDAE VOROBYEVA, 1968

Panderichthyidae: Воробьева, Лярская, 1968, с. 74.

Диагноз. Носовые капсулы расположены у заднебоковой стенки этмоида. Дно и стенки их хорошо окостеневают. Может присутствовать задняя наружная ноздря. Этмоид составляет половину длины этмосфеноида. Постростральная серия полная, задние postrostralia представлены двумя либо большим числом костей. Имеются самостоятельные rostrale mediale и "frontale". Postorbitale может достигать спиракулярной вырезки. Rostrale laterale сливается с praemaxillare. Кости щеки слиты в единую пластину. Extratemporale и постспиракулярная пластинка отсутствуют. Небная пластина с боковыми отростками. Сошники с задними отростками, контактируют в области вертикальных пластин. Латеральная этмоидная связь palato-quadatum отсутствует, медиальная синхондрозная.

?Hyomandibulare¹ с открытым каналом. Передние нижнечелюстные зубы клыкоподобные. Зубы конусовидные, гладкостенные, с двойной складчатостью в основании, микростроение полиплокодонтного типа. Чешуя ромбическая с длинным средин-

¹ Принадлежность данной гиомандибулы представителям этого семейства достоверно не доказана.

вым гребнем на внутренней поверхности. Космин в скульптуре отсутствует. Сенсорные каналы проходят в трабекулярном слое, открываются на поверхности крупными однорядными порами, сливающимися иногда в борозды. Скапуло-коракоид окостеневший, массивный, с одинарным прикреплением к *cleithrum*. Позвонки кольцевидные.

Сравнение. Выделяются необычно длинным преназальным отделом, наличием *frontale*, самостоятельностью *rostrale mediale*, вероятным присутствием рудиментарного наружного задненосового отверстия.

Наиболее близки, по-видимому, к эустеноптеридам, от которых отличаются дополнительно отсутствием латеральной этмоидной связи *palato-quadratum* и строением гиомандибулы.

Состав. Три рода, из которых два последних отнесены сюда условно: *Panderichthys* Gross, 1941; ? *Obruchevichthys* Vorobyeva, gen. nov.; *Elpistostege* Westoll, 1938.

Распространение. Верхний девон (фран) Северо-Запада СССР и верхний девон Канады.

Род *Obruchevichthys* Vorobyeva, gen. nov.

Название в честь Д.В. Обручева

Типовой вид — *Obruchevichthys gracilis* Vorobyeva, sp. nov.; верхний девон, французский ярус, надснежские слои Северо-Запада СССР.

Диагноз. Нижние челюсти широкие впереди, овально вытянутые в высоту позади симфиза, с клыками на переднем конце. Симфизная площадка поперечно расширена. Адсимфизная косточка построена по типу короноидов. *Praearticulare* далеко не достигает симфиза. Короноидные ямы мелкие, выстланы дермальными костями. Передний инфраденальный фланг слабо развит. Мандибулярный сенсорный канал с крупными порами, сливающимися в короткие борозды. Имеется дополнительная передняя ветвь сенсорного канала в виде открытой борозды вдоль нижнего края *dentale*. На антеродорсальном конце *dentale* имеются отверстия для "губных" сосудов и нервов. Скульптура в виде низких гребешков, образующих ячеи.

Сравнение. Отличается от *Panderichthys* общей конфигурацией и деталями строения нижней челюсти, приближающейся по ряду структур (короткое *praearticulare*, развитая дермальная выстилка короноидных ям и их форма) к стегоцефаловому типу.

Заключение. Отнесен к семейству условно на основании микростроения зубов.

Состав. Один вид.

Распространение. См. вид.

Obruchevichthys gracilis Vorobyeva, sp. nov.

Табл. XIV, фиг. 4; рис. 15, Д, 46

Название от *gracilis* (лат.) — стройный, изящный.

Голотип — ПИН № 1491/51; передний конец нижней челюсти; Латвия, р. Абава, местонахождение Велна-Ала; верхний девон, надснежские слои; табл. XIV, фиг. 4; рис. 15, Д.

Диагноз. Нижняя челюсть низкая, стержневидная, с узким передним инфраденальным флангом. Меккелева кость впереди интеркороноида скрыта под дермальными костями. *Praearticulare* достигает уровня прекороноидной ямы. Адсимфизная косточка несет пару клыкоподобных зубов. Прекороноид длинный, не выдается над *dentale*. Короноидные ямы в виде продольных углублений, широко открытых медиально. *Dentale* с широкой медиальной пластиной. Клыкоподобные зубы *dentale* равны по размерам прекороноидным клыкам, окружены снаружи рядом мелких краевых зубов. *Splendale* высокое медиально и латерально. Наружная короноидная борозда глубокая, внутренняя слабо развита.

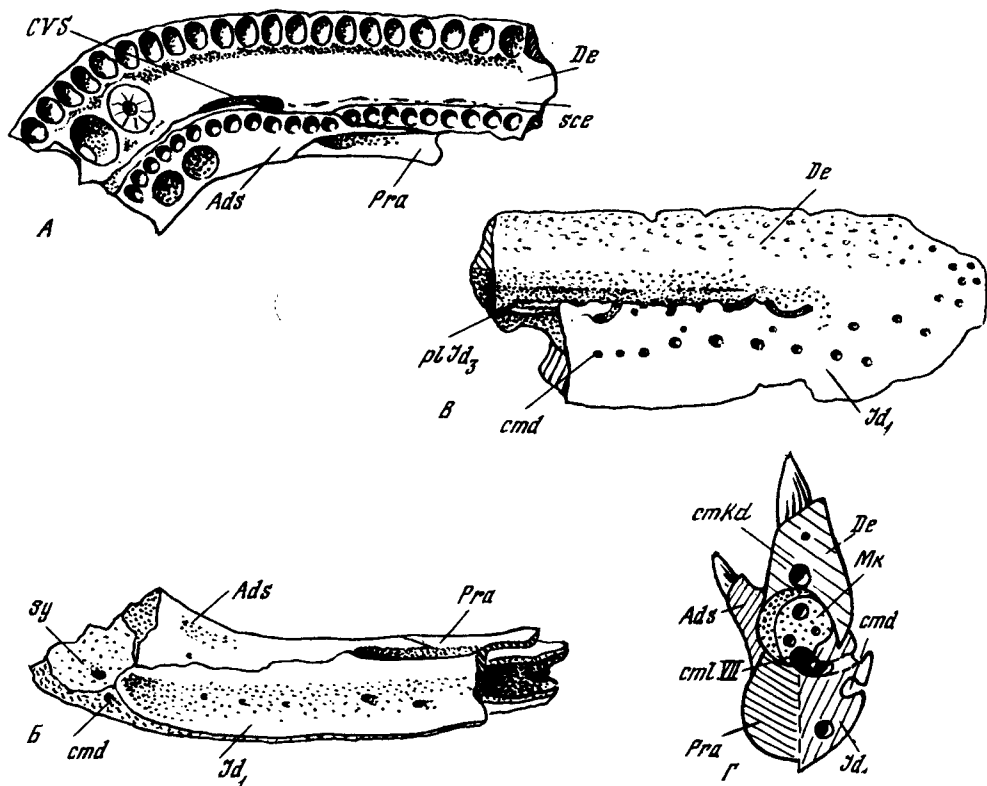


Рис. 46. *Obrucheichthys gracilis* gen. nov., sp. nov.; ПИН № 1491/52 ($\times 3$); передний конец нижней челюсти: колл. Пандера, местонахождение неизвестно видимо, Новгородская обл.

A — сверху; Б — снизу; В — снаружи; Г — сзади (на изломе)

Описание. Известны лишь передние концы нижней челюсти двух разновозрастных экземпляров (рис. 15, Д, табл. XIV; фиг. 4). Судя по их конфигурации, длина челюсти по крайней мере в 10 раз превышала высоту, которая на уровне прекорonoида немного (голотип) или почти вдвое (молодой экземпляр № 1491/52) больше ее ширины. В поперечном сечении челюсть на уровне прекорonoида имеет форму вытянутого в высоту овала. В симфизе она значительно расширяется. В средней части челюсти praearticulare занимает необычно высокое положение и postspleniale сильно выдается из-под него вентрально. Выступающая часть postspleniale толстая и слабо обособлена, в основании ее проходит мандибулярный сенсорный канал.

Меккелева кость впереди заключена в толстый дермальный футляр. На уровне прекорonoида меккелева полость составляет около 1/2 высоты челюсти, впереди она сильно сужается. Симфиз образован в основном (голотип) или наполовину (экз. № 1491/52) дермальными костями — dentale, spleniale и adsymphyseale. Praearticulare образует выпуклый медиальный валик и дно корonoидной ямы. На медиальной поверхности валика на уровне прекорonoида намечается срединный выступ, возможно соответствующий стертой шагреневой пластинке. Вдоль границы с корonoидами тянется узкая борозда с отверстиями каналов.

Адсимфизная косточка (Ads) (табл. XIV, фиг. 4; рис. 46, А) длинная, массивная впереди, пластинчатая сзади. Приподнятый дорсо-латеральный край ее несет ряд зубов, вдвое более мелких, чем зубы dentale; узкий задний отросток гладкий. У переднего края косточки имеется пара клыкóподобных зубов. Ширина прекорonoида в 5 раз уступает длине и равна вертикальной пластине по высоте; прекорonoид отделен от dentale глубокой и широкой наружной корonoидной бороздой.

Dentale (De, рис. 46, В) впереди составляет около 1/2 высоты челюсти. Медиальная пластина на уровне прекорonoида в 1,5 (экз. № 1491/52) — 2,0 (голотип) раза уже, чем на переднем конце. Передний край образует широкую каемку симфиза. Передние клыкоподобные зубы незначительно превосходят по размерам адсимфизные клыки.

Шов между spleniale и postspleniale едва прослеживается на уровне прекорonoидной ямы. Медиальная поверхность spleniale немного, а postspleniale — значительно ниже латеральной. Инфрадентальный фланг позади симфиза (fida, рис. 15, Д) несет отчетливое "пролингвальное" понижение (рис. 15, Д; 43, Б). Зубы с овальновытянутыми поперек челюсти основаниями и плевродонтным прикреплением.

Скульптура представлена волнистыми продольными гребнями, образующими местами ячеи округлой или вытянутой в длину формы. На границе сплениальных костей с dentale скульптура сглаживается.

Переднее отверстие мандибулярного сенсорного канала расположено непосредственно под симфизом. Канал имеет сравнительно широкий просвет, проходит вблизи наружной поверхности костей, пересекая сплениальные кости посередине и смещаясь к вентральному краю челюсти впереди. У голотипа в задней трети spleniale от мандибулярного канала почти вертикально вверх отходит ямочная борозда. На уровне горизонтальной инфрадентальной борозды она отклоняется вперед и достигает альвеолярного края челюсти. Горизонтальная инфрадентальная борозда у молодого экземпляра в виде мелкого желобка вдоль нижнего края dentale с короткими антеро-вентральными ответвлениями и порами в верхнем крае сплениальных костей (рис. 46, В). Ряд пор продолжает борозду к переднему краю челюсти. У голотипа эта борозда представлена большей частью рядом коротких бороздок и глубоких ямок, на дне которых различимы мелкие отверстия.

Вдоль переднего края dentale прослеживается серия мелких отверстий, концентрирующихся у альвеолярного края кости. У голотипа на продольном изломе dentale различимы отрезки широкого альвеолярного канала, ветвящегося на разных горизонтальных уровнях и пропускавших, вероятно, переднюю альвеолярную ветвь n. mandibularis V и a. mandibularis. На уровне интеркорonoидной ямы в дне канала имеется широкое отверстие вертикального канала, соединяющего наружную корonoидную борозду с меккелевой полостью. У экз. № 1491/52 единого альвеолярного канала в dentale нет и соответствующие сосуды и нервы проходили, вероятно, вдоль дорсальной поверхности меккелевой кости — между прекорonoидом и dentale.

На поперечных изломах челюсти, на уровне прекорonoида, выражены два продольных канала — дорсальный (супрамеккелев) и вентральный (инфрамеккелев), ограниченный частично postspleniale и dentale (рис. 46, Г). Первый сообщается мелкими канальцами с корonoидными бороздами и широко с меккелевым каналом, второй расположен медио-дорсальнее сенсорного и дает наружное ответвление вдоль шва между postspleniale и dentale. У голотипа оба канала глубоко погружены в меккелеву кость, однако сохраняют дермальную выстилку. Вентральный канал соединен с задним меккелевым отверстием и с мелкими отверстиями на внутренней поверхности сплениальных костей. Слабо выраженным продольным выступом латеральной стенки он подразделен на две части: в верхней проходили, очевидно, главный ствол a. mandibularis и наружная ветвь n. mandibularis V, в нижней — n. mandibularis internus V + VII и сопровождающие сосуды. В одной из них проходила и v. mandibularis superior (рис. 16, В; 46, В).

В задней части spleniale открывается постсимфизное меккелево отверстие, канал которого проходит параллельно и медиальнее сенсорного. Заднее (постсплениальное) меккелево отверстие крупное, расположено на уровне прекорonoида. Непосредственно впереди него имеются два маленьких, ведущих в инфрамеккелев канал. Вдоль медиальной поверхности инфрадентального фланга мелкие отверстия образуют продольный ряд.

В передней части наружной корonoидной борозды имеется продольная впадина, соединенная широким отвесным каналом с передним концом прекорonoидной ямы (у голотипа два канала). Впадина вмещала, вероятно, венозный синус, транспорти-

рующей кровью от дентальных и адсимфизных клыков в нижнюю мандибулярную вену.

Размеры голотипа: длина нижней челюсти до переднего края интеркоронаидной ямы — 85 мм.

Распространение. Верхний девон, франский ярус, надснежские слои Латвии и ? Новгородской обл.

Материал. Кроме голотипа, найденного Д.В. Обручевым в коллекциях Палеонтологического института, имеется фрагмент нижней челюсти (передний конец) из сборов Х. Пандера, ПИН № 1491/52. Местонахождения и возраст образца не указаны. Скорее всего это Новгородская область, откуда происходит большая часть ископаемых остатков рыб, описанных Пандером, передний конец нижней челюсти из сборов Х. Пандера, возможно, из Новгородской обл. (местонахождение неизвестно), колл. ПИН № 1491.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Будучи исходной группой для четвероногих, остеолепиформные кистеперые рыбы демонстрируют типичный случай переходных форм на уровне низших позвоночных животных. В связи с этим изучение морфологии этих рыб оказывается ключевым для понимания становления и морфогенеза ряда структур и раскрытия общих закономерностей эволюции вышестоящих групп позвоночных.

Представление о структурной однотипности остеолепиформов и их резкой общности от поролепиформов (Jarvik, 1942, 1972) явно преувеличено. Анализ строения черепа и частично посткраниального скелета в палеонтологических рядах остеолепиформов приводит к выводам: 1) о морфологическом сближении древних остеолепиформов с поролепиформами и соответственно генетическом единстве надотряда Rhipidistia, противопоставляемого Actinistia (целакантам); 2) о значительном структурном разнообразии остеолепиформов; 3) о постепенном, крайне неравномерном и в ряде случаев независимом (параллельном) формировании "структурного остеолепиформного типа", охарактеризованного Э. Ярвиком (Jarvik, 1942), в филогенетически разных линиях этих рыб; 4) о неодинаковой степени выраженности сходства с тетраподами у отдельных представителей остеолепиформов.

Характеристики остеолепиформного и поролепиформного структурного типов рыла (Jarvik, 1942) нивелируются по ряду признаков среди остеолепиформов, особенно на уровне их древнейших представителей. Так, расположение носовых капсул вблизи переднего края рыла, их небольшие размеры и слабую дифференциацию следует признать, очевидно, анцестральными особенностями рипидистий. Широкая межнососая область помимо поролепиформов свойственна, по-видимому, большинству представителей остеолепидид, а также некоторым поздним прогрессивным не только ширококрылым, но и сравнительно узкокрылым остеолепиформам в случае небольших размеров их носовых капсул. Преназальная небная яма остеолепиформов связана рядом переходов с интерназальной небной ямой поролепиформов как в смысле положения, так и развития в ней эндокраниального срединного гребня и дермальной выстилки. Внутреннее задненосовое отверстие в связи с недоокостенением задненосовой стенки у некоторых остеолепиформов может сливаться с эндохоаной, обнаруживая определенное сходство с вентро-латеральным окном отдельных поролепиформов, где оно также сообщается с глазницей. В последнем случае отросток, расположенный у задневнутреннего края эндохоаны, не может быть гомологизирован с "сейделевым" отростком хвостатых амфибий и соответствует, по-видимому, утолщению на переднем крае эндохоаны остеолепиформов. У наиболее древних остеолепиформов носовая капсула практически не подразделена на отделы в связи со слабым развитием дерминтермедиального отростка. У поздних остеолепиформов конфигурация этого отростка определяется положением ноздри, а степень его развития, как и поперечного гребня на передней капсулярной стенке, варьирует.

$N. profundus V_1$ у остеолепиформов был значительно сильнее развит, чем это предполагалось ранее (Jarvik, 1942): помимо основной и медиальной ветвей имела вентральная ветвь, следовавшая по дну носовой капсулы в назо-базальном желобке. Палато-назальная ветвь $p. maxillaris V_2$ проходила, вероятно, как и у Анига, в борозде у края небной пластины верхнечелюстных костей. Максиллярно-премаксиллярный канал был представлен системой коротких канальцев, в которых могли проходить веточки $p. buccalis lateralis VII$ и верхнечелюстной артерии к сенсорному инфраорбитальному каналу и (артериальные) к зубам. В интраназальной

части предполагаемого "палато-назального" прохода заключались, скорее всего, инфраорбитальная ветвь *n. maxillaris V₂* и *n. buccalis lateralis VII*. Преназальный анастомоз между *n. profundus* и *n. palatinus VII* остеолепиформов несомненно, по-видимому, с постхоанальным поролепиформов. Более вероятно гомология последнего с постэмюидным анастомозом, установленным впервые у некоторых остеолепиформов.

У поздних остеолепиформов происходит дифференциация передних хватательных зубов на челюстных костях и зубов на адсимфизной пластинке, являющейся производной короноидной серии и соответствующей симфизной спирали поролепиформов. Передний инфрадентальный фланг на нижней челюсти, образованный сплениальными костями, хорошо развит у ряда остеолепиформов и несет впадину, покрытую сосудистыми бороздками и сравнимую топографически с пролингвальной нишей поролепиформов, интерпретируемой как вместилище зачатка языка (Jarvik, 1963). Задний инфрадентальный фланг, наблюдаемый только у некоторых остеолепиформов и образованный ангулярными костями, связан, очевидно, с формированием вентрального спиракулярного дивертикула. Этот фланг топографически соответствует ангулярному флангу зверообразных рептилий, в области которого могло формироваться среднее ухо млекопитающих.

Древние и некоторые поздние остеолепиформы образуют морфологически последовательные и параллельные ряды с древнейшими амфибиями — ихтиостегами и типичными лабиринтодонтами в преобразовании покровных костей крыши черепа и неба. При этом прослеживается: диспропорциональное удлинение преорбитальной или посторбитальной областей, сопровождаемое укорочением отико-окципитального отдела; сокращение постростральных элементов до полной их элиминации; укрупнение носовых костей с последующим их смыканием по срединной линии и преобразованием задней пары носовых костей в лобные тетраподного типа, росто-кауальное разрастание лобных костей и вытеснение теменных из межглазничного промежутка. Диспропорциональный передний рост покровных костей отико-окципитального отдела черепа у остеолепиформов, судя по дифференциации их скульптуры, происходил, по-видимому, на стадиях, предшествующих слиянию костей в щит. Соединение черепных блоков у этих рыб с помощью коротких вентральных сочленовных отростков филогенетически предшествовало, скорее всего, их сочленению "в стык". При наличии сочленовных отростков возможна была интракраниальная подвижность — опускание и поднятие этмосфеноида, поворачивающегося вокруг оси, проходившей через вершину хорды. Опускание этмосфеноида сопровождалось отведением назад и внутрь небо-квадратного комплекса и приведением нижней челюсти, что способствовало заглатыванию добычи.

В эволюции остеолепиформов связи небо-квадратного комплекса с нейрокранием становятся более жесткими и многочисленными. Отмечается тенденция к утрате и замене отдельных связей и перераспределению точек фиксации этого комплекса на черепе. Укрепление связей палато-квадратума с нейрокранием ограничивало возможность переднезадних движений гиомандибулы, которая у поздних остеолепиформов занимает более вертикальное положение и при дыхании, по-видимому, отводится и приводится к черепу, слегка поворачиваясь в спиракуло-гиомандибулярной нише.

Покровные кости неба, слабо развитые у древних рипидистий, прогрессировали у некоторых поздних остеолепиформов за счет расширения небной пластины и развития ее срединных и боковых отростков, дифференциации и разрастания сошников, внедрения парасфеноида в межносую область и увеличения его восходящих отростков, выстилающих базиптеригоидные отростки этмосфеноида.

Вариабельность в положении инфраорбитального сенсорного канала на ростральных костях рипидистий, сближенность этого канала у ряда форм с передней ноздрей, вероятная связь его с наружной задней ноздрей у некоторых остеолепиформов (пандерихт) и топографическое сходство этого канала с септомаксиллярным каналом териодонтов могут свидетельствовать в пользу двойной природы слезного протока тетрапод, образованного отрезком инфраорбитального канала с возможным присоединением канала задней (Шмальгаузен, 1964) или передней (Медведева, 1975) ноздри рыб.

Внезапность появления *Rhipidistia* в геологической летописи, специфические особенности их древнейших поролепиформных представителей, синхронное существование в среднем девоне как примитивных, так и относительно прогрессивных остеолепиформов указывают на ускоренные и весьма неравномерные темпы начальных этапов дивергентной эволюции этой группы. Большинство ранне- и среднедевонских рипидистий обитало в морских и солоноватоводных бассейнах, и эти рыбы, по-видимому, лишь вторично заселяли пресные воды.

Дивергентное развитие отдельных ветвей остеолепиформов и поролепиформов осложнено многообразными параллельными преобразованиями их структур в обоих стволах. На разных уровнях эволюции остеолепиформов от основной линии мелких хищников-преследователей акулоподобного облика отделились сходно адаптированные ветви придонных хищников-засадчиков, нередко переходивших к обитанию на мелководье. С этими узкоспециализированными мелководно-придонными кистеперыми рыбами и связано, по всей видимости, происхождение первых наземных позвоночных. Признаки "тетраподности" формируются параллельно и независимо во многих семействах остеолепиформов, преобладая у обитателей мелководья. Последние могут обнаруживать сходство не только с древнейшими позднедевонскими стегоцефалами — ихтиостегами, но и с поздними вторичноводными триасовыми лабиринтодонтами брахиопидного типа.

Независимое приобретение "тетраподных" черт среди остеолепиформов несомненно указывает на преемственность структур этих рыб и амфибий и на сходство морфогенетических механизмов, участвующих в формировании таких структур. Наиболее полные комплексы "тетраподных" признаков характерны для поздних стегоцефалоподобных форм, не имевших прямого отношения к предкам тетрапод. По уровню дифференциации структур такие рыбы могут иногда превосходить древних амфибий (степень развития дерминтермедиального отростка и некоторые особенности дифференциации носовой полости, сложная складчатость зубов), обнаруживая черты сходства с выше стоящими тетраподами (например, зверообразными пресмыкающимися, ихтиозаврами и рецентными амфибиями).

Достаточные основания для вывода хвостатых амфибий от поролепиформов отсутствуют. Сходство с *Urodela* в значительной мере прослеживается и у архаичных остеолепидин, еще не приобретших "типично остеолепиформный" этмоид. Оно могло указывать на раннее ответвление *Urodela* от общего тетраподного ствола, могло быть обязано примитивизму *Urodela* и объясняться параллельной с поролепиформами эволюцией их предков, в том числе могло быть связанным с явлениями фетализации — задержкой развития отдельных черепных структур.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л.С.** 1955. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 20. 286 с.
- Быстров А.П.** 1935. Некоторые данные о структуре и росте накладных костей стегоцефалов. — Архив анатом., гистол. и эмбриол., 14, вып. 4, с. 583—610.
- Воробьева Э.И.** 1959. Новый род кистеперых рыб *Platycephalichthys* из верхнего девона Р. Ловатя. — Палеонтол. журн., № 3, с. 95—105.
- Воробьева Э.И.** 1960а. Новые данные о роде кистеперых рыб *Panderichthys* из девона СССР. — Палеонтол. журн., № 1, с. 87—96.
- Воробьева Э.И.** 1960б. О систематическом положении *Eusthenopteron wenzukowi* (Rohon). — Палеонтол. журн., № 2, с. 121—129.
- Воробьева Э.И.** 1962. Ризодонтные кистеперые рыбы Главного девонского поля СССР. — Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 94. 139 с.
- Воробьева Э.И.** 1966. О моно- или полифилетическом происхождении тетрапод. — Зоол. журн., т. 45, вып. 9, с. 1355—1368.
- Воробьева Э.И.** 1969. К морфологии щечной области *Panderichthys rhombolepis* (Gross). — Изв. АН ЭстССР. Химия и геол., 18, № 3, с. 255—258.
- Воробьева Э.И.** 1971а. Новый вид остеолепидид из среднего девона Латвии. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия Прибалтики и Белоруссии. Вып. 3. Вильнюс, изд-во "Минтис", с. 209—213.
- Воробьева Э.И.** 1971б. Этмоидная область *Panderichthys* и некоторые проблемы морфологии кистеперых. — Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 130, с. 142—159.
- Воробьева Э.И.** 1971в. К эволюции рипидистных кистеперых рыб. — Палеонтол. журн., № 3, с. 3—16.
- Воробьева Э.И.** 1972. Остеолепидформные кистеперые СССР и общие проблемы морфологии и эволюции рипидистий. Автореф. дис. на соиск. докт. биол. наук. М.
- Воробьева Э.И.** 1973. Монофилия или полифилия в происхождении тетрапод. Тезисы докл. XIX научн. сессии ин-та палеобиологии АН ГССР.
- Воробьева Э.И.** 1974а. Особенности формирования признаков тетраподной организации у кистеперых рыб. — Палеонтол. журн., № 2, с. 110—116.
- Воробьева Э.И.** 1974б. О филогенетических связях ископаемых кистеперых рыб (Crossopterygii) группы Rhipidistia. — Ichthyologia, 6, N 1, p. 111—117.
- Воробьева Э.И.** 1975а. К вопросу о соотношении кости и хряща в филогенезе древнейших низших позвоночных. — Журн. общ. биол., 36, № 3, с. 361—371.
- Воробьева Э.И.** 1975б. Остеолепидная кистеперая кетлерской свиты Латвии. — В кн.: Фауна и стратиграфия палеозоя и мезозоя Прибалтики и Белоруссии. Вильнюс, изд-во "Минтис", с. 233—237.
- Воробьева Э.И.** 1976а. Обстановка появления первых тетрапод и вопрос об их предках. — В кн.: Палеонтология. Морская геология, М., "Наука", с. 87—95.
- Воробьева Э.И.** 1976б. Современное состояние проблемы происхождения наземных позвоночных по данным палеоихтологии. — Вестник АН СССР, 8, с. 25.
- Воробьева Э.И.** 1977. Филогенетические связи остеолепидформных Crossopterygii и их положение в системе. — В кн.: Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных, вып. 2. М., "Наука", с. 71—88.
- Воробьева Э.И., Лярская Л.А.** 1968. Остатки кистеперых и двоякодышащих из аматских слоев Латвии и их захоронение. В сб.: "Очерки по систематике и филогении древних рыб и бесчелюстных". Вып. 1, М., Изд-во "Наука", стр. 72—86.
- Воробьева Э.И., Обручев Д.В.** 1964. Подкласс Sarcopterygii. — В кн.: Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. М., "Наука", с. 268—322.
- Воробьева Э.И., Обручева Е.Д.** 1977. Ризодонтные кистеперые рыбы (см. Rhizodontidae) из среднепалеозойских отложений Азиатской части СССР. — В кн.: Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных, вып. 2. М., "Наука", с. 89—97.
- Гиляров М.С.** 1970. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М., "Наука". 268 с.

- Давиташвили Л.Ш. 1948. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М., Изд-во АН СССР, 641 с.
- Дубинин Н.П. 1966. Эволюция популяций и радиация. М., Атомиздат, 743 с.
- Завадский К.М., Жердев Р.В. 1971. Проблемы специализации в эволюционной теории. — В кн.: Философские проблемы эволюционной теории, ч. 1. Л., "Наука", с. 55–68.
- Казанцева А.А. 1976. Эволюция палеонисков. — *Ichthyologia*, 8, № 1, p. 49–57.
- Конжукова Е.Д. 1955. Пермские и триасовые лабиринтодонты Поволжья и Приуралья. — Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 49, с. 5–88.
- Лебедкина Н.С. 1964. Развитие покровных костей основания черепа хвостатых амфибий сем. *Hypobiidae*. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 33, с. 86–124.
- Лебедкина Н.С. 1975. Развитие костного черепа хвостатых амфибий. Автореф. дис. на соиск. докт. биол. наук. Ленинград.
- Ларская Л.А. 1969. Ихтиофауна пограничных отложений среднего и верхнего девона Латвии, ее тафномия и фациальная приуроченность. Автореф. дис. на соиск. канд. биол. наук. Москва.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М., Изд-во "Мир", 597 стр.
- Мартьянов Н.Е. 1960. Отпечаток пятипалого следа. — Природа, № 9, с. 115.
- Матвеев Б.С. 1967. Значение воззрений А.Н.Северцова о прогрессе и регрессе в эволюции животных для современной биологии. — В кн.: Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. М., Изд-во МГУ, с. 140–172.
- Матвеев Б.С. 1968. Происхождение и пути эволюции позвоночных животных по современным данным. — В кн.: Проблемы эволюции, т. 1. Новосибирск, "Наука", с. 82–97.
- Медведева И.М. 1964. Развитие, происхождение и гомология хоан и хоанального канала амфибий. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 33, с. 173–211.
- Медведева И.М. 1975. Орган обоняния амфибий и его филогенетическое значение. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 58, 174 с.
- Мензбир М.А. 1930. О сочетании факторов, обусловивших развитие наземных позвоночных. — Докл. АН СССР, 22, № 5, с. 589–594.
- Обручев Д.В. 1941. Материалы по девонским рыбам СССР. Девонские рыбы Минусинского края. — Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 8, вып. 4, с. 23–48.
- Обручев Д.В. 1955. Девонские рыбы Минусинской котловины. — В кн.: Полевой атлас фауны и флоры девонских отложений Минусинской котловины. Л., ВСЕГЕИ, с. 45–47.
- Орлов Ю.А. 1950. О некоторых вопросах биомеханики черепа. — Зоол. журн., т. 29, с. 350–353.
- Парамонов А.А. 1967. Пути и закономерности эволюционного процесса. (Основные принципы филогенетики). В кн.: "Современные проблемы эволюционной теории", Л., Изд-во "Наука", стр. 342–436.
- Пэттен Б.М. 1959. Эмбриология человека. М., Медгиз, 768 с.
- Регель Е.Д. 1968. Развитие осевого хрящевого черепа и его связей с верхним отделом челюстной дуги у *Ranodon sibiricus* (*Hypobiidae*, *Amphibia*). — Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 46, с. 5–85.
- Руженцев В.Е. 1960. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммонитов. — Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 33, 329 с.
- Северцов А.Н. 1899. Развитие черепа сельхий. К теории коррелятивного развития. — В кн.: Северцов А.Н. 1949. Собрание сочинений. Т. 1. М.-Л., Изд-во АН СССР, с. 173–218.
- Северцов А.Н. 1934. Главные направления эволюционного процесса. М.-Л., Биомедгиз, 150 с.
- Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л., Изд-во АН СССР, 610 с.
- Северцов А.С. 1968. Эволюция гиобранхиального аппарата личинок хвостатых амфибий. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 46, с. 125–168.
- Сергеев А.М. 1943. Эволюция эмбриональных приспособлений рептилий. М., Изд-во "Советская наука", 203 стр.
- Сергиенко А.А. 1961. Класс — *Osteichthyes*. Костные рыбы. — В кн.: Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области, т. 2, 564–567.
- Строганов Н.С. 1964. Экологическая физиология рыб. Т. 1. Изд-во МГУ, 444 с.
- Суханов В.Б. 1968. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных. Л., "Наука", 227 с.
- Сушкин П.П. 1922. Эволюция наземных позвоночных и роль геологических изменений. — Природа, № 3–5, с. 153–164.
- Татариков Л.П. 1953. О роли условий жизни в филогенезе земноводных. Автореф. дис. на соиск. канд. биол. наук. М.
- Татариков Л.П. 1964. Класс *Amphibia*. Земноводные. Общая часть. — В кн.: Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М., "Наука", с. 25–60.

- Татаринов Л.П. 1965. Происхождение земноводных. — Природа, № 12, с. 59–67.
- Татаринов Л.П. 1968. Находка примитивного хвостатого земноводного в верхней перми Поволжья. — В кн.: Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М., "Наука", с. 7–10.
- Татаринов Л.П. 1974. Териодонты СССР. — Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 143, 252 с.
- Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогении. М., "Наука", 258 с.
- Татарко К.Л. 1939. Щелепна і гіюїдна дуги тя-зяброве ві ко в Polypterini, Lepidosteoida Amioidei. — Збірн. праць з морфол. тварин, № 5, с. 17–72.
- Шимкин М.А. 1970. Происхождение Anura и теория "лиссамфибий". — В кн.: Материалы по эволюции низших наземных позвоночных. М., "Наука", с. 30–46.
- Шимкин М.А. 1973. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 137, 260 с.
- Шмальгаузен И.И. 1923. К вопросу о происхождении аутостилии двудышащих и наземных позвоночных. — Русск. Зоол. журн., 3, с. 93–111.
- Шмальгаузен И.И. 1940. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л., Изд-во АН СССР. 231 с.
- Шмальгаузен И.И. 1947. Основы сравнительной анатомии. М., "Советская наука". 540 с.
- Шмальгаузен И.И. 1950а. О гомологизации костей крыши черепа рыб и наземных позвоночных. — Зоол. журн., 29, № 2, с. 176–186.
- Шмальгаузен И.И. 1950 б. О прикреплении висцеральных дуг к осевому черепу у рыб. — Зоол. журн., 29, № 5, с. 435–448.
- Шмальгаузен И.И. 1951. Функциональное значение первичных форм прикрепления челюстной дуги к черепной коробке у рыб. Зоол. журн., 30, № 2, с. 149–164.
- Шмальгаузен И.И. 1953. Аутостилия и преобразования верхних отделов гервых висцеральных дуг у низших позвоночных. Зоол. журн., 32, № 1, с. 30–42.
- Шмальгаузен И.И. 1955. Некоторые данные об образе жизни древнейших стегоцефалов (Ichthyostegidae). — Труды Зоол. ин-та АН СССР, 21, с. 401–418.
- Шмальгаузен И.И. 1957. Биологические основы возникновения наземных позвоночных. — Изв. АН СССР. Сер. биол., № 1, с. 3–30.
- Шмальгаузен И.И. 1958а. Слезно-носовой проток и septomaxillare хвостатых амфибий. — Зоол. журн., 37, № 4, с. 570–583.
- Шмальгаузен И.И. 1958б. Ноздри рыб и их судьба у наземных позвоночных. — Зоол. журн., 37, № 11, с. 1710–1718.
- Шмальгаузен И.И. 1959. Вопрос о монофилии и полифилии в проблеме происхождения наземных позвоночных. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 64, № 4, с. 15–33.
- Шмальгаузен И.И. 1960. Биологические основы организации кистеперых рыб. — Палеонтол. журн., № 1, с. 3–15.
- Шмальгаузен И.И. 1964. Происхождение наземных позвоночных. М., "Наука", 272 с.
- Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л., "Наука". 493 с.
- Allis E.P. Jr. 1919. The lips and the nasal apertures in the gnathostome fishes. — J. Morphol., 32, p. 145–197.
- Allis E.P. Jr. 1922. The cranial anatomy of *Polypterus*. — J. Anat., 56, p. 189–294.
- Allis E.R. Jr. 1932. Concerning the nasal apertures, the lacrimal canal and the bucco-pharyngeal upper lip. — J. Anat., 66, London, p. 650–658.
- Andrews S.M. 1973. Interrelationships of crossopterygians. In: Interrelationships of fishes. Suppl. 1. Zool. — J. Linnean Soc., 53, p. 137–177.
- Andrews S.M., Westoll T.S. 1970. The postcranial skeleton of rhipidistian fishes excluding *Eusthenopteron*. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 68, N 12, p. 391–489.
- Arambourg C. 1958. Sous-classe des Crossopterygians. In: Traite de Zoologie, t. 13, fasc. 3. P.P. Grasse (Ed.). Paris, p. 2541–2552.
- Barrell J. 1915. Influence of Silurian-Devonian climates on the rise of air-breathing vertebrates. — Bull. Geol. Soc. America, 27, p. 387–436.
- Baur G. 1896. The stegocephalia: a phylogenetic study. — Anat. Anz., 11, S. 657–673.
- Beer G.R. de. 1937. The development of the vertebrate skull. Oxford, XXIII + 552 p.
- Bertmar G. 1959. On the ontogeny of the chondral skull in Characidae with a discussion on the chondrocranial base and the visceral chondrocranium in fishes. — Acta zool., 40, p. 203–364.
- Bertmar G. 1965. On the development of the jugular and cerebral veins in fishes. — Proc. Zool. Soc. London, 144, p. 87–130.
- Bjerring H.C. 1967. Does a homology exist between the basicranial muscle and the polar cartilage? — Collq. Intern. Centre Nat. Rech. Scient., N 163, "Problèmes actuels de paléontologie". Paris, 1966, p. 181–213.

- Bjerring H.C. 1968. The second somite with special reference to the evolution of its myotomic derivative. — Nobel Sympos., N 4, "Current problems of lower vertebrate phylogeny". Stockholm, p. 341–357.
- Bjerring H.C. 1971. The nerve supply to the second metamere basicranial muscle in osteolepiformes vertebrates, with some remarks on the basic composition of the endocranium. — Acta zool., 52, p. 189–225.
- Boy J.A., Bandel K. 1973. *Brukierpeton fiebigi* n. gen. n. sp. ("Amphibia: Gephyrostegeidae), der erste Tetrapoda aus dem rheinisch-westfälischen Karbon (Namür B.W.). — Palaeontographica, A, 145, N 1, S. 39–77.
- Born H.R. 1883. Die Nasenhöhlen und den Thrännenausgang der amnioten Wirbeltiere. III. — Morphol. Jahrb., 8, S. 188–232.
- Bryant W. 1919. On the structure of *Eusthenopteron*. — Bull. Buffalo Soc. Natur. Sci., 13, p. 1–33.
- Bystrow A.P. 1939. Zahnstruktur der Crossopterygier. — Acta zool., 20, S. 283–338.
- Bystrow A.P. 1942. Deckknochen und Zähne der *Osteolepis* und *Dipterus*. — Acta zool., 20, S. 125–155.
- Carroll R.L. 1969. A new family of carboniferous amphibians. — Palaeontology, 12, pt. 4, p. 537–548.
- Cope E.D. 1892. On the phylogeny of the Vertebrata. — Proc. Amer. Philos. Soc., 30, p. 278–281.
- Cope E.D. 1896. Primary factors of organic evolution. Chicago. 136 p.
- Cowless R.B. 1958. Additional notes on the origin of the tetrapods. Evolution, 12, p. 419–421.
- Cox C.B. 1967. Cutaneous respiration and the origin of the modern Amphibia. — Proc. Linn. Soc. London, Zool., 76, p. 37–47.
- Denison R.H. 1951. Late Devonian fresh-water fishes from the Western United States. — Fieldiana. Geol., 11, p. 219–261.
- Eaton T.H. Jr. 1939. The crossopterygian hyomandibulae and the tetrapod stapes. — J. Wash. Acad. Sci., 29, p. 109–118.
- Eaton T.H. Jr. 1959. The ancestry of modern Amphibia: a review of the evidence. — Publ. Kansas Museum Natur. History, 12, p. 155–180.
- Eaton T.H. Jr. 1960. The aquatic origin of tetrapods. — Kansas Acad. Sci., 65, p. 115–120.
- Eaton T.H. Jr., Stewart P.L. 1960. A new order of fish-like Amphibia from the Pennsylvanian of Kansas. — Univ. Kansas Publ., 42, p. 217–240.
- Eeden J.A. van. 1951. The development of the chondrocranium of *Ascaplus truei* Stejneger with special reference to the relation of the palato-quadrate to the neurocranium. — Acta zool., 32, p. 41–176.
- Eichwald E. 1860. Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie décrite et figurée, 1, Stuttgart, p. 1493–1607.
- Ellenberger-Baum. 1943. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Berlin. 1155 S.
- Ewer D.W. 1955. Tetrapod limb. Sci. (N.S.), vol. 122, p. 467–468.
- Francis E.T.B. 1934. The anatomy of the salamander. Oxford, 381 p.
- Gadow H. 1933. The evolution of the vertebral column. Cambridge, 356 p.
- Gaupp E. 1904. Anatomie des Frosches, 3. Braunschweig, 961 S.
- Gelderen C. van. 1925. Die Morphologie der Synus durae matris. Th. 3. Vergleichenden Ergänzendes, phyletisches und zusammenfassendes über die neurokranialen Venen der Vertebraten. Z. Anat. und Entwicklungsgesch., 75, S. 525–596.
- Goin C., Goin O. 1956. Further comments of the origin of the tetrapods. — Evolution, 10, p. 440–441.
- Goodrich E.H. 1930. Studies on the structure and development of vertebrates. London, XXX + 837 p.
- Gregory W.K., Raven H.C. 1941. A new restoration of the skeleton of the Devonian lobe-finned fish, *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, with remarks on its relationships. — Trans. N.Y. Acad. Sci., 3, p. 146–153.
- Griffiths J. 1956. Status of *Protobatrachus massinoti*. — Nature, 177, p. 342–343.
- Gross W. 1930. Die Fische des mittleren Old Red des Süd Livlands. — Geol. und palaeontol. Abhandl., 22 (N.F. 18), S. 123–156.
- Gross W. 1933. Die Fische des baltischen Devons. — Palaeontographica, A, 79, 74 S.
- Gross W. 1935. Histologische Studien am Aussenskelett fossiler Agnathen und Fische. — Palaeontographica A, 83, N 1–2, 60 S.
- Gross W. 1936a. Neue Crossopterygier aus dem baltischen Oberdevon. — Zbl. Mineral., Geol. und Paläontol., (B), N 2, S. 69–78.

- Gross W. 1936b. Beiträge zur Osteologie baltischer und rheinischer Devon-Crossopterygier-Palaeontol. Z., 18, S. 129-155.
- Gross W. 1941. Über den Unterkiefer einiger devonischer Crossopterygier. - Abhandl. Preuss. Acad. Wiss., math.-naturwiss., Kl., N 7, S. 1-51.
- Gross W. 1942. Die Fischfaunen des baltischen Devons und ihre biostratigraphische Bedeutung-Korrelation-Blatt. Naturforsch. Verein, 64, Riga, S. 373-436.
- Gross W. 1956a. Über Crossopterygier und Dipnoer aus dem baltischen Oberdevon im Zusammenhang einer vergleichenden Untersuchung des Porenkanalsystems paläozoischer Agnathen und Fische. - Kgl. svenska vetenskapsakad. handl (5 ser.), 5, N 6, S. 1-140.
- Gross W. 1956b. Über die "Watsonische Regel". - Paläontol. Z., 30, Stuttgart, S. 30-40.
- Gross W. 1965. Polyphyletische Stämme im System der Wirbeltiere. - Zool. Anz., 173, S. 1-22.
- Hecht M.K. 1962. A reevaluation of the early history of the frogs. Pt 1. - Syst. Zool., 11, N 1, p. 39-44.
- Hecht M.K. 1969. The living lower tetrapods: their interrelationships and phylogenetic position. - Ann. N.Y. Acad. Sci., 167, p. 74-79.
- Hennig W. 1966. Phylogenetic systema. Urbana. 243 p.
- Herre W. 1965. Zur Abstammungsproblem von Amphibien und Tylopoden sowie über Parallelbildungen und zum Polyphyliefragen. - Zool. Anz., 173, S. 66-91.
- Holmgren N. 1939. Contributions to the question of the origin of the tetrapod limb. - Acta Zool. 20, p. 89-124.
- Holmgren N. 1940. Studies on the head of fishes. Pt 1. Development of the skull in sharks and rays. - Acta zool., 21, p. 51-267.
- Holmgren N. 1943. Studies on the head of fishes. An embryological, morphological and phylogenetical study. Pt. 4. General morphology of the head in fishes. - Acta Zool., 24, p. 3-180.
- Holmgren N. 1949. Contributions to the question of the origin of tetrapods. - Acta zool., 30, p. 459-484.
- Holmgren N., Stensiö E. 1936. Kraniaum und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische. - In: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd 4. Berlin-Wien, S. 233-500.
- Howell A.B. 1935. The primitive carpus. - J. Morphol., 57, p. 105-112.
- Huene F. 1956. Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. Jena, 716 S.
- Huxley J.S. 1942. The evolution. A modern syntheses. London, 512 p.
- Inger R. 1958. Ecological aspects of the origin of tetrapods. - Evolution, 11, p. 373-376.
- Jaechel O. 1927. Der Kopf der Wirbeltiere. - Ergebn. Anat. und Entwicklungsgesch., 27, S. 815-974.
- Jarvik E. 1937. On the species of *Eusthenopteron* found in Russia and the Baltic States. - Bull. Geol. Upsala, 27, p. 63-127.
- Jarvik E. 1942. On the structure of the snout of Crossopterygians and Lower Gnathostomes in general. - Zool. Bidr. Upsala, 21, p. 237-675.
- Jarvik E. 1944. On the dermal bones, sensory canals, and pit-lines of the skull in *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, with some remarks on *E.säve-söderberghi* Jarvik. - Årsbok. Kgl.svenska vetenskapsakad. (3 ser.), 21, N 3, p. 1-48.
- Jarvik E. 1948. On the morphology and taxonomy of the Middle Devonian osteolepid fishes of Scotland. - Årsbok. Kgl. svenska vetenskapsakad (3 ser.), 25, N 1, p. 1-301.
- Jarvik E. 1949. On the Middle Devonian crossopterygians from the Hornelen Field in Western Norway. - Årsbok Univ. Bergen. Naturvit. rekke, N 8, p. 1-48.
- Jarvik E. 1950a. Middle Devonian vertebrates from Canning Land and Wegener Halvö (East Greenland). Pt 2. Crossopterygii. - Medd. Grønland, 96, p. 1-132.
- Jarvik E. 1950b. On some osteolepiform crossopterygians from the Upper Old Red Sandstone of Scotland. - Årsbok. Kgl. svenska vetenskapsakad. (4 ser.), 2, N 2, p. 1-35.
- Jarvik E. 1950c. Note on Middle Devonian crossopterygians from eastern part of Gauss Halvö, East Greenland. With a appendix: an attempt at a correlation of the Upper Old Red Sandstone or East Greenland with the marine sequence. - Medd. Grønland, 109, p. 3-9.
- Jarvik E. 1952. On the fish-like tail in the ichthyostegid stegocephalians with description of a new crossopterygian from the Upper Devonian of East Greenland. - Medd. Grønland, 114, p. 1-90.
- Jarvik E. 1954. On the visceral skeleton *Eusthenopteron* with a discussion of parasphenoid and palato-quadrate in fishes. - Årsbok. Kgl. svenska vetenskapsakad. (4 ser.), 5, N 1, p. 3-104.
- Jarvik E. 1955. The oldest tetrapoda and their forerunners. - Sci. Monthly, 80, p. 141-154.
- Jarvik E. 1960. Théories de l'évolution des vertébrés. Paris, 104 p.
- Jarvik E. 1962. Les Prolepipiformes et l'origine des Urodeles. - Colloq. Intern. Centre Nat. Rech. Scient., N 104, "Problemes actuels de paléontologie". Paris, p. 87-101.

- Jarvik E. 1963. The composition of the intermandibular division of the head in fish and tetrapods and the dephyletic origin of the tetrapod tongue. — Årsbok Kgl. Svenska vetenskapsakad. (4 ser.), 9, N 1, p. 1–74.
- Jarvik E. 1964. Specializations in early vertebrates. — Ann. Soc. roy. zool. Belgique, 94, p. 11–95.
- Jarvik E. 1965. Die Raspelzunge der Cyclostomen und die pentadactyle Extremität der Tetrapoden als Beweise für monophyletische Herkunft. — Zool. Anz., 175, S. 101–143.
- Jarvik E. 1966. Remarks on the structure of the snout in *Megalichthys* and certain other rhipidistian crossopterygii. — Ark. Zool., 19, Uppsala, p. 41–98.
- Jarvik E. 1967. The homologies of frontal and parietal bones in fishes and tetrapods. — Colloq. Intern. Centre Nat. Rech. Scient., N 163, "Evolution des Vertebres". Paris, p. 181–213.
- Jarvik E. 1968. Aspect of vertebrate phylogeny. — Nobel Sympos., N 4, "Current problems of Lower Vertebrate phylogeny". Stockholm, p. 497–527.
- Jarvik E. 1972. Middle and Upper Devonian *Porolepiformes* from East Greenland with special reference to *Glyptolepis groenlandica* n.sp. — Medd. Grøn., and., 187, N 2, 307 p.
- Jessen H. 1966a. Die Crossopterygier des oberen Plattenkalkes (Devon) der Bergisch-Gladbach-Paffrathener Mulde (Rheinisches Schiefergebirge), unter Berücksichtigung von amerikanischen und europäischen *Onychodus*-Material. — Arkiv zool., 18, p. 305–389.
- Jessen H. 1966b. Struniiformes. — In: *Traité de Paléontologie*, t. 4, 3, J. Piveteau (Ed.). Paris, p. 387–398.
- Jessen H. 1975. A new choanate fish, *Powichthys thorsteinssoni* n.g., n.sp., from the early Lower Devonian of the Canadian Arctic Archipelago. — Colloq. Intern. C.N.R.S., N 218. Paris, p. 213–222.
- Jurgens J.D. 1971. The morphology of the nasal region of Amphibia, and its bearing on the phylogeny of the group. — Ann. Univ. Stellenbosch A, 46, p. 3–146.
- Krynin P.D. 1951. The origin of red beds. — Trans. NY Acad. Sci., (2), 11, p. 60–68.
- Kuhn O. 1964. Ungelöste Probleme der Stammgeschichte der Amphibien und Reptilien Bambergs. — Jahresh. Verein. Vaterl. Naturkunde Württemberg, 118/119, S. 293–325.
- Kuhn-Schnyder E. 1967. Palaeontologie als stammgeschichtliche Urkundenforschung. — In: Herber C. Evolution der Organismen, 2. Hamburg, S. 237–419.
- Kulczycki J. 1960. *Porolepis* (Crossopterygii) from the Lower Devonian of the Holy Cross Mountains. — Acta palaeontol. Polonica, 5, p. 65–106.
- Lehman J.-P. 1966. Les Crossoptérygiens. — In: *Traité de Paléontologie*, t. 4, 3, J. Piveteau (Ed.). Paris, 387 p.
- Mar R. de. 1968. The Permian labyrinthodont amphibian *Dissorophus multicinctus* and adaptation and phylogeny of the family Dissorophidae. — J. Paleontol., 42, p. 1210–1242.
- Miles R.S. 1968. Jaw articulation and suspension in Acanthodes and their significance. — Nobel Sympos., N 4. "Current problems of Lower Vertebrate phylogeny". Stockholm, p. 208–305.
- Millot J., Anthony J. 1958a. *Latimeria chalumnae*, dernier des Crossoptérygiens. In: *Traité de Zoologi.*, t. 13, 3, P.P. Grasse (Ed.). Paris, p. 2553–2597.
- Millot J., Anthony J. 1958b. Anatomie de *Latimeria chalumnae*. T. 1. Squalette et muscles. Paris, 122 p.
- Millot J., Anthony J. 1965. Anatomie de *Latimeria chalumnae*. T. 2. Système nerveux et organes des sens. Paris, 131 p.
- Morton D.J. 1926. Notes on the footprint of *Thinopus natiquus*. — Amer. J. Sci., 12, p. 409–435.
- Moy-Thomas J.A. 1939. Palaeozoic fishes. London, IX + 149 p.
- Nielsen E. 1942. Studies on Triassic fishes from East Greenland. 1. *Glaucolepis* and *Bereosomus*. — Palaeozoologica groenlandica, 1, 403 p.
- Nilsson T. 1944. On the morphology of the jaw of Stegocephalia, with special reference to Eotriassic stegocephalians from Spitzbergen. 2. General part. Kungl. Svenska vetenskapsakad. (3 ser.), 21, p. 1–70.
- Oelrich T.M. 1956. The anatomy of the head of *Ctenosaura pectinalis* (Iguanidae). — Misc. Pubs. Museum Compar. Zool. Univ. Michigan, N 94, 122 p.
- Olson E.C. 1971. Vertebrate paleozoology. New York–London, 839 p.
- Orton G.L. 1954. Original adaptive significance of the tetrapod limb. — Science (N.S.), 120, p. 1042–1043.
- Osche G. 1965. Über latente Potenzen und ihre Rolle im Evolutionsgeschehen. Ein Beitrag zur Theorie des Pluripotenzphänomens. — Zool. Anz., 174, S. 411–440.
- Ørving 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), 10, N 6, p. 367–426.
- Panchen A.L. 1967. The nostrils of choanate fishes and early tetrapods. — Biol. Revs Cambridge Philos. Soc., 42, p. 374–420.

- Panchen A.L.* 1973. On *Crassigyrinus scoticus* Watson, a primitive amphibian from the Lower Carboniferous of Scotland. – *Palaeontology*, 16, N 1, p. 179–193.
- Pander Ch.H.* 1860. Ueber die Saurodpterinen, Dendrodonten, Glyptolepiden und Cheirolepiden des devonischen Systems. St.–Petersburgh., IX + 30 S.
- Parrington F.R.* 1956. Pattern of dermal bones in primitive vertebrates. *Proc. Zool. Soc. London*, 127, p. 389–411.
- Parrington F.R.* 1967. The identification of the dermal bone of the head. – *J. Linnean Soc. London, Zool.*, 47, p. 231–240.
- Parsons T.S.* 1967. Evolution of the nasal structure in the lower Tetrapoda. – *Amer. Zoologist*, 7, p. 397–413.
- Parsons T.S.* 1970. The nose and Jacobson's organ. – In: *Biology of the Reptilia*, 2, C.Gans (Ed.), London–New York, p. 99–191.
- Parsons T.S., Williams E.E.* 1963. The relationships of modern Amphibia: a re-examination. – *Quart. Rev. Biol.*, 38, p. 25–53.
- Paul V.* 1940. Uusi anmeid Osteolepise koljukatuze ja alaloua ahitusest. – *Easti Loodus*, N 3, p. 134–137.
- Pehrson T.* 1940. The development of the dermal bones in the skull of *Amia calva*. – *Acta zool.*, 28, p. 1–50.
- Piveteau J.* 1937. Un amphibien du trias inférieur i essai sur l'origine et l'évolution des amphibiens anures. – *Ann. paléontol.*, 26, p. 135–178.
- Reig G.* 1964. El problema de origen monofiletico o polifiletico de los anfibios, con consideraciones sobre les relaciones entre anures, urodeles y apodes. – *Ameghiniana*, t. 3, p. 191–211.
- Remane A.* 1965. Das Problem Monophylie–Polyphilie mit besonderer Berücksichtigung der Phylogenic der Tetrapoden. – *Zool. Anz.*, 173, S.22–51.
- Rohon J.V.* 1889a. Ueber fossile Fische von oberen Jenissei. – *Mém. Acad., Imp. Sci.*, (7), 36, N 13. St.–Petersburg, 17 p.
- Rohon J.V.* 1889b. Die Dendrodonten des devonischen Schichten in Russland. *Palaeontologische und vergleichend-anatomische Studie.* – *Mem. Acad., Imp. Sci.* (7) 36, N 14. St.–Petersburg, 52 p.
- Rohon J.V.* 1900. Die devonischen Fische von Timan in Russland. – *Sitzungsber. Böhmisch. Ges. Wiss., Math.–naturwiss.*, Kl., N 8, S. 1–77.
- Romer A.S.* 1933. *Vertebrate paleontology.* Chicago, 347 p.
- Romer A.S.* 1937. The braincase of the carboniferous crossopterygian *Megalichthys nitidus*. – *Bull. Museum Compar. Zool. Harvard Coll.*, 82, N 1, p. 1–73.
- Romer A.S.* 1941. Notes on the crossopterygian hyomandibula and braincase. – *J. Morphol.*, 69, p. 141–160.
- Romer A.S.* 1947. Review of the Labyrinthodontia. – *Bull. Museum Compar. Zool. Harvard Coll.*, 99, p. 1–368.
- Romer A.S.* 1958. Tetrapod limbs and early tetrapod life. – *Evolution*, 12, p. 365–369.
- Romer A.S.* 1964. Problems in early amphibian history. I. – *Animal Morphol. and Physiol.*, 11, p. 1–20.
- Romer A.S.* 1965. Possible polyphylety of the vertebrate classes. – *Zool. Jahrb., Abt., Syst.*, 92, p. 143–156.
- Romer A.S.* 1966. *Vertebrate paleontology.* 3rd ed. Chicago, 468 p.
- Romer A.S.* 1968. Notes and comments on the vertebrate paleontology. Chicago, 324 p.
- Romer A.S.* 1969. The cranial anatomy of the Permian amphibian *Pantylus*. – *Breviora Museum Compar. Zool.*, N 314, p. 37.
- Säve-Söderbergh G.* 1932. Preliminary note on Devonian Stegocephalians from East Greenland. – *Medd. Grönland*, 94, N 7, p. 6–105.
- 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 the dermal bones of certain other crossopterygians. – *Nova acta Reg. Soc.* (4), 4, N 2. Uppsala, p. 9–113.
- Säve-Söderbergh G.* 1936. On the morphology of Triassic stegocephalian from Spitzbergen, and interpretation of the endocranium in the Labyrinthodontia. – *Kungl. svenska vetenskapskad* (3 ser.), 16, p. 3–181.
- Säve-Söderbergh G.* 1947. Notes on the braincase in *Sphenodon* and certain Lacertilia. – *Kungl. Svenska vetenskapskad.* (3 ser.), 25, p. 489–516.
- Säve-Söderbergh G.* 1952. On the skull of *Chirodipterus wildungensis* Gross, an Upper Devonian dipnoan from Wildungen. – *Kungl. svenska vetenskapskad.* (4 ser.), 3, p. 1–28.
- Sawin H.J.* 1941. The cranial anatomy of *Eryops megalcephalus*. – *Bull. Museum Compar. Zool. Harvard Coll.*, 88, p. 407–463.

- Schaeffer B. 1965. The rhipidistian—amphibian transition. — Amer. Zoologist, 5, p. 267—276.
- Schaeffer B. 1968. The origin and basic radiation of the Osteichthyes. — Nobel Sympos. N 4, "Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny". Stockholm, p. 207—222.
- Schaeffer B. 1969. Adaptive radiation of the fishes and the fish—amphibian transition. — Ann. N.Y. Acad. Sci., 167, p. 5—17.
- Schultze H.P. 1969. Die Faltenzähne der rhipidistischen Crossopterygier, der Tetrapoden und der Actinopterygier—Gattung *Lepisosteus*. — Palaeontographica italica, 69, p. 63—136.
- Schultze H.P. 1970. Folded teeth and monophyletic origin of tetrapods. Amer. Museum Novitates. Natur. History, N 2408, 10 p.
- Schultze H.P. 1974. Osteolepididae Rhipidistia (Pisces) aus dem Pennsylvanian von Illinois, USA. — Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl., N 1, S. 30—50.
- Severtzoff A.N. 1926. Der Ursprung der Quadrupeda. — Paläontol. Z., 8, S. 174—199.
- Stensiö E. 1963. The brain and cranial nerves in fossil lower craniate vertebrates. — Nansen Memor. Lect., Scriff. ut. Norske viedenskapsakad. händl., 1. Math.—Naturvid. Kl., Ny (13), Oslo, 120 p.
- Sushkin P.P. 1927. On the modifications of the mandibular and hyoid arches and their relations to the brain case in the early tetrapoda. Paläontol. Z., 7, p. 263—321.
- Szarski H. 1962. The origin of the Amphibia. — Biol. Revs Cambridge Philos. Soc., N 189—241.
- Thomson K.S. 1962. Rhipidistian classification in relation to the origin of the tetrapods. — Brevia Museum Compar. Zool., N 177, 12 p.
- Thomson K.S. 1964. The comparative anatomy of the snout in rhipidistian fishes. — Bull. Museum Compar. Zool., 131, p. 313—357.
- Thomson K.S. 1965. Endocranium and associated structures in the Middle Devonian rhipidistian fish *Osteolepis*. — Proc. Linnean Soc. London, Zool., 176, p. 181—195.
- Thomson K.S. 1966. *Glyptolepis* from the Middle Devonian of Scotland. — Postilla Peabody Museum Natur. History Yale Univ., N 99. 10 p.
- Thomson K.S. 1967 a. Mechanism of intracranial kinetics in fossil rhipidistian fishes (Crossopterygii) and their relatives. — J. Linnean Soc. London, Zool., 46, p. 223—253.
- Thomson K.S. 1967 b. Notes on the relationships of the rhipidistian fishes, and the ancestry of the tetrapods. — J. Paleontol., 41, p. 660—674.
- Thomson K.S. 1968 a. A new Devonian fish (Crossopterygii: Rhipidistia) considered to the origin of the Amphibia. — Postille Peabody Museum Natur. History Yale Univ., N 124, 13 p.
- Thomson K.S. 1968 b. A critical review of the diphyletic theory of rhipidistian—amphibian relationships. — Nobel Sympos. N 4, "Current problems of Lower Vertebrate phylogeny". Stockholm, p. 284—305.
- Thomson K.S., Hahn K. 1968. Growth and form in fossil rhipidistian fishes (Crossopterygii). — J. Zool., 156, p. 199—223.
- Vaughn P.P. 1963. New information of permian lepospondylous vertebrae from an unusual source. — Bull. S. Calif. Acad. Sci., 62, p. 150—157.
- Vorobyeva E. 1975. Some peculiarities in evolution of the rhipidistian fishes. — Colloq. Intern. Centre Nat. Rech. Scien, N 218. Paris, p. 223—229.
- Vorobyeva E. 1977. The evolution of the teeth structure bei palaeozoic Crossopterygians. India, Kalkutta.
- Warburton F.E., Denman N.S. 1961. Larval competition and the origin of tetrapods. — Evolution, 15, p. 566.
- Watson D.M.S. 1912. The larger Coal Measure Amphibia. — Mem. and Proc. Manchester Literat. and Philos. Soc., 57, pt. 1, p. 1—14.
- Watson D.M.S. 1926. The evolution and origin of the Amphibia. — Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 214, p. 189—257.
- Watson D.M.S. 1948. *Dicynodon* and its allies. — Proc. Zool. Soc. London, 118, p. 823—877.
- Watson D.M.S. 1951. Palaeontology and modern biology. New Haven, 216 p.
- Watson D.M.S. 1954. On *Bolosaurus* and the origin and classification of reptiles. — Bull. Museum Compar. Zool. Harvard Coll., 111, p. 297—449, 1 pl.
- Watson D.M.S., Day H. 1916. Notes on some palaeozoic fishes. — Mem. and Proc. Manchester Philos. and Literat. Soc., 60, p. 3—52.
- Westoll T.S. 1938. Ancestry of the tetrapods. — Nature, 141, p. 127—128.
- Westoll T.S. 1943 a. The origin of the tetrapods. — Biol. Revs, 18, N 2, p. 78—98.
- Westoll T.S. 1943 b. The hyomandibulare of *Eusthenopteron* and the tetrapod middle ear. — Proc. Roy. Soc. London, (B), 131, p. 373—392.
- Woodward A.S. 1891. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Vol. 2. London, XLVI + 567 p.

- Worobyewa E.* Einige Besonderheiten im Schädelbau von *Panderichthys rhombolepis* (Gross.) – *Paleontographica*, 143, Abt. A, S. 222–229.
- Worobyewa E.* 1975a. Bemerkungen zu *Panderichthys rhombolepis* (Gross) aus Lode in Lettland (Gauja-Schichten, Oberdevon). – *Neues Jahrb. Geol. and Paläontol. Monatsh.*, H. 5, S. 315–320.
- Worobyewa E.* 1975 b. Formenvielfalt und Verwandtschaftbeziehungen der Osteolepidida (Crossopterygii, Pisces). – *Paläontol. Z.*, 49, 1/2, S. 44–55.
- Woskoboïnikoff M.N.* 1932. Der Apparat der Kiemanathmung bei den Fischen. – *Zool. Jahrb.*, Abt. 1, 59.

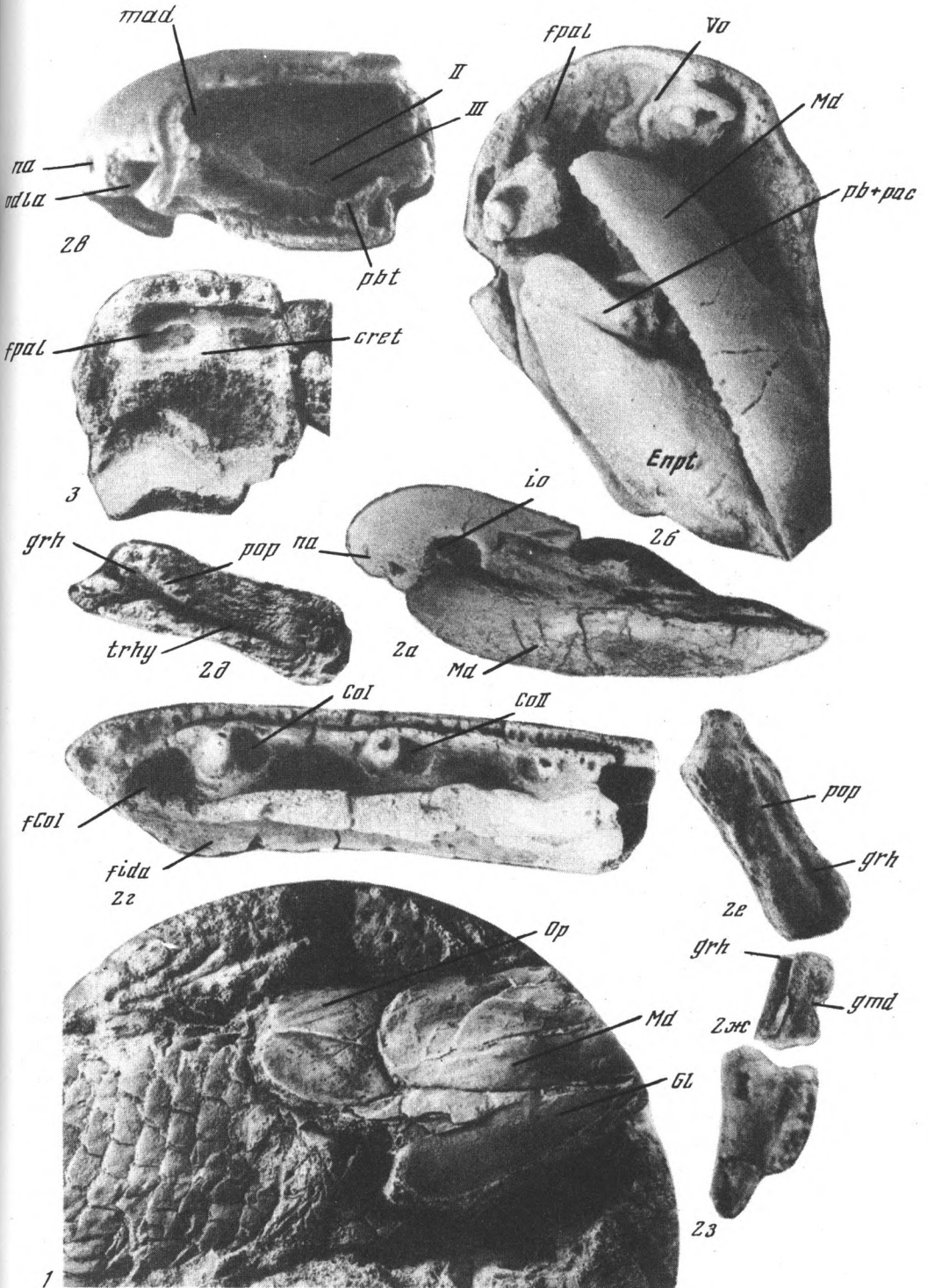
УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

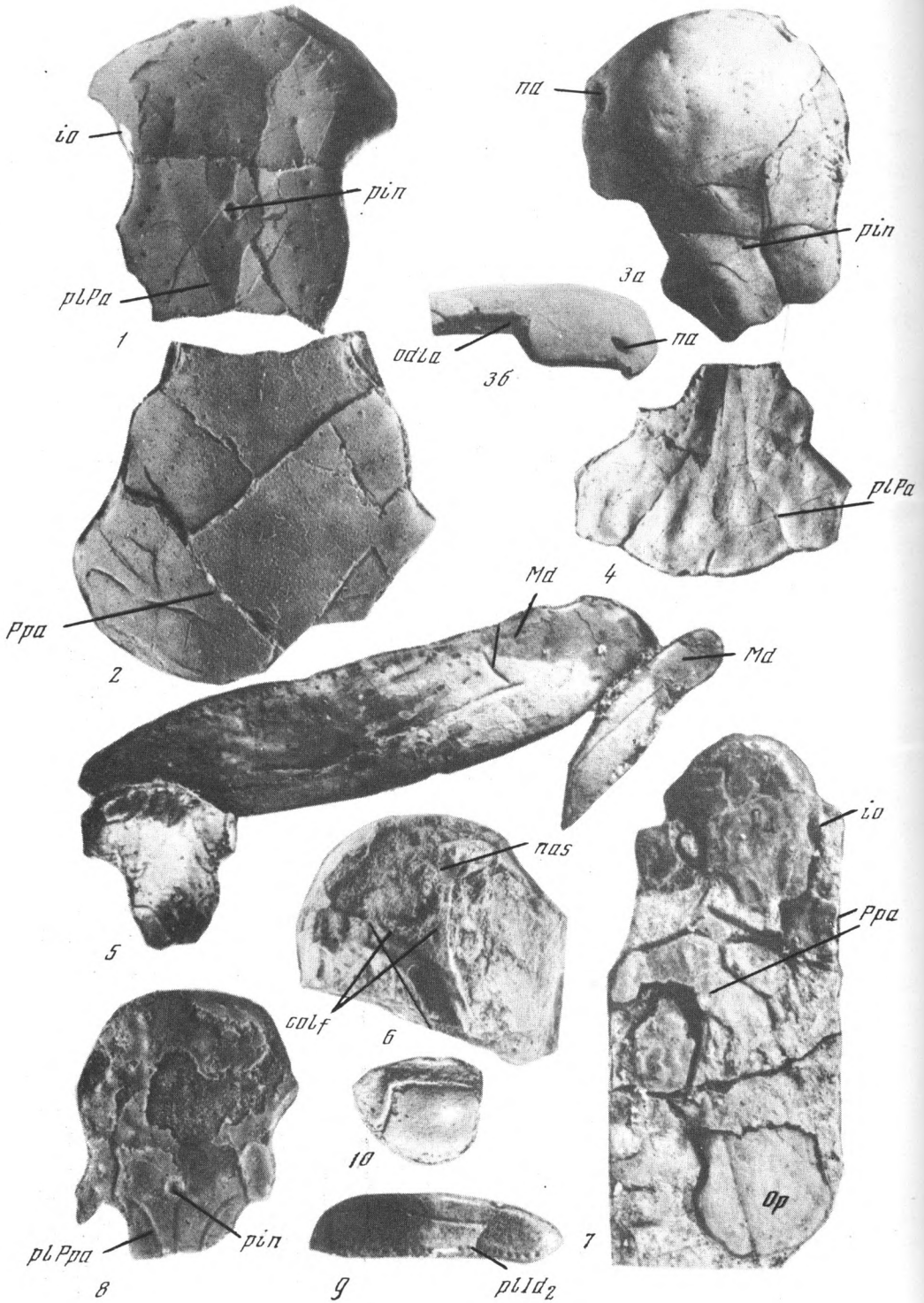
<i>Ads</i>	— адсимфизная пластинка	<i>cmd</i>	— сенсорный мандибулярный канал
<i>Art</i>	— articulare	<i>cmk(d, v)</i>	— меккелев анал (дорсальный, вентральный)
<i>aaf</i>	— arteria mandibularis afferens	<i>cmp V</i>	— канал для задней ветви п. mandibularis V
<i>ac</i>	— слуховая капсула	<i>cnb</i>	— canalis naso-basalis
<i>aci</i>	— arteria carotis interna	<i>cnoc</i>	— каналы для затылочных нервов
<i>amd</i>	— arteria mandibularis	<i>cnot</i>	— нотохордальный канал
<i>ame</i>	— arteria mandibularis externa	<i>col VII</i>	— канал для п. ophthalmicus lateralis VII
<i>ami</i>	— arteria mandibularis intema	<i>colf</i>	— canalis olfactorius
<i>amp</i>	— arteria mandibularis posterior	<i>cop</i>	— канал для п. opercularis VII
<i>ams</i>	— arteria mandibularis superficialis	<i>cota, cotp</i>	— передний и задний каналы п. oticus VII
<i>aoc</i>	— arteria occipitalis	<i>cp</i>	— задний вертикальный полукружный канал
<i>aom</i>	— arteria ophthalmica magna	<i>cpal</i>	— канал для п. palatinus VII
<i>ap</i>	— передние парахордали	<i>cpal(al, m, n)</i>	— каналы для антеро-латеральной, медиальной и латеральной ветвей п. palatinus VII
<i>ast IX-X?</i>	— возможный выход анастомоза IX и X нервов	<i>cperf</i>	— канал для г. perforans п. profundi
<i>astpch</i>	— постхоанный анастомоз	<i>cpet</i>	— срединный эндокраниальный гребень небной ямы
<i>astpet</i>	— постэтмоидный анастомоз	<i>cpmx</i>	— премаксиллярные каналы
<i>astprch</i>	— прехоанный анастомоз	<i>cpn</i>	— палато-назальный канал
<i>astprm</i>	— преназальный анастомоз	<i>cpn(l, m, d)</i>	— канал для латеральной, медиальной и дорсальной ветвей п. profundi
<i>at</i>	— височная дужка на otico-occipitale	<i>cpn</i>	— преартикулярный канал
<i>avcm</i>	— выход анастомоза латеральной и медиальной головных вен	<i>cr</i>	— гребешки космина на чешуе
<i>Bb</i>	— basibranchiale	<i>crc</i>	— росто-каудальный гребень носовой капсулы (сг. rostrocaudalis)
<i>bac</i>	— bulla acustica	<i>crclu</i>	— гребень перекрывания claviculae
<i>bcc</i>	— базикапсулярные комиссуры	<i>cret</i>	— этмоидный гребень в небной яме
<i>Cb</i>	— ceratobranchialia	<i>crim</i>	— горизонтальный гребень передненосовой стенки (сг. intermedia)
<i>Ch</i>	— ceratohyale	<i>crl</i>	— латеральный горизонтальный гребень носовой капсулы (crista lateralis)
<i>Cl</i>	— clavicula	<i>crolf</i>	— ольфакторный гребень
<i>Clm</i>	— cleithrum	<i>crof</i>	— ушной выступ otico-occipitale
<i>Co (I, II, III)</i>	— короноиды	<i>crp</i>	— crista portica
<i>Cor</i>	— кораксид		
<i>ca</i>	— передний вертикальный полукружный канал		
<i>cal</i>	— альвеолярные каналы		
<i>car</i>	— canalis articularis		
<i>cbuc</i>	— canalis buccalis		
<i>cco</i>	— каналы короноидной борозды		
<i>cer</i>	— мозжечок		
<i>cfra</i>	— канал для г. frontalis anterior п. profundi		
<i>ch</i>	— горизонтальный полукружный канал		
<i>chyp</i>	— гипофизный канал		
<i>ci</i>	— сенсорный инфраорбитальный канал		
<i>civ</i>	— межшонниковый канал		
<i>cju</i>	— яремный канал		

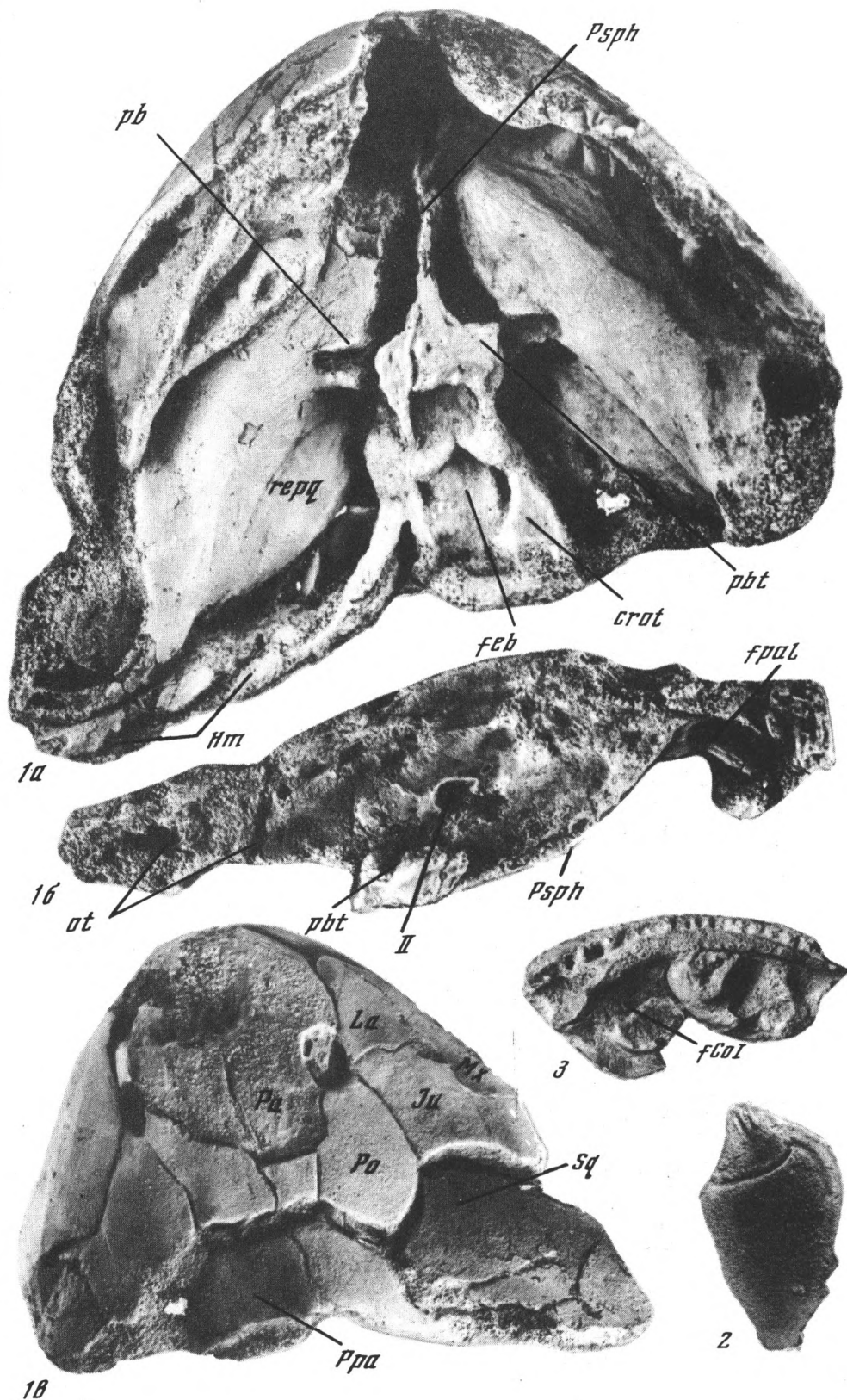
<i>crso</i>	— подглазничный выступ	<i>focl</i>	— боковая затылочная щель (fissura occipitalis lateralis)
<i>crs</i>	— подвешной гребень	<i>fov</i>	— вентральная ушная щель (fissura oticalis ventralis)
<i>crv</i>	— вентральный нижнечелюстной гребень	<i>fpal</i>	— небная яма
<i>cs</i>	— сенсорный супраорбитальный канал (с. supraorbitalis)	<i>fsm</i>	— септомаксиллярное отверстие
<i>csang</i>	— супраангулярный канал	<i>fvO</i>	— площадка прикрепления сошника
<i>csot</i>	— супраотикальный канал и cavum supraoticum	<i>'Gl, 'Gm</i>	— gulare laterale (mediale)
<i>cspir</i>	— спиракулярный канал	<i>gad</i>	— борозда для дорсальной аорты
<i>cv</i>	— канал для вен	<i>gaoc</i>	— борозда для а. occipitalis
<i>culm?</i>	— вероятный канал для v. longitudinalis	<i>gml</i>	— ямка для glandula nasalis lateralis
<i>cvo</i>	— сошниковый канал	<i>gmbc</i>	— борозда на этмосфеноиде для прикрепления m. basicranialis 2 (= m. subcranialis)
<i>cvs</i>	— канал для венозного синуса	<i>gmd</i>	— борозда для n. mandibularis intemus V + VII
<i>De</i>	— dentale	<i>gnb</i>	— назо-базальная бороздка
<i>dend</i>	— эндолимфатический проток	<i>gop</i>	— борозда для n. opercularis VII
<i>Dnd</i>	— demonomarioidale	<i>gpn</i>	— палато-назальная борозда
<i>Dpl</i>	— dermopalatinum	<i>grh</i>	— борозда для n. hyoideus VII
<i>dl</i>	— слезный проток	<i>grju</i>	— яремная борозда
<i>dnz (1,2,3,)</i>	— генерации кожных зубов	<i>grot VII</i>	— бороздка для r. oticus
<i>ds</i>	— dorsum seblae	<i>Hb</i>	— hypobranchiale
<i>Ecpt</i>	— ectopterygoideum	<i>Hh</i>	— hypohyale
<i>Enpt</i>	— entopterygoideum	<i>Hm</i>	— hyomandibulare
<i>Et</i>	— extratemporale	<i>hyd, hyv</i>	— дорсальная и вентральная гиомандибулярные фасетки otico-occipitale
<i>Extl (m)</i>	— extrascapulare laterale (mediale)	<i>Ib I, II</i>	— место прикрепления инфрабраниальных элементов I и II жаберных дуг
<i>et</i>	— этмосфеноид (etmosphenoidium)	<i>lcl</i>	— interculavicula
<i>"Fr"</i>	— "frontale"	<i>ld</i>	— infradentalia
<i>fad</i>	— аддукторная яма	<i>lt</i>	— intertemporale
<i>fads</i>	— адсимфизная ямка	<i>i</i>	— вырезка для различных костей
<i>fap</i>	— ямка для processus apicalis palato-quadrati	<i>iV</i>	— тригеминальная вырезка
<i>faup</i>	— аутопалатинная яма	<i>iapch</i>	— вырезка для постхоанного анастомоза
<i>fbr</i>	— fossa bridgei	<i>io</i>	— орбитальная вырезка
<i>fbuc</i>	— буккальное отверстие (г. buccalis VII)	<i>isp</i>	— спиракулярная вырезка
<i>fCo</i>	— короноидная яма	<i>Ju</i>	— jugale
<i>feb</i>	— базикраниальная вырезка	<i>La</i>	— lacrimale
<i>febc</i>	— базикапсулярная вырезка	<i>lc</i>	— латеральная комиссура
<i>fech</i>	— хоанная вырезка	<i>lnch</i>	— lamina nario-choanalis
<i>fehup</i>	— гипофизарная вырезка	<i>lpal</i>	— небная пластинка этмосфеноидного щита
<i>fenp</i>	— внутреннее задненосое отверстие	<i>lso</i>	— lamina supraorbitalis
<i>fench</i>	— эндохона	<i>Md</i>	— нижняя челюсть
<i>fevl</i>	— вентро-латеральной окно в носовой части капсулы	<i>Men</i>	— mentomandibulare
<i>fida</i>	— передний инфрадентальный фланг	<i>Mk</i>	— меккелева кость
<i>fidp</i>	— задний инфрадентальный фланг	<i>Mx</i>	— maxillare
<i>fm</i>	— foramen magnum	<i>mad</i>	— передний дорсальный миодом
<i>fma, fmp</i>	— переднее и заднее меккелевы отверстия	<i>maho</i>	— место прикрепления mm. adductores hyomandibulae et operculi
<i>fmah</i>	— углубление для m. adductor hyoidei	<i>mbc</i>	— место прикрепления m. basicranialis, s. subcephalicus
<i>fmk</i>	— меккелевы отверстия	<i>mf</i>	— метотикальная щель
<i>fmlo</i>	— место прикрепления m. levator bulbi oculi	<i>mlap</i>	— место прикрепления m. levator arcu palatini
<i>fmo</i>	— ямка для косых мышц глаза	<i>mhy</i>	— место прикрепления m. hyoideus
<i>fmph</i>	— ямка для m. protractor hyoidei	<i>mlbI</i>	— место прикрепления m. levator arcu branchialisI
<i>foc</i>	— площадка прикрепления затылочного отдела		

<i>mln</i>	— место прикрепления <i>m. lateralis narium</i>	<i>pdm</i>	— дерминтермедиальный отросток
<i>mmn</i>	— место прикрепления <i>m. medialis narium</i>	<i>pdmq</i>	— дорсомедиальный отросток <i>palato-quadratum</i>
<i>msc</i>	— средний мозг	<i>pfc</i>	— префациальная комиссура
<i>Na</i> (2-7)	— nasale	<i>pin</i>	— пинеальное отверстие
<i>NRP</i>	— naso-rostro-praemaxillare	<i>piv</i>	— межшошниковый отросток
<i>NP</i>	— naso-praemaxillare	<i>pl</i>	— ямочная линия
<i>na</i>	— передняя ноздря	<i>plld</i>	— передняя нижнечелюстная ямочная линия
<i>nab?</i>	— возможное отверстие для <i>n. abducens</i>	<i>pma</i>	— передний дорсальный отросток <i>maxillare</i>
<i>nas</i>	— носовой мешок (носовая полость)	<i>pmch</i>	— медиальный прехоанальный отросток <i>solum nasi</i>
<i>ncute</i>	— <i>n. cutaneus extemus V₁</i>	<i>pop</i>	— оперкулярный отросток гиомандибулы
<i>nlp</i>	— <i>n. lateralis posterior X</i>	<i>pot</i>	— ушной отросток <i>palato-quadratum</i> (<i>pr. oticalis</i>)
<i>nma V</i>	— <i>n. mandibularis anterior V</i>	<i>ppo</i>	— заушной отросток <i>otico-occipitale</i> (<i>pr. postoticus</i>)
<i>nmd V, VII</i>	— <i>n. mandibularis V, VII</i>	<i>ppoc</i>	— парокципитальный отросток (<i>pr. paroccipitalis</i>)
<i>nml VII</i>	— <i>n. mandibularis lateralis VII</i>	<i>ppor</i>	— "посторбитальный" отросток (<i>pr. postorbitalis</i>)
<i>nmi V, VII</i>	— <i>n. mandibularis internus V, VII</i>	<i>pr</i>	— ретроартикулярный отросток
<i>nmf V</i>	— <i>n. mandibularis posterior V</i>	<i>prsp</i>	— супраштеригонидный выступ
<i>not</i>	— нотохорда	<i>ps</i>	— аналог сейделера отростка
<i>np</i>	— задняя ноздря	<i>psl, psm</i>	— <i>processus supraorbitalis lateralis</i> и <i>medialis</i>
<i>npal</i>	— <i>n. palatinus VII</i>	<i>ptc</i>	— претригеминальная комиссура
<i>npr</i>	— <i>n. profundus V₁</i>	<i>pte</i>	— тектальный отросток
<i>Op</i>	— <i>operculum</i>	<i>pva, pvp</i>	— передний и задний отростки сошника
<i>oc</i>	— орбитальный хрящ	<i>Qj</i>	— <i>quadrato-jugale</i>
<i>occa</i>	— затылочная дуга	<i>Rbr</i>	— бранхиостегальные лучи
<i>od</i>	— площадка налегания дермальных костей	<i>Rl, Rm</i>	— <i>rostrale laterale</i> и <i>mediale</i>
<i>osd</i>	— остеодентин пульпарной полосы	<i>Rp</i>	— <i>rostro-praemaxillare</i>
<i>ot</i>	— <i>otico-occipitale</i>	<i>rbuc</i>	— <i>r. buccalis VII</i>
<i>Pa</i>	— <i>parietale</i>	<i>rei</i>	— нижний рещес носовой капсулы
<i>Pmx</i>	— <i>praemaxillare</i>	<i>rel</i>	— боковой рещес носовой капсулы
<i>Po</i>	— <i>postorbitale</i>	<i>reln</i>	— рещес для латеральной носовой железы
<i>Pop</i>	— <i>praeperculum</i>	<i>rem</i>	— медиальный рещес носовой капсулы
<i>Ppa</i>	— <i>postparietale</i>	<i>repq</i>	— постеро-медиальный рещес <i>palato-quadratum</i>
<i>Pq</i>	— <i>palato-quadratum</i>	<i>res</i>	— верхний рещес носовой капсулы
<i>Pqqu</i>	— квадратная часть <i>palato-quadratum</i>	<i>rimx</i>	— комплексная ветвь <i>n. profundus V₁</i> <i>n. palatinus VII</i> , иннервирующая межжелюстную железу
<i>Pra</i>	— <i>praarticulare</i>	<i>rio</i>	— <i>r. infraorbitalis V₂</i>
<i>Psp</i>	— постспиракулярная пластинка	<i>ripd</i>	— <i>r. lateralis dorsalis X</i>
<i>Psph</i>	— парасфеноид	<i>rln</i>	— <i>r. lateralis narium n. profundi</i>
<i>Pt</i>	— <i>posttemporale</i>	<i>rmn</i>	— <i>r. medialis narium n. profundi</i>
<i>Ptra, Ptm,</i>	— <i>postrostrale</i> (<i>anterior, media,</i>	<i>rmx</i>	— <i>r. maxillaris V₂</i>
<i>Ptrp</i>	<i>posterior</i>)	<i>rol VII</i>	— <i>r. ophthalmicus lateralis VII</i>
<i>pa</i>	— <i>pila antotica</i>	<i>ros</i>	— <i>r. ophthalmicus superficialis</i>
<i>pac</i>	— восходящий отросток <i>palato-quadratum</i>	<i>rot</i>	— <i>r. oticus VII</i>
<i>pacI</i>	— восходящий отросток <i>clasicula</i>	<i>rpal</i>	— <i>r. palatinus VII</i>
<i>pap</i>	— апикальный отросток (<i>palato-quadratum</i>)	<i>rpe</i>	— <i>r. extemus n. profundi</i>
<i>par</i>	— паракордалии	<i>rpm</i>	— <i>r. medialis n. profundi</i>
<i>pas</i>	— восходящий отросток парасфеноида		
<i>pb</i>	— базальный отросток (<i>palato-quadratum</i>)		
<i>pbt</i>	— базитрабекулярный (базиптеригонидный) отросток		
<i>pc</i>	— полярные хрящи		
<i>pcv, pcd</i>	— вентральный и дорсальный связующие отростки <i>otico-occipitale</i>		

<i>ipn</i>	- r. palato-nasalis V ₂	<i>t</i>	- telencephalon
<i>rpv</i>	- r. ventralis n. profundi	<i>tem</i>	- височная стенка otico-occipitale
<i>rvap</i>	- r. ventralis apicalis n. profundi	<i>trab</i>	- трабекулы
<i>Sb</i>	- suprapharyngobranchiale	<i>trhy</i>	- проход для truncus hyomandibularis VII
<i>Sb I</i>	- место прикрепления suprapharyngobranchiale I	<i>Vo</i>	- сошник
<i>Sbm</i>	- submandibularia	<i>vca</i>	- vena cerebralis anterior
<i>Sbm-Rbm</i>	- субмандибулярно-бранхиостегальная пластинка	<i>vcam</i>	- vena capitis medialis
<i>ScIm</i>	- supracleithrum	<i>vcap?</i>	- возможный выход v. capsularis
<i>Smx</i>	- septomaxillare	<i>vcara</i>	- vena cardinalis anterior
<i>So₂</i>	- supraorbitale posterior	<i>vcl</i>	- vena capitis lateralis
<i>Sop</i>	- suboperculum	<i>vcm</i>	- vena cerebralis media
<i>So-Te</i>	- supraorbito-tectale	<i>vcp</i>	- vena cerebralis posterior
<i>Sq</i>	- squamosum	<i>vhy</i>	- vena hyomandibularis
<i>St</i>	- supratemporale	<i>vio</i>	- vena infraorbitalis
<i>Sth</i>	- stylohyale	<i>vmi</i>	- vena mandibularis inferior
<i>sy</i>	- симфиз	<i>vms</i>	- vena mandibularis superior
<i>sci</i>	- внутренняя короноидная борозда	<i>voc</i>	- vena occipitalis
<i>sce</i>	- наружная короноидная борозда	<i>von</i>	- vena orbito-nasalis
<i>sin</i>	- венозные синусы	<i>vpit</i>	- гипофизарная вена (v. hypophysaeos, s. pituitaris)
<i>sm</i>	- sulcus marginalis	<i>uso</i>	- vena supraorbitalis
<i>smv</i>	- вентральный мандибулярный желоб	<i>zn</i>	- костные перекладины между складками дентина
<i>sn</i>	- дно носовой капсулы (solum nasi)	<i>zsh</i>	- шагреневые зубчики на чешуе
<i>sor</i>	- орбито-ростральный проход (sulcus orbito-rostralis)	I, II, III, IV, V ₁ , V ₂ , 3, VI, VII, VIII, IX, X	- выходы черепно-мозговых нервов
<i>ss</i>	- sulcus supraangularis	VII _{hy}	- r. hyomandibularis VII
<i>Ta</i>	- tabulare	VII _l	- r. lateralis VII
<i>Te (a,p)</i>	- tectale (anterior и posterior)	VII _{ot}	- r. oticus VII
		VII _{pal}	- r. palatinus VII







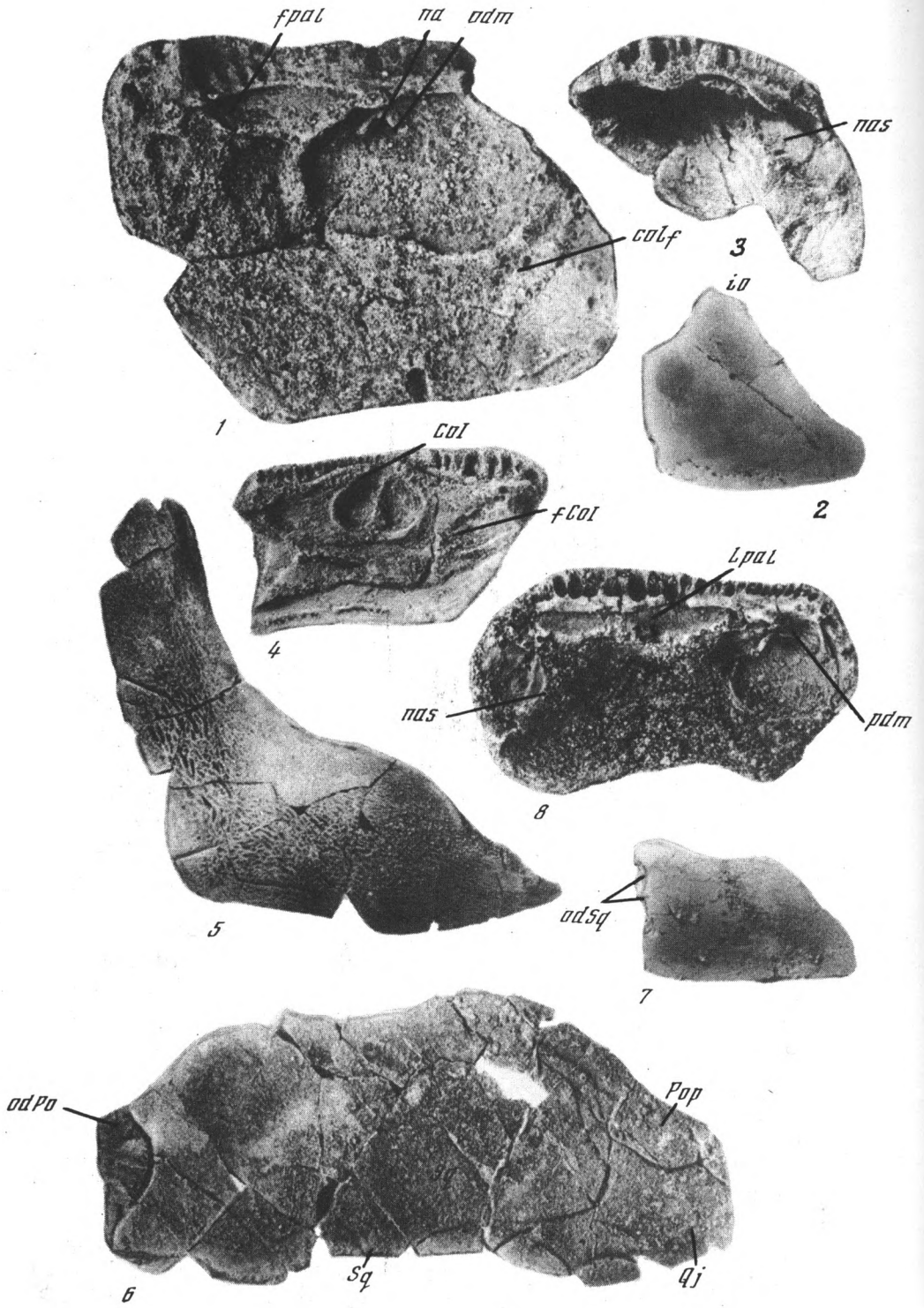
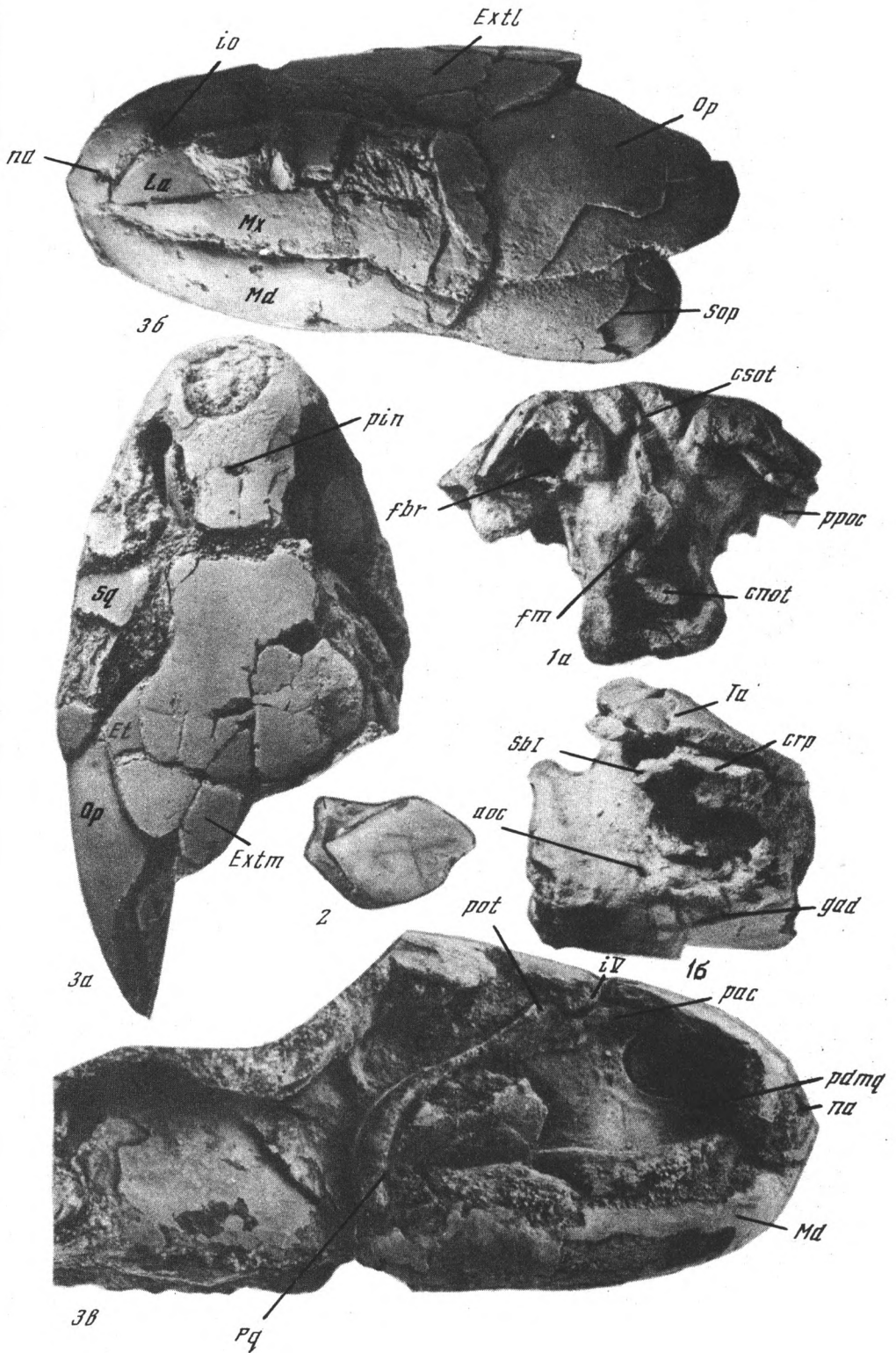
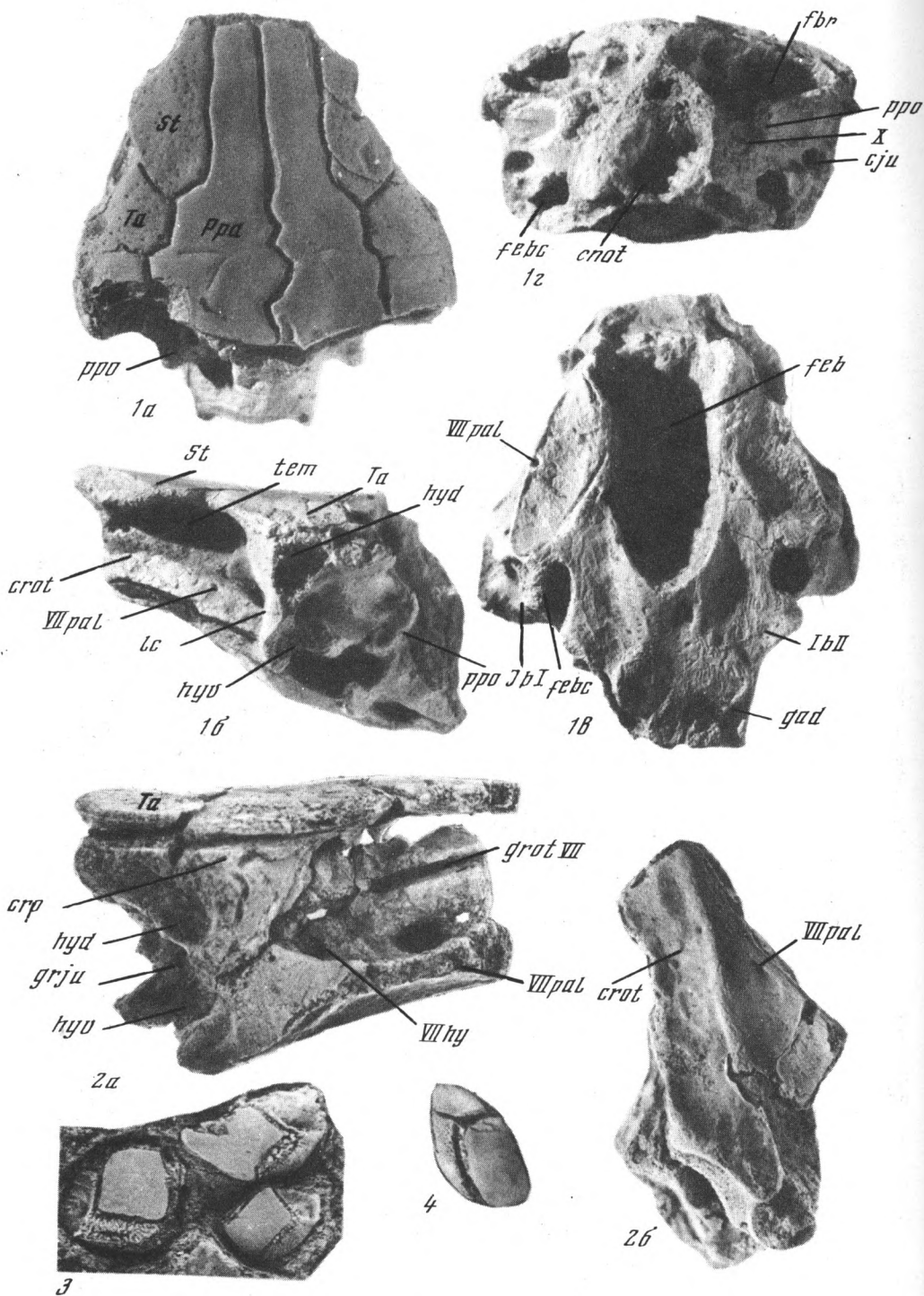
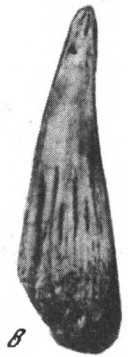
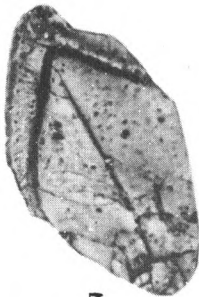
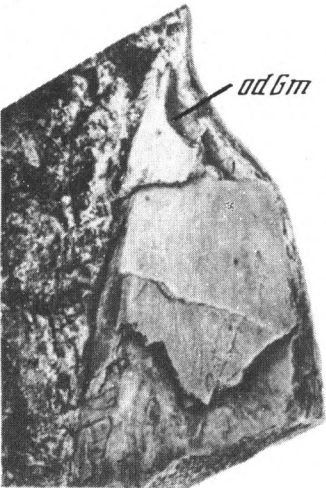
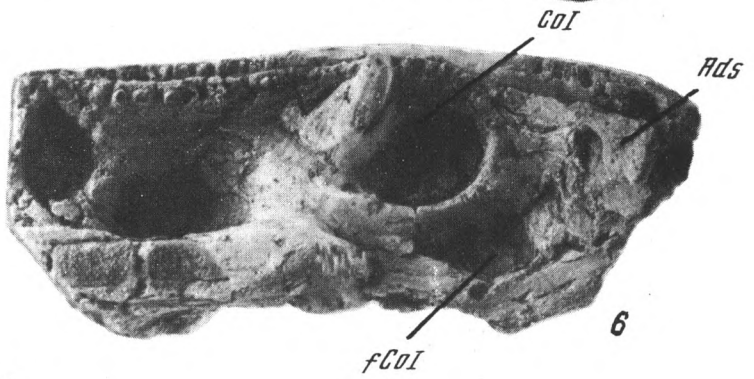
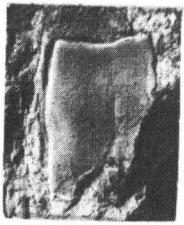
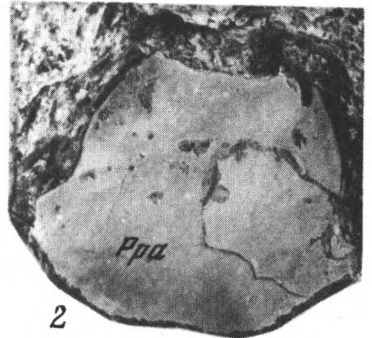
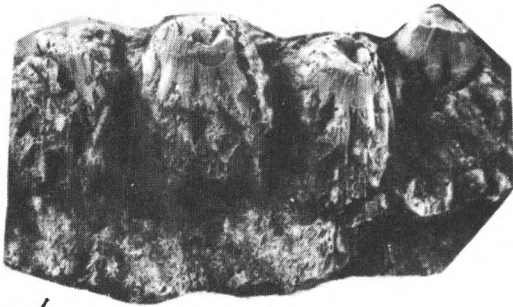
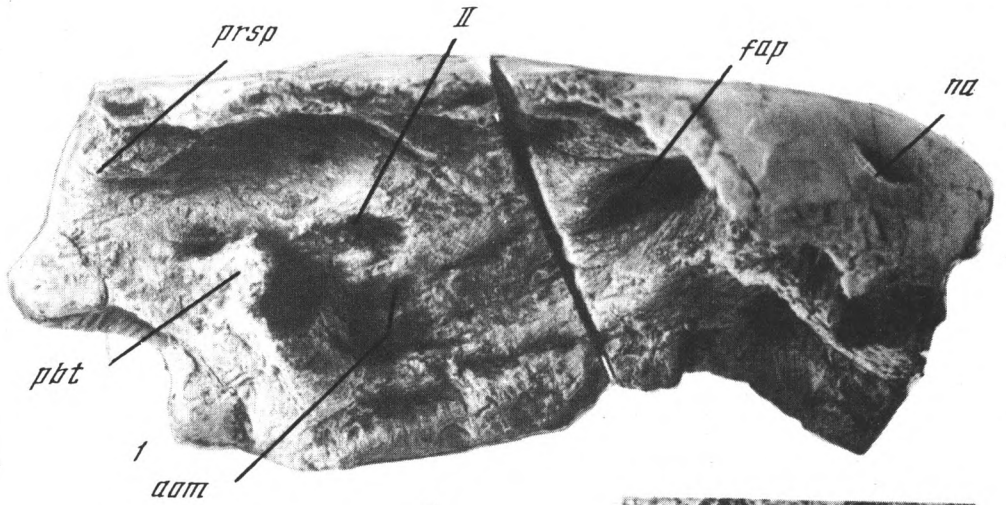


Таблица V







3

7

9

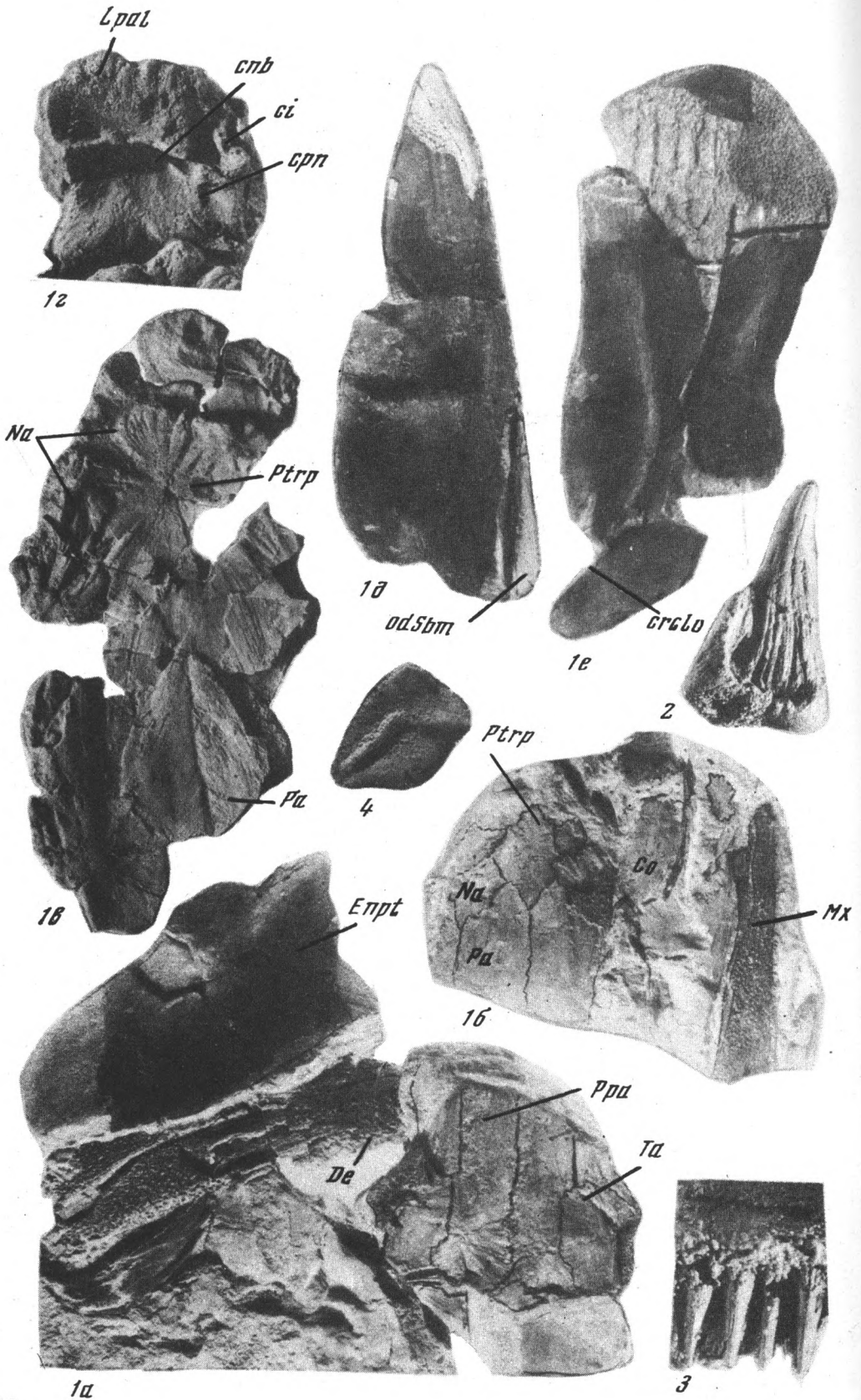
8

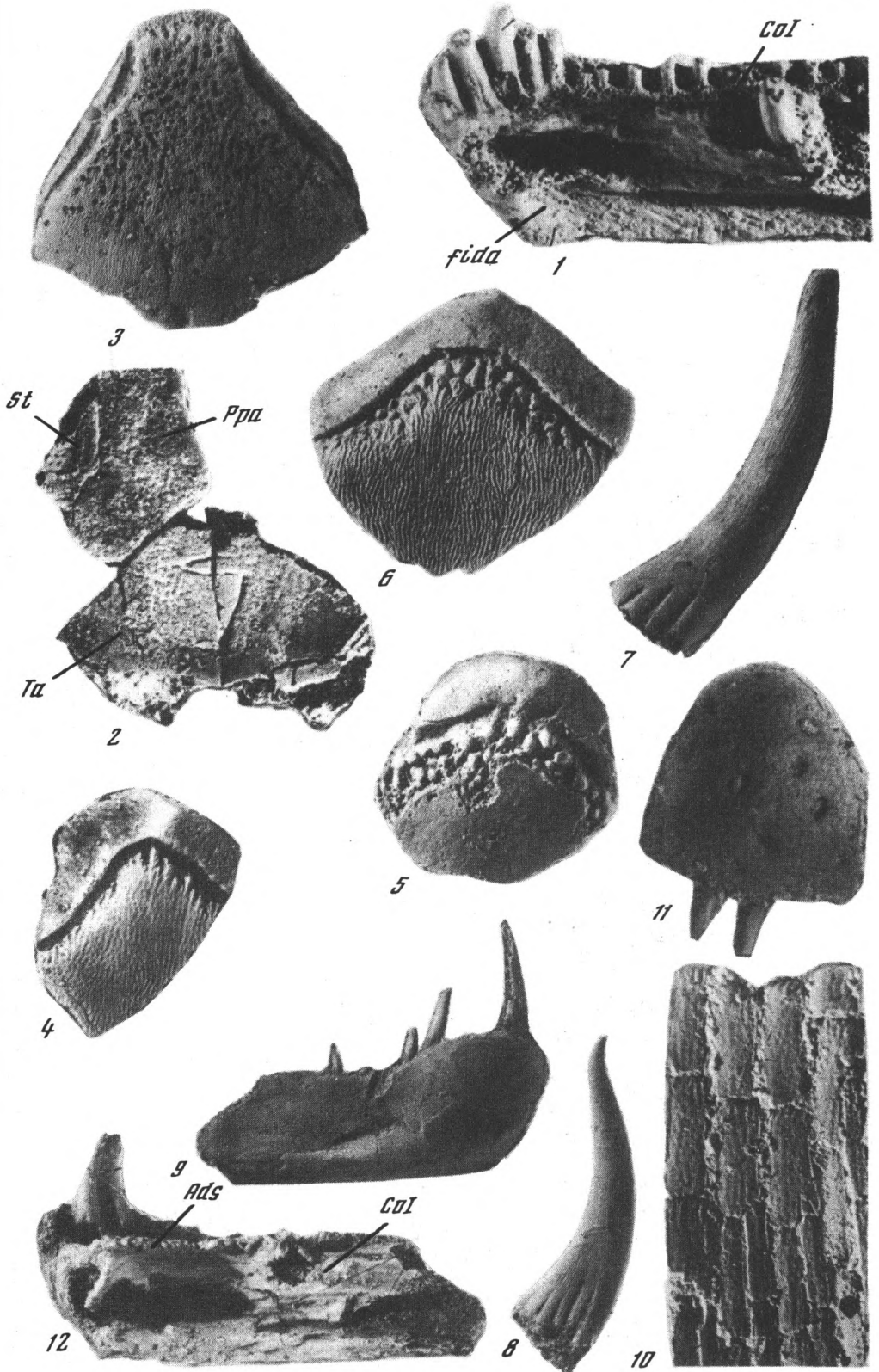
4

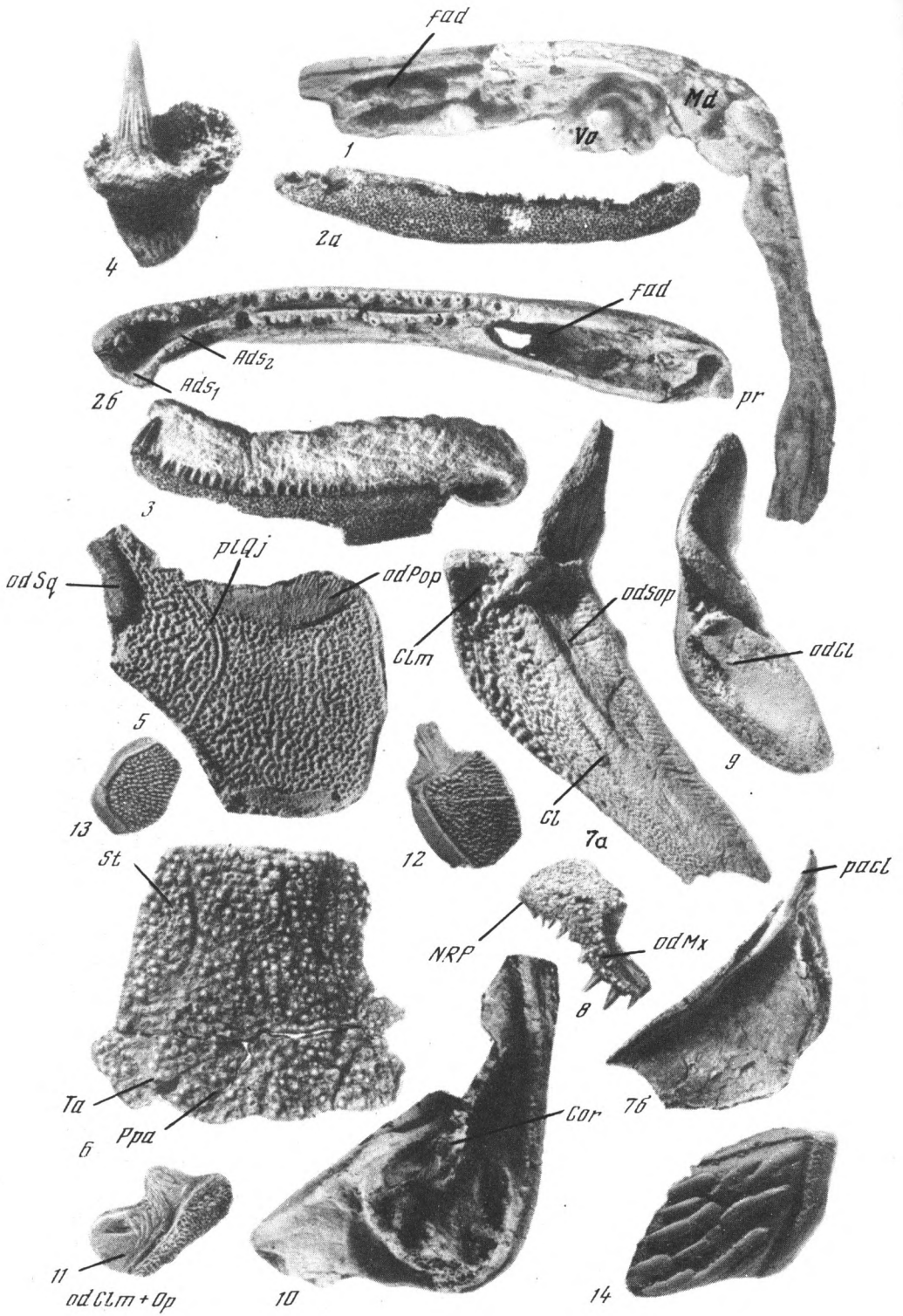
2

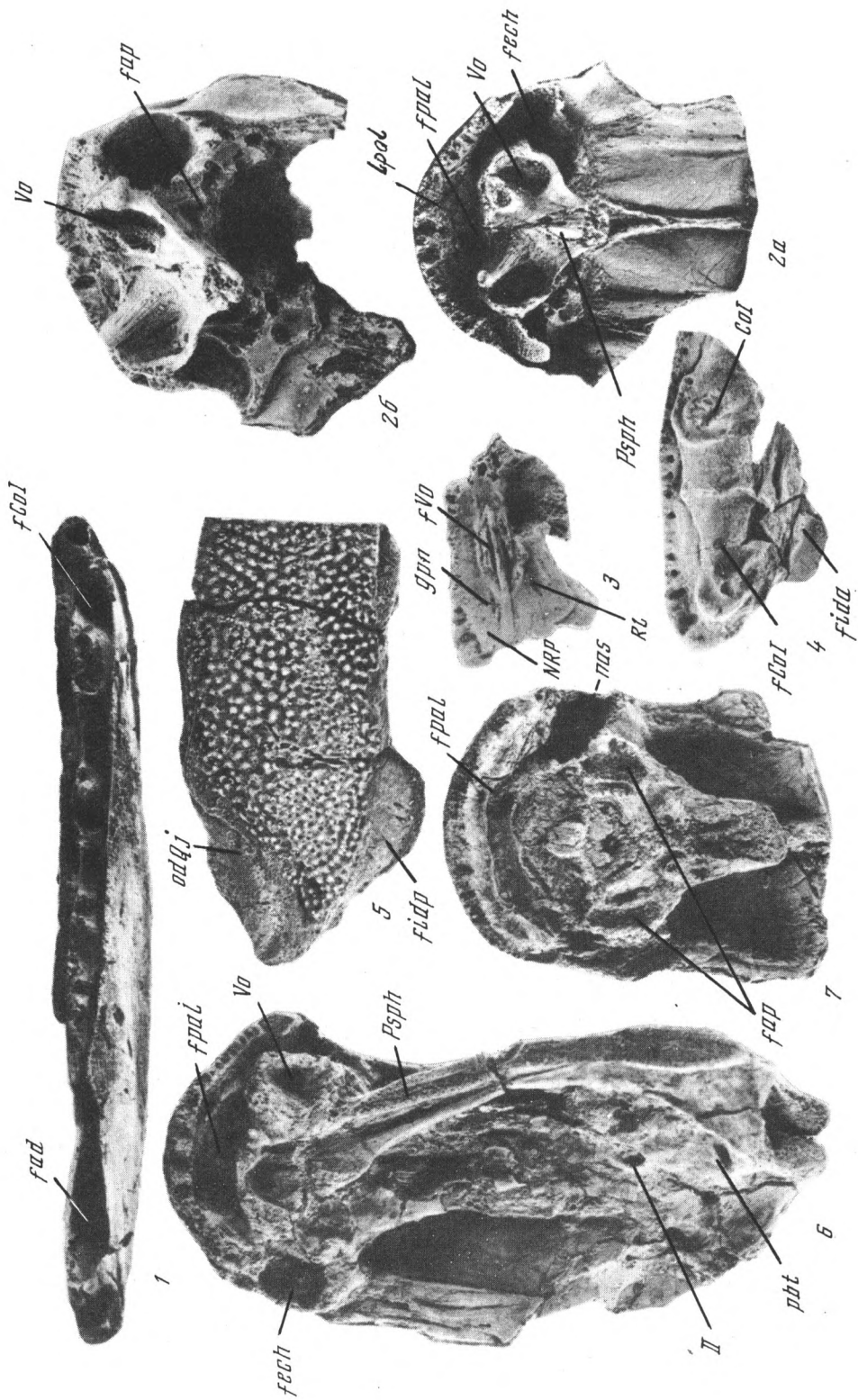
5

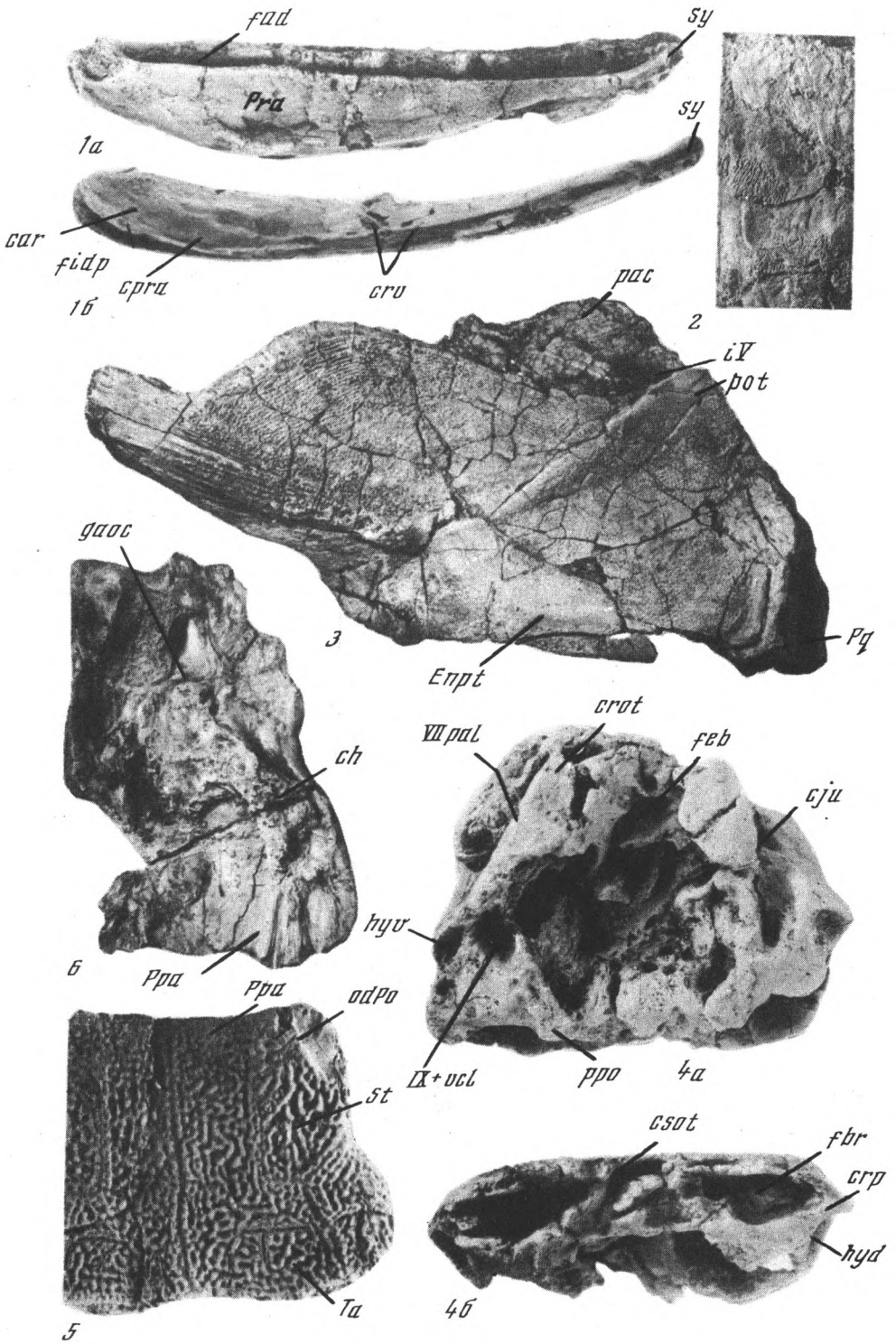
6

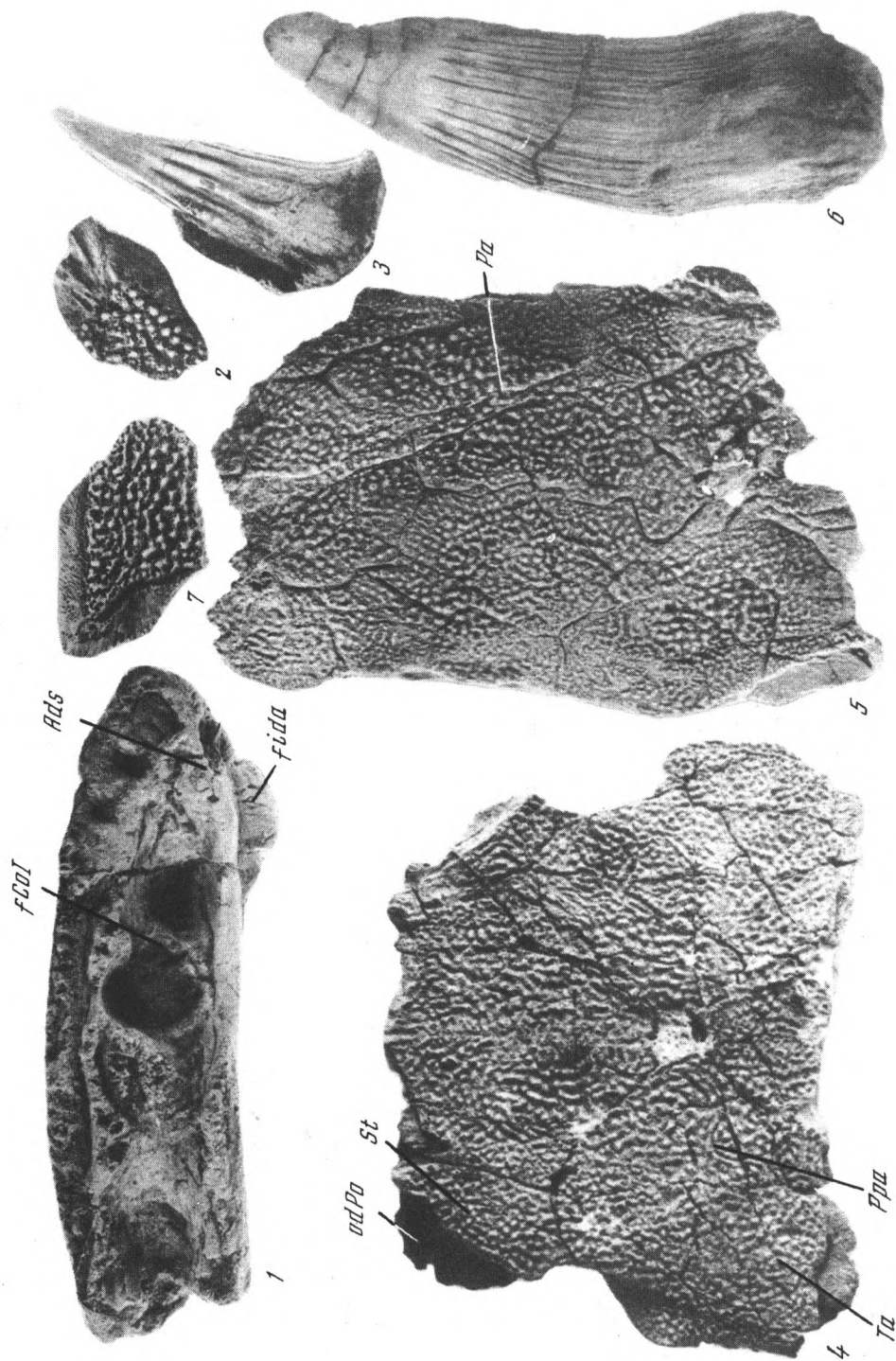


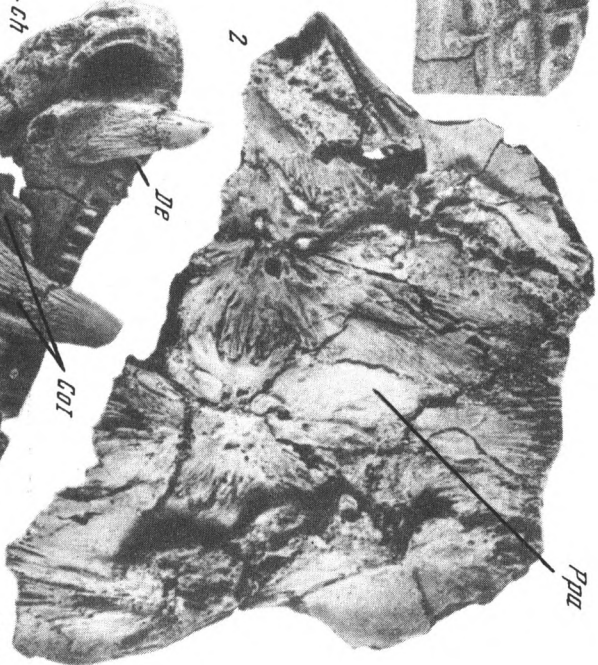
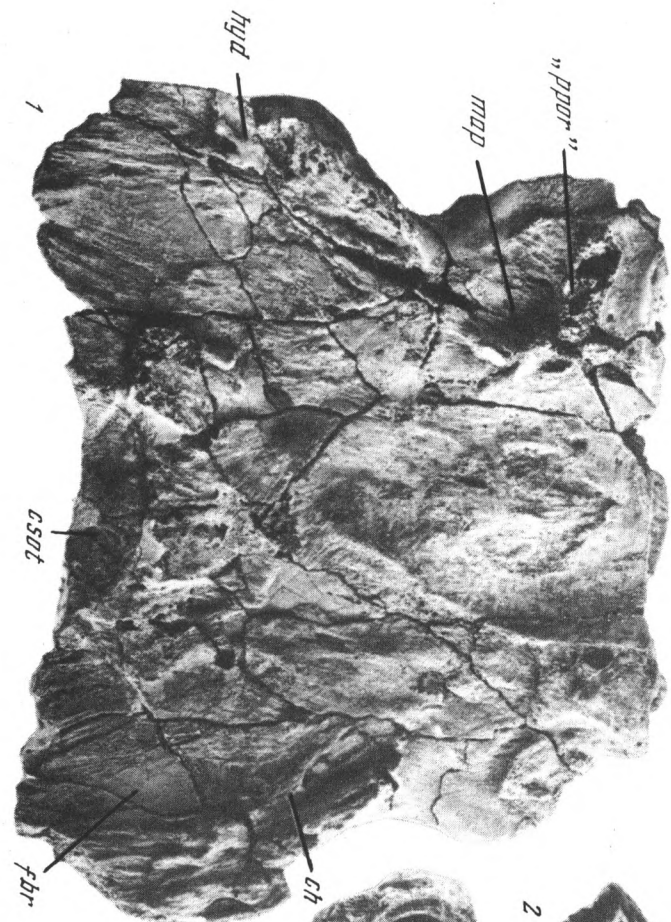
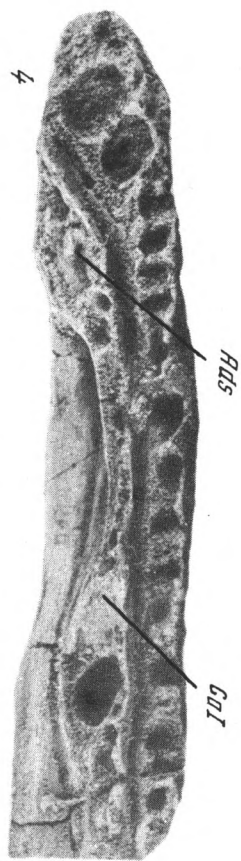












ОБЪЯСНЕНИЕ ФОТОТАБЛИЦ

Таблица I

- Фиг. 1. *Thursius talsiensis* Vorobyeva; голотип, ПИН № 2914/2 (× 0,9), череп с частью чешуйного покрова вентро-латерально; Сев.-Вост. Латвия, скв. Талси; средний девон, пярнуские слои (Воробьева, 1971a)
- Фиг. 2-3. *Thursius estonicus*, sp. nov.; 2 – голотип Pi 1061: а – этмосфеноид с нижней челюстью, сбоку (× 1,7); б – этмосфеноид с нижней челюстью и palato-quadratum, вентрально (× 3,5); в – этмосфеноид сбоку (× 3,5); г – нижняя челюсть, медиально (× 3,5); д, е – hyomandibulare медиально и латерально; ж – stylohyale, латерально; з – ceratohyale, медиально (× 3,5); 3 – Pi 1607 (× 2,6); этмоид вентрально; Эстония, Тамме; средний девон, арукюлаские слои

Таблица II

- Фиг. 1-2. *Thursius fisheri* (Eichwald); 1 – ПИН № 1897/33 (× 3,6), этмосфеноидный щит; 2 – ПИН № 1897/32 (× 3), отико-окципитальный щит; Ленинградская обл., р. Славинка, дер. Марьино; средний девон, нарвовские слои
- Фиг. 3-6. *Shirolepis ananjevi* gen. nov., sp. nov.; 3 – голотип, ПИН № 782/1 (× 1,4), этмосфеноидный щит: а – сверху, б – сбоку; 4 – ПИН № 1741/10 (× 1,4), отико-окципитальный щит; 5 – ПИН № 781/75 (× 2,5), нижние челюсти и этмосфеноид снаружи; б – ПИН № 783/7 (× 1,4), этмосфеноид без крыши, видны носовые капсулы и ольфакторные каналы; Красноярский край, Минусинская котловина, пос. Шира; средний девон, илемэровская свита
- Фиг. 7-10. *Greiserolepis minusensis* gen. nov., sp. nov.; 7 – голотип, ПИН № 781/93, этмосфеноид (вверху), отико-окципитальный щит и operculum (внизу) (× 2,7); 8 – № 781/96 (× 3,6), этмосфеноидный щит; 9 – № 781/95; нижняя челюсть, латерально; 10 – № 781/94 (× 3,6), чешуя; Красноярский край, с. Медведское; нижний карбон, быстринская свита

Таблица III

- Фиг. 1-3. *Gyroptychius pauli* sp. nov.; 1 – голотип Pi 1063, неполный череп: а – вид на небную поверхность, б – сбоку, в – сверху (× 1,5); 2 – Pi 1558 (× 2,5), чешуя; 3 – Pi 1619 (× 2), нижняя челюсть; Эстония, Тамме; средний девон, арукюлаские слои

Таблица IV

- Фиг. 1-7. *Gyroptychius elgae* sp. nov.; 1 – голотип Pi 1520, этмосфеноидный щит, вид на небную пластину и дерминтермедиальный отросток (× 2,3); 2 – Pi 1570 (× 1), lacrimale; 3 – Pi 1523 (× 3), фрагмент этмосфеноидного щита, вид на носовую капсулу; 4 – Pi 1589 (× 1,4), передний конец нижней челюсти, медиально; 5 – Pi 1552 (× 1,3), cleithrum; 6 – Pi 1508 (× 1,5), задняя половина щечной пластины; 7 – Pi 1565 (× 1,4), jugale; Эстония, Каркси; средний девон, буртниекие слои
- Фиг. 8. *Gyroptychius pauli* sp. nov.; Pi 1602 (× 2,7), этмоид, вид на носовые капсулы; Эстония, Тамме; средний девон, арукюлаские слои

Таблица V

- Фиг. 1-2. *Latvius obrutus* sp. nov.; 1 – голотип ПИН № 54/243, задняя часть этмосфеноида: а – сзади; б – сбоку (× 1); 2 – чешуя (× 2,2); Ленинградская обл., р. Сясь, дер. Столбово; верхний девон, фран, порховские слои
- Фиг. 3. *Megapomus markowskii*, gen. nov., sp. nov.; голотип ПИН № 2657/1 (× 1,3), череп: а – сверху, б – сбоку, в – вид на palato-quadratum сбоку; Орловская обл., р. Любовша, дер. Русский Брод; верхний девон, задонские слои

Таблица VI

- Фиг. 1. *Megapomus heckeri*, gen. nov., sp. nov.; голотип, ПИН № 835/7, отико-окципитальный отдел черепа: а – сверху, б – сбоку, слева (× 1,8), в – снизу, г – сзади (× 2,7); Ленинградская обл., р. Малый Тудер, Билово; верхний девон, билоские слои

Фиг. 2-4. *Megapomus punctatus*, gen. nov., sp. nov.; 2 — голотип, ПИН № 2657/3 (× 1,8), отико-окципитальный отдел черепа: а — латерально, б — вентрально; Белоруссия, р-н Орши, с. Масловка; верхний девон, данково-лебединские слои; 3 — ПИН № 805/3 (× 1,4), чешуя; Белоруссия, р-н Орши, дер. Лукьяново; 4 — ПИН № 2657/3 (× 2,2), чешуя; Орловская обл., р. Цон, д. Сабурово; верхний девон, данково-лебединские слои

Таблица VII

Фиг. 1-5. *Megistolepis klementzi* Obruchev; ПИН № 789/1 (× 1,5), этмосфеноид сбоку; Тува, р. Таловка у пос. Таловка; верхний девон, джаргинская свита; 2 — № 2803/2 (× 1,5), отико-окципитальный щит; 3 — ПИН № 2803/3 (× 1), боковое *gulare*; бассейн р. Абакан, р. Табат, Вост.-Кандырла; верхний девон, ? тубинская свита (800 м выше бейской свиты); 4 — № 789/7 (× 4), зубы; 5 — ПИН № 789/4 (× 1), чешуя; Тува, р-н Арадана, р. Ус, выше устья р. Тихой; верхний девон, джаргинская свита

Фиг. 6-9. *Megistolepis doroschkoi*, sp. nov.; 6 — голотип, ПИН № 783/10; нижняя челюсть медиально (× 3/4); Сев. Минуса, Назаровская впадина, р. Берешь; верхний девон, кохайская свита; 7 — ПИН № 789/8 (× 2), чешуя; Красноярское море, р. Кинжарт; верхний девон, кохайская свита; 8 — № 789/9 (× 2), клык; Красноярское море, лев. берег р. Кинжарт; верхний девон, кохайская свита; 9 — № 1490/9 (× 3), клык; Минусинская впадина, пр. берег р. Копчала, ст. Копчала; верхний девон, кохайская свита

Таблица VIII

Фиг. 1-3. *Viluichthys fradkini* gen. nov., sp. nov.; 1 — голотип ПИН № 2847/1: а — плита с остатками отико-окципитального щита, нижней челюсти и небо-квадратного комплекса (*entopterygoideum*); б — плита с остатками этмосфеноидной крыши и *maxillare*; в — фрагмент этмосфеноидного щита вентрально (× 2); г — фрагмент небной пластины этого же щита (× 4); д — *gulare laterale*; е — *cleithrum*; 2 — № 2805/10 (× 2), клык; 3 — № 2805/36 (× 4), зубы; 4 — № 2805/74 (× 2), чешуя изнутри; Якутия, лев. берег р. Вилюй в 100 м ниже устья р. Онкучах; ? нижний карбон, эмьяксинская свита

Таблица IX

Фиг. 1-11. *Thysanolepis micans* gen. nov., sp. nov.; 1 — ПИН № 2805/110, передний конец нижней челюсти медиально (× 5); 2 — № 2805/5, отико-окципитальный отдел сверху (× 2); 3 — № 2805/84, *extrascapulare mediale* (× 2,5); 4, 5, 6 — № 2805/70а, 2845/21 № 2805/32, чешуя (× 3); 7 — № 2805/91, клык (× 5); 8 — № 2805/82, клык (× 2,5); 9 — голотип № 2805/1, нижняя челюсть латерально (× 2); 10 — № 2805/67, лепидотрихии (× 5); 11 — № 2805/109, *ostro-praemaxillare* (× 3); Якутия, р. Вилюй, местонахождения Эмьяксин-Хаята и Онкучах; ? нижний карбон, верхи эмьяксинской свиты

Фиг. 12. *Lamprotolepis verrucosa* gen. nov., sp. nov.; ПИН № 2845/9 (× 4), нижняя челюсть медиально; Якутия, лев. берег р. Вилюй; ? нижний карбон, верхи эмьяксинской свиты

Таблица X

Фиг. 1-14. *Lamprotolepis verrucosa* gen. nov., sp. nov.; 1 — голотип ПИН № 2745 (× 1,3), нижняя челюсть и передняя часть этмоида вентрально; 2 — № 2845/9, нижняя челюсть: а — вентрально (× 1), б — сверху (× 1,8); 3 — № 2845/5, нижняя челюсть латерально; 4 — № 2845/18 (× 2,7), короноидный клык медиально; 5 — № 2805/33 (× 1,3), *quadrato-jugale*, отпечаток; 6 — № 2845/5 (× 1,8), отико-окципитальный щит; 7 — № 2845/10; *clavicula* с антеро-вентральной частью *cleithrum*: а — вентро-латерально, (× 1,5), б — дорсально; 8 — № 2845/11 (× 1,3), *naso-rostro-praemaxillare*; 9 — № 2805/85 (× 0,9), *cleithrum* латерально; 10 — № 2845/10, *cleithrum* изнутри; 11 — № 2845/13а, *anocleithrum*; 12, 13, 14 — № 2845, чешуя (14 — × 2,7); Якутия, лев. берег р. Вилюй, Эмьяксин-Хаята; нижний карбон, верхи эмьяксинской свиты

Таблица XI

Фиг. 1. *Eusthenopteron saevesoederberghi* Jarvik; ПИН № 54/111, правая ветвь нижней челюсти сверху (× 0,9); Ленинградская обл., р. Кереть; верхний девон, чудовские слои

Фиг. 2-5. *Eusthenopteron obruczevi* sp. nov.; 2 — голотип, ПИН № 1737/42; этмосфеноид: а — вентрально (× 1,3); б — вентро-латерально (× 1,8); Ленинградская обл., р. Оредеж, Ям-Тесово; верхний девон, аматские слои; 3 — № 1737/39 (× 1,8), *rostrale laterale* и *praemaxillare*; 4 — № 1737/40 (× 0,9), передняя часть нижней челюсти медиально; 5 — № 1737/41 (× 1,8), задний конец нижней челюсти снаружи; Псковская обл., р. Великая, с. Писковичи; верхний девон, аматские слои

Фиг. 6-7. *Jarvikina wenjukowi* (Rohon); 6 — ПИН № 2986/2 (× 1,8), этмосфеноид вентрально; 7 — № 2986/8 (× 2,3), этмосфеноид вентрально; Ленинградская обл., дер. Столбово; верхний девон, порховские слои

Таблица XII

Фиг. 1-6. *Jarvikina wenjukowi* (Rohon); 1 - ПИН № 2917/9 ($\times 1,8$), нижняя челюсть: а - медиально, б - вентро-медиально; 2 - № 54/154 ($\times 0,9$), чешуя; 3 - № 2917/10 ($\times 0,6$), небо-квадратный комплекс вентрально; 4 - № 54/123, otico-occipitale ($\times 2,3$): а - вентрально, б - сзади; 5 - № 2917/17 ($\times 3,6$), отико-окципитальный щит сверху; 6 - № 2917/19 ($\times 0,6$); отико-окципитальный щит вентрально; Ленинградская обл., р. Сясь, дер. Столбово; верхний девон, порховские слои

Таблица XIII

Фиг. 1-3. *Platycephalichthys rohani* Vorobyeva; 1 - ПИН № 2917/13 ($\times 1,8$), передняя часть нижней челюсти сверху; 2 - № 2917/15 ($\times 3,6$), чешуя; 3 - № 2917/16 ($\times 1,8$), клык; Ленинградская обл., р. Оять, дер. Вачукинцы; верхний девон, псковские слои

Фиг. 4-6. *Platycephalichthys bischoffi* Vorobyeva; 4 - ПИН № 2917/4 ($\times 0,9$), отико-окципитальный щит сверху ($\times 0,6$); 5 - № 2917/22 ($\times 1$), атмосферноидный щит сверху; 6 - № 2917/23 ($\times 1,8$), клык; Новгородская обл., пр. берег р. Ловать, в 1,5 км выше дер. Лука; верхний девон, надснежные слои

Фиг. 7. *Platycephalichthys skuenicus* Vorobyeva; 7 - № 1491/47 ($\times 0,9$) чешуя; Латвия, р. Скуене; верхний девон, светеская свита

Таблица XIV

Фиг. 1. *Platycephalichthys bischoffi* Vorobyeva; 1 - № 2917/4 ($\times 0,9$), отико-окципитальный щит вентрально; Новгородская обл., р. Ловать, в 1,5 км выше дер. Лука; верхний девон, надснежные слои

Фиг. 2-3. *Platycephalichthys skuenicus* Vorobyeva; 2 - ПИН № 1491/45 ($\times 0,9$); отико-окципитальный щит вентрально; 3 - № 1491/46 ($\times 0,9$); нижняя челюсть медиально; Латвия, бассейн р. Лиелупе, Скуене; верхний девон, светеская свита

Фиг. 4. *Obruchevichthys gracilis* gen. nov., sp. nov.; 4 - голотип, ПИН № 1491/51, передняя половина нижней челюсти сверху ($\times 1,3$); Латвия, р. Абава, Велна-Ала; верхний девон, надснежные слои

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
I. Вводная часть	5
1. Материал и методика изучения	—
2. История изучения	7
3. Классификация	9
II. Морфология черепа	13
1. Дермальный покров	—
А. Этмосфеноидный щит	—
Б. Отико-окципитальный щит	17
В. Небные кости	19
Г. Щечная пластина	20
Д. Скелет оперкуло-гулярной мембраны	21
2. Нейрокраний (эндокраний)	22
А. Состав эндокраниальных блоков	24
Б. Интракраниальный кинетизм	26
В. Этмоид	29
Г. Носовые капсулы	31
Д. К происхождению слезного протока	35
Е. Отико-окципитальный отдел	37
Ж. Топографическое соотношение otico-occipitale с дермальными костями	43
3. Висцеральный скелет	46
А. Palato-quadratum и небо-квадратный комплекс	—
Б. Связи небо-квадратного хряща	48
В. Гиоидная дуга	54
4. Нижняя челюсть	58
А. Общая форма челюсти	—
Б. Производные меккелева хряща	60
В. Дермальный покров	62
Г. Инфрадентальные фланги	65
Д. Сейсмо-сенсорная система	67
Е. Сосуды и нервы	68
Ж. Преобразования челюсти в процессе эволюции	72
5. Нервная система головы	—
А. Черепно-мозговые нервы	74
Б. Нервы этмоида	78
В. Нервные анастомозы в этмоиде	83
Г. Филогенетическое значение различий в иннервации этмоида между рипидистиями	84
Г. Филогенетическое значение различий в иннервации этмоида между рипидистиями	85
6. Венозная система головы	87
7. Скульптура костей	87
8. Микроструктура зубов	89
III. Особенности эволюции остеолепиформов	92
1. Постановка вопроса	—
2. Прimitивные и прогрессивные остеолепиформы	94
3. Филогения остеолепиформов	97
4. Генетическое единство и особенности эволюции рипидистий	100
5. Состояние проблемы происхождения тетрапод	103
6. Основные преобразования организации позвоночных при переходе к наземной жизни	106

7. Некоторые закономерности формирования тетраподных признаков у рипидистий	109
8. К вопросу о предках тетрапод	111
9. Стегоцефалоподобные рипидистии и их филогенетическое значение	114
10. Обстановка появления первых тетрапод	115
11. Моно- или полифилия в происхождении тетрапод	118
12. Ароморфоз, алломорфоз и узкая специализация в освоении суши позвоночными	120
Систематическая часть	122
Отряд Osteolepiformes	—
Семейство Osteolepididae	123
Подсемейство Osteolepidinae Cope, 1889	124
Род Thursius Traquair, 1888	131
Род Shirolepis Vorobyeva, gen. nov.	134
Род Greiserolepis Vorobyeva, gen. nov.	137
Подсемейство Gyrotychiinae Berg, 1940	—
Род Gyrotychius McCoy, 1848	146
Подсемейство Glyptopominae Goodrich, 1909	147
Род Latvius Jarvik, 1948	150
Род Megaromus Vorobyeva, gen. nov.	157
Подсемейство Megistolepidinae Vorobyeva, subfam. nov.	—
Род Megistolepis Obruchev, 1955	161
Подсемейство Thysanolepidinae Vorobyeva, subfam. nov.	162
Род Thysanolepis Vorobyeva, gen. nov.	165
Подсемейство Viluichthyinae Vorobyeva, subfam. nov.	—
Род Viluichthys Vorobyeva, gen. nov.	169
Семейство Lamprotolepididae Vorobyeva, fam. nov.	—
Род Lamprotolepis Vorobyeva, gen. nov.	174
Семейство Eusthenopteridae Berg, 1955	—
Подсемейство Eusthenopterinae Berg, 1955	175
Род Eusthenopteron Whiteaves, 1881	181
Род Jarvikina Vorobyeva, gen. nov.	192
Подсемейство Platycephalichthyinae Vorobyeva, subfam. nov.	—
Род Platycephalichthys Vorobyeva, 1959	200
Семейство Panderichthyidae Vorobyeva, 1968	201
Род Obruchevichthys Vorobyeva, gen. nov.	205
Заключение	208
Литература	217
Условные обозначения	221
✓ Фототаблицы	235
Объяснение таблиц	

Эмилия Ивановна Воробьева

**МОРФОЛОГИЯ
И ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ
КИСТЕПЕРЫХ РЫБ**

Труды Палеонтологического института

Том 163

*Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом
Академии наук СССР*

Редактор издательства *Д.В. Петрова*
Художественный редактор *А.Н. Жданов*
Технические редакторы *Л.А. Куликова, Г.П. Каренина*

Подписано к печати 2/XI – 77 г. Т – 17735

Усл.печ. л. 21,0; Уч.-изд. л. 23,3

Формат 70x108 1/16. Бумага офсетная № 1

Тираж 800 экз. Тип. зак. 551

Цена 2р. 40к.

Книга издана офсетным способом

Издательство "Наука"
117485, Москва, В-485, Профсоюзная ул., д. 94^а
1-я типография издательства "Наука",
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12