

УДК 567.46.463 : 551.734.2

ВОРОБЬЕВА Э. И.

## ПОРОЛЕПИДНАЯ КИСТЕПЕРАЯ РЫБА ИЗ СРЕДНЕГО ДЕВОНА ЭСТОНИИ

Описана поролепидная кистеперая *Paraglyptolepis karksiensis* gen. et sp. nov. из буртниекских слоев среднего девона Эстонии по неполному черепу. Ряд особенностей существенно отличает ее от других типичных поролепид: наличие *rostrale laterale*, недоокостенение боковой стенки носовой капсулы, заднее положение вентралатерального окна, широко открывающегося в глазницу, отсутствие аналога сейделева отростка *Urodela* и соответственно эндоханной вырезки в нейрокрании.

Сведения о поролепидных кистеперых рыбах (отряд *Porolepidida*, надотряд *Rhipidistia* с территории Советского Союза остаются далеко не полными. Хотя здесь представлено большинство известных девонских родов (*Porolepis*, *Glyptolepis*, *Laccognathus*, *Holoptychius*, *Homodus*), однако описания их основаны на немногих видах и немногочисленных фрагментарных остатках черепа, плечевого пояса, чешуе и зубах [1—3, 6, 8, 9, 18, 20]. Строение мозговой коробки практически не изучено ни у одной из этих форм.

Среди сравнительно небольшого числа публикаций по морфологии поролепид, находимых вне СССР, выделяются монографические описания их стокгольмской школой палеонтологов [4, 5, 10—13, 15, 19]. Эти работы посвящены преимущественно детальному анализу краниальных структур, на основе которого делается вывод о морфологической специфичности поролепидного типа (отличающей его от других структурных типов кистеперых рыб, в частности остеолепид) и сближении поролепид с хвостатыми амфибиями (*Urodela*), с которыми их объединяют в один тип. Это служит основой гипотезы дифилетического происхождения рецентных амфибий и полифилии наземных позвоночных в целом. Соответственно, особенно в последних работах Э. Ярвика [13, 14], отвергается идея о генетическом единстве рипидистий и признаются невалидными таксономические ранги *Rhipidistia*, *Crossopterygii*, *Sarcopterygii* и *Lissamphibia*.

Дискуссии о правомочности гипотез стокгольмской школы, их фактической обоснованности и действительной стабильности поролепидного структурного типа в объеме его характеристик продолжают в течение более чем двух столетий среди как палеонтологов, так и неонтологов. Каждая новая находка здесь представляет особый интерес.

В данной статье дается описание остатков поролепидной кистеперой из верхов среднедевонских отложений Эстонии (вероятно, одновозрастных отложениям Терсо Шотландии), выделенной в новый род *Paraglyptolepis*. Описываемая форма представлена остатками черепа. В местонахождении найдены также изолированная чешуя, имеющая тонкий «голоптихийдный» орнамент, и кости плечевого пояса поролепидного облика, возможно принадлежащие этому же виду.

Новый род, по-видимому, близок к роду *Glyptolepis*, известному из среднего девона Шотландии, Восточной Гренландии, Норвегии [13], низов верхнего девона Прибалтики [3, 8] и Канады [17]. Материал хранится в Институте геологии АН ЭССР.

Род *Paraglyptolepis* Vorobyeva, gen. nov.

Название рода от *Glyptolepis*.

Типовой вид — *P. karskiensis*, sp. nov.

Диагноз. Передний край рыла образован парными, контактирующими между собой *rostrorpraemaxillaria*. Передняя и задняя ноздря разделены крупной костью, несущей по нижнему краю на границе с *praemaxillare* инфраорбитальный сенсорный канал и топографически соответствующей *rostrale laterale*. Боковая стенка носовой капсулы не окостеневала, ростокаудальному гребню соответствует валик на внутренней поверхности *rostrale laterale*, образующий дно инфраорбитального канала, который проходит на границе с *praemaxillare*. Этмосфеноид сравнительно узкий, отико-окципитальный отдел длинный. Вентролатеральное окно открывается преимущественно в глазницу. Сенсорные каналы замкнутые. Кости скульптурированы очень мелкими дентиновыми бугорками.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Сближается с *Glyptolepis* скульптурой покровных костей, конфигурацией отико-окципитального щита, возможно, строением чешуи. Отличается от *Glyptolepis*, как и от других поролепидных родов, наличием *rostrale laterale* (за исключением *Joungolepis* [7] и *Powichthys*), сильным недоокостенением боковой стенки носовой капсулы и необычным положением вентролатерального окна.

Замечания. В строении этмоидной области черепа *Paraglyptolepis* проявляются черты, необычные для поролепид: присутствие крупного *rostrale laterale*, формирующего боковую стенку носовой капсулы, наличие на этой кости двух слабо развитых гребней, топографически аналогичных ростокаудальному гребню поролепид и зачаточному дерминтермедиальному отростку остеолепид; постеролатеральное положение «вентролатерального окна», открывающегося в основном в глазницу; отсутствие медиального участка в этом окне, представляющего эндохоану у других поролепид [10]; очень тонкий орнамент скульптуры.

***Paraglyptolepis karskiensis* Vorobyeva, sp. nov.**

Табл. VIII, фиг. 1–3 (см. вклейку)

Название вида по местонахождению.

Голотип — P1, № 1630; этмосфеноидный отдел черепа; Эстония, местонахождение Каркси; верхи среднего девона, буртниекие слои.

Описание (рис. 1–3). Скульптура на поверхности крыши этмосфеноида сильно стерта. Местами различимы основания дентиклей и крупные поры. Группа мелких пор имеется впереди ямочных линий на *parietale* (p1Pa, табл. VIII, фиг. 1б). Сами линии приурочены к посторбитальному отделу щита и достигают его заднего края примерно посередине каждой *parietale*. Швы слабо заметны между немногими костями крыши.

Передняя наружная ноздря (na, табл. VIII, фиг. 1б; рис. 1, б, в; 2) расположена дорсально в передней трети носовых капсул, узкая, вытянута вертикально под острым углом к челюстному краю. Задняя наружная ноздря представлена мелкой вырезкой у заднего нижнего угла этмоида.

Передний край рыла образован высокими парными *rostrorpraemaxillaria*, верхняя граница которых хорошо прослеживается. Кости налегали постеродорсально на почти отвесную площадку сравнительно крупной четырехугольной кости, образующей переднебоковую стенку носовой полости и соединяющей обе наружные ноздри (рис. 2). Эта кость разрастается вперед и вниз от вырезки передней ноздри и назад вверх от задней. Топографически она соответствует *rostrale laterale* (Rl, рис. 1, б; 3). Передним верхним углом кость глубоко вдается в этмоид; верхний край ее параллелен оральному и почти совпадает с нижним краем передней ноздри. Вырезка задней ноздри расположена у заднего нижнего края кости. У переднего конца площадки налегания для *nasopraemaxillare*

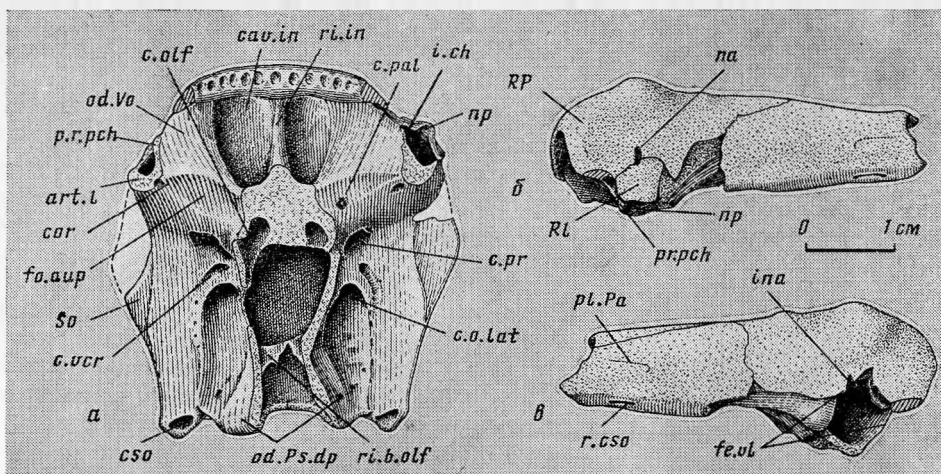


Рис. 1. *Paraglyptolepis karksiensis* sp. nov.; голотип № 1630, атмосферноид: а – вентрально, б – вентролатерально, в – латерально. Обозначения: *art. l* – площадка прикрепления нёбно-квадратного комплекса; *cav. in* – межносовая пёбная яма; *c. o. lat* – канал п. *orbitalmicus lateralis*; *c. olf* – ольфакторный канал; *cor* – канал орбиторострального прохода; *c. pal* – канал п. *palatinus*; *cpr* – канал п. *profundus*; *cso* – надглазничный сенсорный канал; *c.vcr* – канал церебральной вены; *fe.vl* – вентролатеральное окно; *fo.aup* – аутопалатинная ямка; *i.ch* – вырезка хоаны; *ina* – вырезка передней ноздри; *na* – передняя ноздря; *pr* – задняя ноздря; *od.Ps.dp* – площадка налегания зубных пластинок; *od.Vo* – площадка налегания сошника; *pl.Pa* – ямочная линия на *parietale*; *p.r.pch* – парахоанальный отросток; *r.cso* – ветвь надглазничного канала; *RL* – *rostrale laterale*; *RP* – *rostromaxillare*; *So* – *supraorbitale*

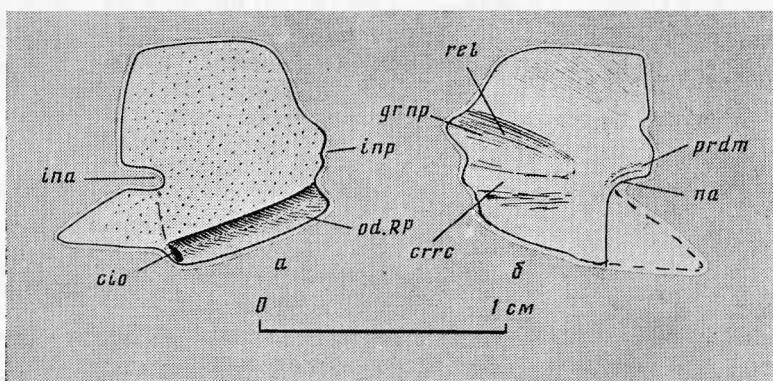


Рис. 2. *Paraglyptolepis karksiensis* sp. nov.; голотип № 1630, *rostrale laterale*: а – снаружи, б – с внутренней поверхности. Обозначения: *cio* – инфраорбитальный канал; *crrc* – *crista rostro-caudalis*; *ina* – вырезка передней ноздри; *inp* – вырезка задней ноздри; *od.RP* – площадка налегания *rostromaxillare*; *prdm* – дерминтермедиальный отросток; *rel* – латеральный рецесс

различно отверстие инфраорбитального сенсорного канала, желобок которого тянется вдоль площадки по нижнему краю ноздри и проходит вплотную к нижнему краю задней ноздри, продолжаясь далее на *lacrimal*. Выше и параллельно сенсорному каналу на внутренней поверхности кости развит глубокий и широкий желобок задненосового прохода (*grnp*, рис. 2, б), заканчивающийся чуть позади, но намного ниже уровня передней ноздри. Вентральнее задненосового прохода на внутренней поверхности кости намечается гребень, проходящий почти параллельно верхнему краю площадки налегания *nasopraemaxillare*. Этот валикообразный гребень повышается кзади и топографически соответствует *crista rostro-caudalis* [10]. Формирование этого гребня в известной мере может быть результатом внедрения во внутреннюю стенку кости задненосового прохода. Каудально валик слегка выступает у переднего

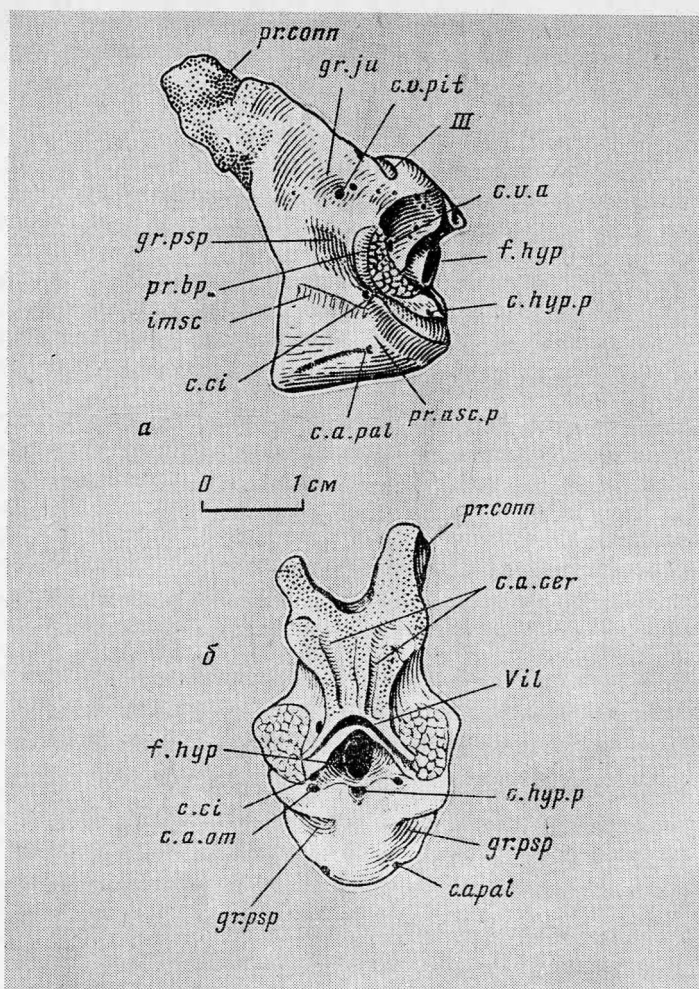


Рис. 3. *Paraglyptolepis karksiensis* sp. nov.; экз. № 1631, задняя часть этмосфеноида: а – латерально, б – спереди. Обозначения: *c. a. cer* – отверстие канала мозговой артерии; *c. a. pal* – отверстие небной артерии; *c. ci* – отверстие артерии *carolis interna*; *c. h. hyp. p* – гипофизарное отверстие в парасфеноиде; *c. v. a* – канал для вены; *c. v. pit* – канал витуитарной вены; *f. hyp* – отверстие в гипофизарной яме; *gr. ju* – борозда жремной вены; *gr. psp* – преспиракулярная борозда; *imsc* – место прикрепления субкраниального мускула; *pr. bp* – базиптеригоидный отросток; *pr. conn* – сочленовный отросток; *Vil* – «виллизиево» кольцо; III – канал для III нерва

нижнего угла задненосовой вырезки в виде отростка, топографически соответствующего *processus parachoanalateralis* у *Porolepis* [10], являющегося продолжением *crista subnarina* (= *crista rostro-caudalis*) [16]. Рostroкаудальный валик далеко не достигает передней ноздри, но ниже ее антеровентрального края на внутренней поверхности кости имеется еще один невысокий валик, сопоставимый, возможно, с зачаточным *processus dermintermedius*<sup>1</sup> у рипидистных кистеперых.

*Lacrimale*, по-видимому, широко перекрывало задний угол этмоида, вклиниваясь между *rostrale laterale* и постеродорсально расположенным *supraorbitale*, сохранившимся частично на левой стороне голотипа. Последняя кость вытянута rostrocaudально и занимает около трети длины цита, контактируя спереди с *lacrimale* и имея сзади узкую площадку налегания для *postorbitale*, переходящую каудально на *parietale*. В задней части наружного края *parietale* имеется крупное, вытянутое в длину от-

<sup>1</sup> Зачаточный *processus dermintermedius* был описан у *Porolepis* [16] и у *Joungolepis* [7].

верстие, соответствующее посторбитальному участку (комиссуре) супраорбитального сенсорного канала. Такое же отверстие отмечено у *Glyptolepis* Г. Бьеррингом [4, фиг. 14, с].

Задний край щита (табл. VIII, фиг. 1; рис. 1) слегка вогнутый, с короткими заднебоковыми выступами, обособленными изнутри небольшими выемками. Супраорбитальный сенсорный канал проникает в эти выступы и открывается на их внутренней стороне широким отверстием. Судя по конфигурации переднего края отико-окципитального щита и положению на нем супраорбитального сенсорного канала, оба дермальных щита соединялись примерно так, как это показано на реконструкции Бьеррингом [4, фиг. 14, с]. При этом заднебоковые выступы этмофеноидного щита упирались в боковой край глубокой выемки отико-окципитального щита и между черепными блоками оставалась широкая парная щель. Этой щели на заднем щите соответствует пониженная площадка, отмеченная [4, фиг. 14] в качестве заднего прикрепления супрацеребрального межблочного лигамента. Переднему прикреплению этого лигамента соответствует поперечно вытянутое углубление между щитом и задним краем этмофеноида, медиальнее супраорбитального канала. Верхний задний угол межглазничной стенки занят продольно вытянутой площадкой (рис. 1, а), соответствующей местоположению «parasphenotic dental plate» у *Powichthys* [15].

Нёбная пластинка *nasopraemaxillaria* сравнительно узкая, без среднего выступа, разделена посередине швом и отделена от этмоида глубокой бороздой, в которой отсутствуют отверстия каналов, и она переходит, не прерываясь, с левой стороны черепа на правую. Передние зубы на *praemaxillaria* мелкие. Площадка налегания сошников и их границы отчетливо не очерчены.

Этмоид длинный, составляет почти половину длины этмофеноида. Отношение его высоты к длине и ширине — 1:2:2,4. Носовые капсулы несколько крупнее, чем у *Porolepis*, — занимают примерно две трети этмоида. Впереди они достигают уровня нёбной пластинки, и предносовой отдел соответственно очень короткий. Межносовая область составляет около трети наибольшей ширины этмоида у его заднебоковых углов. Наибольшая ширина капсул на этом уровне равна их длине.

Своеобразной особенностью описываемой формы является недоокостенение латеральной стенки носовой капсулы, в результате чего обычное для поролепид вентролатеральное окно (*fenestra ventro-lateralis*) [10] значительно увеличивается в размерах вперед и вверх, включая область передней ноздри (*fenl*, рис. 1, в). Верхнему краю последней определенно соответствует маленькая эндокраниальная вырезка. Вся боковая стенка капсулы образована, таким образом, непосредственно *rostrale laterale*. Рострокаудальный гребень, эндохондральный у других поролепид, здесь имеет, по всей видимости, и дермальное происхождение. *Rostrale laterale* формирует и дополнительный гребень ниже антеровентрального края ноздри, соответствующий по положению зачаточному *pr. dermintermedius* у *Porolepis* [16].

Дно носовой капсулы (*solum nasi*) хорошо развито и плавно переходит в сравнительно отвесную постназальную стенку. Заднебоковой угол *solum nasi* утолщен и выступает постеролатерально и вниз, образуя аналог «сейделева отростка» (*pr. seydeli*) [10], «медиального парахоанального» (*pr. parachoanal medialis*), по И. Кульчицкому [16]. Снаружи этот отросток ограничен хорошо развитой вырезкой, соответствующей экзохоанальной (*incisura exchoanal* — [10]) либо эндохоанальной — [16] (*prpch*, рис. 1, а, б; *ich*, рис. 1, а).

Собственно вентролатеральное окно практически не врежется в *solum nasi* медиально от «сейделева отростка». Медиальный край окна совпадает с заднебоковым краем этмоида примерно так, как это отмечалось у *Porolepis polonica* [16]. Край окна составляет здесь почти половину высоты постназальной стенки. Вдоль медиального края окна на стенке расположена треугольно расширяющаяся кверху площадка, лишенная перистальной выстилки, которая служила, очевидно, местом прикрепления

palatoquadratum: топографически она сопоставима с медиальной этмоидной площадкой у остеолепидных рипидистий. Положение апикального отростка palatoquadrati исключает связь основной части вентралатерального окна с ротовой полостью. Это окно широко соединяет носовую полость с глазницей, с внутренними носовым проходом [16], но не с эндохоаной [10]. У описываемой ниже формы, во всяком случае, отсутствует участок вентралатерального окна, врезающийся в *solum nasi* медиальнее «сейделева отростка» и представляющий часть хоаны (точнее, эндохоану) [10, фиг. 3, b]. «Хоана» у *Paraglyptolepis karksiensis* представлена либо только «экзохоанальной вырезкой», по Ярвику (сопоставлявшейся с эндохоаной Кульчицким [16]), либо включает также участок вентралатерального окна, непосредственно прилежащий к «сейделеву отростку» и экзохоанальной вырезке. В любом случае теряются критерии для гомологизации «сейделева отростка» поролепид с одноименным образованием хвостатых амфибий, расположенным намного латеральнее и чуть каудальнее хоаны [10]. Если эндохоана у поролепид действительно совпадает с «экзохоанальной вырезкой»<sup>2</sup>, то «сейделев отросток» этих рипидистий целесообразно обозначать в качестве медиального парахоанального, по Кульчицкому.

Постназальная стенка почти отвесная и составляет около четверти ширины этмоида у постероventральных углов. Ее венстромедиальная часть занята углублением для аутопалатинной части palatoquadrati<sup>3</sup>. Однако подвешенный гребень, ограничивающий эту яму дорсально, здесь слабо развит [10, фиг. 37].

Носовая полость расчленена незначительно. Латеральный рецесс слабо отграничен от главной части капсулы. К этому рецессу может быть также отнесен значительный участок носовой полости медиальнее и впереди от рострокаудального гребня — вплоть до дерминтермедиального отростка и выпуклости на внутренней стенке *rostrale laterale* непосредственно медиальнее задненосового прохода (rel, рис. 1, a).

Крыша атмосфероида в орбитальной области (*tectum orbitale*) представлена тонкой широкой пластинкой, наружный край которой на большом протяжении совпадает с латеральным краем дермального щита. Низкий валик надглазничного сенсорного канала прослеживается на полпути между срединной линией и боковым краем пластинки.

Парные небные (межнососые) ямы (*cavin*, рис. 1, a) отличаются значительной глубиной. Они довольно узкие (ширина в 2,5 раза уступает длине) и, как это типично для поролепид [13], разделены высоким, сужающимся антероventральным гребнем (*rip*). Задняя их граница соответствует уровню задненосовой стенки.

Положение каналов и желобков для сосудов и нервов на постназальной стенке вентральной поверхности этмоида близко к описанному для *Porolepis* [10, 12]<sup>4</sup>. Орбиторостральный желобок, проходящий у *Porolepis* вдоль заднебокового края сошника и заканчивающийся отверстием орбитолатерального канала у переднего внутреннего угла вентралатерального окна, у нашей формы отсутствует. Возможно, что этот желобок представляет собой отпечаток латерального края сошника, который у *Paraglyptolepis karksiensis* мог совпадать с латеральным краем *solum nasi*. На месте орбиторострального и вентралатеральных отверстий, наблюдаемых у *Porolepis*, имеется лишь одно, ведущее в носовую полость и соответствующее орбиторостральному каналу (*cor*, рис. 1, a), но расположенное на уровне заднего края вентралатерального окна. Передний орбиторостральный желобок на дне носовой капсулы не выражен. Отверстие для канала

<sup>2</sup> В таком случае вентралатеральное окно целиком должно открываться в глазницу.

<sup>3</sup> У *Porolepis* здесь имелась периостальная выстилка, и соединение palatoquadratum с этмоидом в этой области сохраняло подвижность [10].

<sup>4</sup> Из всех поролепид положение каналов и желобков для сосудов и нервов в атмосфероида известно в деталях в основном для *Porolepis* [10, 12], с которым поэтому и сопоставляется *Paraglyptolepis karksiensis*. У экз. *Porolepis*, изображенного Ярвиком [10, табл. V, фиг. 2], орбиторостральный желобок на левой стороне этмоида также отсутствует.

нёбного нерва в дне аутопалатинной ямы находится несколько в более каудальном положении, чем у *Porolepis*. В дне межносовой ямы различно несколько микроскопических отверстий. Одно из них по положению соответствует каналу для ветви *n. profundus medialis*, анастомозирующей с нёбным нервом [12, фиг. 3]. Другое отверстие, расположенное в передней части ямы, сопоставимо до известной степени с назобазальным каналом остеолепидных рипидистий. Однако ничтожные размеры обоих отверстий заставляют усомниться в их морфологической интерпретации.

На задненосовой стенке имеется крупное отверстие для *n. profundus*, расположенное в верхнем медиальном углу этой стенки, непосредственно под дермальной крышей — между этмоидом и орбитальной стенкой эндокrania. Не исключено, что через это отверстие проходила не только медиальная, но и латеральная ветвь *n. profundus*. На левой стороне, латеральнее описанного, имеется еще одно, очень маленькое отверстие, возможно, пропускавшее одну из латеральных веточек этого нерва (ср. рис. 1, а).

Непосредственно позади отверстия *n. profundus* задненосовая стенка вблизи черепной крыши пронизана каналом, сообщающимся с черепной полостью и, возможно, пропускавшим переднюю мозговую вену (*cvcr*). Позади него *tectum orbitale* образует широкий поперечный гребешок, соединяющийся латерально с валиком надглазничного сенсорного канала и ограничивающий спереди длинную впадину, вероятно, вмещавшую при жизни косые мышцы глаза. В задней стенке этого гребешка расположено отверстие для *n. ophthalmicus lateralis VII*. Вентральная, уплощенная поверхность гребешка несет два отверстия, по положению сравнимых с дорсальным и дорсолатеральным каналами *n. profundus* у *Porolepis spitsbergenis*<sup>5</sup> (ср. [10, фиг. 56]). Латеральное из этих отверстий ведет в надглазничный сенсорный канал и потому не имеет отношения к *n. profundus*. Позади него по ходу надглазничного канала имеется еще до восьми более мелких отверстий.

Ольфакторные каналы (*colf*, рис. 1, а) открываются в капсулу постеромедиально широким отверстием, превосходящим по размерам в 1,5 раза отверстие для *n. profundus* и расположенным несколько медиальнее последнего. Входы этих каналов в капсулу сильно сближены, ширина разделяющей их межносовой стенки не превышает просвета одного канала. В орбитальной области медиальная стенка каналов не сохранилась, и невозможно поэтому судить о протяженности черепной полости; в носовой области срединная стенка выполнена губчатой тканью. Латеральная стенка ольфакторных каналов прослеживается в посторбитальной области, позади отверстия для *n. ophthalmicus lateralis VII*. Их задняя граница совпадает, по-видимому, с небольшим расширением черепной полости, соответствующим *bulbus olfactorius* [19]. В самой черепной полости на этом уровне намечается уступ, представляющий, видимо, передний ее край (*ribolf*, рис. 1, а).

Строением задней области этмосфеноида описываемый вид значительно отличается от наиболее известного в этом отношении *Glyptolepis* sp. из Восточной Гренландии [4, фиг. 14] и обнаруживает некоторое сходство с *Glyptolepis baltica* [8, табл. 8 : 6, фиг. 10а].

Базиптеригоидный отросток (*prbr*, рис. 3) высокий, сравнительно слабо выдается латерально. Его вогнутая передняя сторона несет высокую овальную сочлененную площадку, лишенную периостальной выстилки и занимавшую почти вертикальное положение. Меньшая, нижняя часть площадки обращена антеродорсально, большая, верхняя — вперед.

Непосредственно впереди дорсальной части отростка на боковой стенке этмосфеноида находится углубление, переходящее дорсокаудально в яремную борозду, хорошо выраженную только на правой стороне оригинала. Супраптеригоидному отростку, возможно, соответствует небольшое

<sup>5</sup> Ярвик связывает эти отверстия с ветвями *n. profundus* только условно, поскольку у *P. brevis* они отсутствуют [40].

утолщение над яремной бороздой, расположенное постеродорсальнее базиптиеригоидного отростка.

Непосредственно позади базиптиеригоидного отростка в дне яремной борозды открывается канал гипофизарной вены (*v. pituitaria*), развитый асимметрично: на правой стороне имеются два отверстия, из которых нижнее относительно широкое, тогда как на левой развито только верхнее, очень маленькое. В ямке, расположенной непосредственно впереди базиптиеригоидного отростка, открывается очень узкий канал, по-видимому, пропускавший анастомозную вену (*v. anastomotica*). На левой стороне этот канал открывается в глубокой щели, продолжающей яремную борозду антеровентрально. Вероятно, канал этой вены отмечен в качестве канала гипофизарной вены на схеме поперечного сечения через этмосфеноид *Glyptolepis* sp. [4, фиг. 14].

Сочленовые отростки этмосфеноида сильнее выдаются назад, чем у *Glyptolepis groenlandica* [13, фиг. 21], но слабее, чем у *Glyptolepis* sp. [4, фиг. 14а]. Площадке налегания вентральных сочленовых отростков *otico-occipitale* соответствует, возможно, небольшой выступ у заднего края основания этих отростков.

Фасетка для нотохорды составляет более половины высоты этмосфеноида. Ее верхняя часть недоокостеневает и широко открывается в гипофизарную яму. Черепная полость, сохранившаяся только между сочленовыми отростками этмосфеноида, по крайней мере втрое уступает по диаметру нотохордальной фасетке (*font.*, табл. VIII, фиг. 2а).

Задний край парасфеноида совпадает с краем этмосфеноида. Передние восходящие отростки хорошо развиты и покрывают снаружи нижнюю половину базиптиеригоидных отростков. Вдоль их переднего края тянется постеродорсально глубокая преспиракулярная борозда, в дне которой, как и у *Glyptolepis baltica* и шотландского *Glyptolepis* sp. [11], различимы мелкие дентиновые бугорки. Антеровентрально преспиракулярные борозды, по-видимому, соединялись друг с другом. Непосредственно впереди этого соединения на парасфеноиде открывался гипофизарный канал.

У верхнего края преспиракулярной борозды в основании базиптиеригоидного отростка имеется отверстие, соответствующее каналу внутренней сонной артерии [4, фиг. 17]. На правой стороне это отверстие очень маленькое. Ниже него на вентральной поверхности парасфеноида имеется парное отверстие, соответствующее «сосудистому каналу» у *Porolepis brevis* и пропускавшее, по-видимому, небную артерию (и нерв?) (*canal.*, рис. 3; табл. VIII, фиг. 2б).

Непосредственно от предполагаемого канала для внутренней сонной артерии на правой стороне оригинала назад тянется отчетливая борозда, достигающая края нотохордальной фасетки, соответствующая примерно по положению месту прикрепления подчерепной мышцы (ср. [4, фиг. 14, 17]). На левой стороне оригинала эта борозда представлена лишь ямкой, не достигавшей края нотохордальной фасетки и неясно отграниченной от преспиракулярной борозды.

Антеродорсальнее базиптиеригоидного отростка боковая стенка прободена широким каналом, открывающимся в дне черепной полости и выходящим, возможно, третий нерв. Этот канал сливается с продольным каналом, проходящим в дне черепной полости и конвергирующим кпереди. Точка пересечения обоих продольных каналов расположена чуть впереди гипофизарного отверстия. Не исключено, что эти продольные каналы пропускали ветви внутренней сонной артерии, образующей виллизиево кольцо (*circus Villisii*) вокруг гипофиза. Тогда вертикальный канал, открывающийся в дне левого продольного, пропускал в черепную полость ствол внутренней сонной артерии. На правой стороне аналогичный вертикальный канал смещен каудально и открывается в месте слияния продольного канала с каналом для третьего нерва.

Гипофизарная яма (*fhur.*, рис. 3, б) очень длинная и подразделена на два отдела — проксимальный вертикальный и дистальный, изогнутый под прямым углом вперед. В отличие от *Glyptolepis* sp. [19, фиг. 47] задняя стенка проксимального отдела на значительном протяжении не окосте-



неважно, и гипофизарная яма у нашей формы практически не сужается. У места перегиба гипофизарной ямы в нее открывается парный канал, пропускавший, по-видимому, вены, выносящие кровь из гипофиза. Правый канал намного шире левого. Костная выстилка гипофизарной ямы очень плотная, сильно отличается от более рыхлой ткани дна эндокрания. Особенно разрежена консистенция костной ткани над дистальной частью гипофизарного мешка. С лакунами этой области сообщаются, по-видимому, каналы гипофизарной и анастомозной вен. Сильно разрежена костная ткань и под дистальной частью гипофизарного мешка, особенно на его левой стороне. С черепной полостью гипофизарная яма сообщается продольно-овальным, сужающимся кзади отверстием. Впереди яма кончается широким вертикально-овальным отверстием, расположенным непосредственно дорсокаудальнее узкого гипофизарного канала в парасфеноиде. Непосредственно под дистальной частью гипофизарной ямы проходит продольный канал, открывающийся сзади, возможно, на поверхности нотохордальной фасетки. Переднее его отверстие связано с гипофизарным каналом в парасфеноиде. По всей вероятности, этот канал вмещал сосуд системы внутренних сонных артерий. По сторонам от переднего отверстия этого канала, у нижнебоковых углов гипофизарной ямы, имеется парное отверстие, пропускавшее, возможно, глазничную артерию (а. *orbitalis*). Края костной трубки гипофизарного мешка образуют здесь отчетливую парную мышечную впадину, соответствующую топографически ретракторному миодому низших наземных позвоночных для задней группы глазных мышц.

Отико-окципитальный отдел черепа (экз. 1632, 1633; табл. VIII, фиг. 3) представлен в материале двумя дермальными щитами, на вентральной поверхности которых сохранились небольшие остатки нейрокрания. Судя по экз. 1633, щит срастается с крышей черепа на всем своем протяжении, за исключением передней части, занятой фонтанелью, которая по конфигурации напоминает таковую у *Glyptolepis* (font, табл. VIII, фиг. 3), будучи глубоко подразделена сзади треугольным выступом нейрокрания. Фонтанели соответствует тонкая энхондральная выстилка в передней части щита (экз. 1633). Система широких венозных борозд на дорсальной поверхности мозговой коробки представлена парным каналом, топографически сопоставимым с предполагаемой бороздой для передней лицевой вены у *Glyptolepis* [13, фиг. 23], который тянется вдоль медиального края ушной капсулы, открываясь в области брызгалца. Отверстия в медиальной стенке бриджевых ям (cfobr, табл. VIII, фиг. 3) могут относиться к поперечной комиссуре, связывающей у *Glyptolepis groenlandica* симметричные половины этого канала друг с другом и с самими ямами. Широкий, косо направленный канал (не отмечаемый у *G. groenlandica*) пересекал дорсально латеральную эндокраниальную стенку фонтанели и соединял область нотохордальной вырезки с антеролатеральной частью щита. По положению он соответствовал передней системе затылочных вен и артерий у *Eusthenopteron* [11].

Отико-окципитальный щит, по-видимому, почти в 1,5 раза длиннее этмосфеноидного, т. е. относительно крупнее, чем у *Glyptolepis leptopterys* и *G. groenlandica* [13]. Как и у последнего, щит образован, видимо, парными костями — слившимися *postparietale* и *intertemporale*. На боковом крае щита имеется глубокая выемка для *supratemporale*, по конфигурации сходная с выемкой на щите у *G. groenlandica* [13, фиг. 38]. Передний край щита, как и у последнего, несет глубокие выемки, соответствующие выемкам на заднем крае этмосфеноидного щита. Таким образом, между щитами медиальнее надглазничного сенсорного канала имелись небольшие вырезки для связующего щиты лигамента.

В материале имеются разрозненные чешуи, скульптурированные, как и у *Glyptolepis*, тонкими, ветвящимися дентиновыми гребешками. Вполне возможно, что они принадлежат *Paraglyptolepis karksiensis*, так же как фрагменты плечевого пояса поролепидного плана строения.

М а т е р и а л. Помимо голотипа фрагменты черепа, плечевого пояса и чешуя из типового местонахождения.

1. Воробьева Э. И. Род *Porolepis* из девона СССР // Палеонтол. журн. 1963. № 2. С. 83—92.
2. Воробьева Э. И. Кистеперные рыбы из девона Лодзе // Докл. АН СССР. 1978. Т. 242. № 2. С. 438—441.
3. Воробьева Э. И., Обручев Д. В. Подкласс *Sarcopterygii* // Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. М., 1964. С. 288—322.
4. Bjerring H. Does a homology exist between the basicranial muscle and the polar cartilage? // Colloq. Internat. Cent. nat. Rech. Sci. 1967. V. 163. P. 223—267.
5. Bjerring H. The nerve supply to the second metamere basicranial muscle in Osteolepiform vertebrates, with some remarks on the basic composition of the endocranium // Acta zool. 1971. V. 52. P. 189—225.
6. Bystrów A. P. Zahnstruktur der Crossopterygier // Acta zool. 1939. V. 20. S. 283—338.
7. Chang M. M. The braincase of *Joungolepis*, a Lower Devonian crossopterygian from Junnan, south western China. Stockholm: Gotab, 1982. 113 p.
8. Gross W. Neue Crossopterygier aus dem baltischen Oberdevon // Zbl. Mineral. etc. Abt. B. 1936. № 2. S. 69—78.
9. Gross W. Über den Unterkiefer einiger devonischer Crossopterygier // Abhandl. Preuss Akad. Wiss. Math.-natur-wiss. Kl. 1941. № 7. 51 S.
10. Jarvik E. On the structure of the snout of crossopterygians and lower gnathostomes is general // Zool. Bidr. Uppsala. 1942. V. 21. P. 235—675.
11. Jarvik E. On the visceral skeleton in Eusthenopteron with discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes // Kgl. Svenska. vetenskaps. Akad. handl. 1954. 4. V. 5. 104 p.
12. Jarvik E. Remarks on the structure of the snout in Megalichthys and certain other rhipidistian crossopterygians // Arkiv Zool. 1966. V. 2. № 19. P. 41—98.
13. Jarvik E. Middle and Upper Devonian *Porolepiformes* from East Greenland with special reference to *Glyptolepis groenlandica* n. sp. // Medd. Grønland København. 1972. Bd. 181. № 2. 307 p.
14. Jarvik E. Basic structure and evolution of Vertebrates. London: Acad. Press. 1980. V. 1. 575 p.
15. Jessen H. L. Lower Devonian *Porolepiformes* from the Canadian Arctic with special reference to *Powichthys tharsteinssoni* Jessen // Palaeontographica A. 1980. V. 167. P. 180—214.
16. Kulczycki J. *Porolepis* (*Crossopterygii*) from the Lower Devonian of the Holy Cross Mountains // Acta palaeontol. polon. 1960. V. 5. P. 65—106.
17. Ørvig T. Notes on some Paleozoic lower vertebrates from Spitsbergen and North America // Norsk. Geol. Titsskr. 1957. V. 37. № 3—4. P. 285—353.
18. Pander C. N. Ueber die Saurodipteren, Dendrodipteren, Glyptolepiden, und Cheirolepiden des devonischen Systems. St.-Petersb., 1860. 90 S.
19. Stensiö E. The brain and the cranial nerves in fossil, lower craniate vertebrates // Skr. Norske Videnskaps Akad. Oslo. Nat.—naturwiss. Kl. 1963. 120 p.
20. Vorobyeva E. Observation on two rhipidistian fishes from the Upper Devonian of Lode, Latvia // Zool. J. Linnean Soc. 1980. V. 70. P. 191—201.

